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

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: 24.12.2025

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

BEITRÄGE
ZUR
KRYPTOGAMENFLORA
DER
SCHWEIZ

AUF INITIATIVE DER SCHWEIZ. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT
UND AUF KOSTEN DER EIDGENOSSENSCHAFT
HERAUSGEGEBEN VON
EINER KOMMISSION DER SCHWEIZ. NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT

Band IX, Heft 3

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

Von
Otto Jaag

BERN
Kommissionsverlag Buchdruckerei Büchler & Co.
1945

Kommissionsverlag Buchdruckerei Büchler & Co., Bern

BEITRÄGE ZUR KRYPTOGAMENFLORA DER SCHWEIZ

Auf Initiative der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft und auf Kosten der Eidgenossenschaft herausgegeben

Band I, Heft 1 :
Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Rostpilze
Von Prof. Dr. Ed. Fischer. 132 Seiten, gross 8°, mit 2 Tafeln. Preis Fr. 2.—

Band I, Heft 2 :
Die Farnkräuter der Schweiz Von Dr. Hermann Christ in Basel
189 Seiten, gross 8°. Preis Fr. 2.—

Band I, Heft 3 (vergriffen) :
Algues vertes de la Suisse Par R. Chodat

Band II, Heft 1 :
Le « Boletus subtomentosus » de la région genevoise Par Ch.-Ed. Martin
50 Seiten, gross 8°, mit 18 Tafeln. Preis Fr. 7.—

Band II, Heft 2 :
Die Uredineen der Schweiz Von Prof. Dr. Ed. Fischer
685 Seiten, gross 8°, mit 342 Figuren. Preis Fr. 14.—

Band III, Heft 1 (vergriffen) :
Les Mucorinées de la Suisse Par Alf. Lendner
182 Seiten, gross 8°, mit 59 Figuren und 3 Tafeln. Preis Fr. 5.—

Band III, Heft 2 :
Die Brandpilze der Schweiz Von Prof. Dr. H. C. Schellenberg
225 Seiten, gross 8°, mit 79 Figuren. Preis Fr. 5.—

Band IV, Heft 1 (vergriffen) :
Die Kieselalgen der Schweiz Von Fr. Meister
261 Seiten, mit 48 Tafeln. Preis Fr. 14.—

Band IV, Heft 2 :
Monographies d'Algues en culture pure Par R. Chodat
278 Seiten, mit 9 Tafeln. Preis Fr. 12.—

Band V, Heft 1 :
Die schweizerischen Protomycetaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Entwicklungsgeschichte und Biologie Von Günther von Büren in Bern
95 Seiten, gross 8°, mit Textfiguren und 7 Tafeln. Preis Fr. 7.—

Band V, Heft 2 :
Le Coelastrum proboscideum Bohl. Etude de planctologie expérimentale suivie d'une revision des Coelastrum de la Suisse
Von Tscharna Rayss. 65 Seiten, gross 8°, mit 20 Tafeln. Preis Fr. 4.—

Band V, Heft 3 :
Weitere Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte und Biologie der Protomycetaceen Von Günther von Büren
96 Seiten, gross 8°, mit 2 Tafeln. Preis Fr. 7.—

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen

BEITRÄGE
ZUR
KRYPTOGAMENFLORA
DER
SCHWEIZ

AUF INITIATIVE DER SCHWEIZ. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT
UND AUF KOSTEN DER EIDGENOSSENSCHAFT
HERAUSGEGEBEN VON
EINER KOMMISSION DER SCHWEIZ. NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT

BAND IX

Heft 1: Eugen A. Thomas: Über die Biologie von Flechtenbildnern
Heft 2: Charles-A. Terrier: Essai sur la systématique des Phacidiaceae (Fr.) sensu Nannfeldt (1932)
Heft 3: Otto Jaag: Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland

BERN
Kommissionsverlag Buchdruckerei Büchler & Co.
1945

MATÉRIAUX
POUR LA
FLORE CRYPTOGAMIQUE
SUISSE

PUBLIÉ SUR L'INITIATIVE DE LA SOCIÉTÉ BOTANIQUE SUISSE
PAR UNE COMMISSION DE LA SOCIÉTÉ HELVÉTIQUE DES SCIENCES NATURELLES
AUX FRAIS DE LA CONFÉDÉRATION

VOLUME IX

Fascicule 1: Eugen A. Thomas: Über die Biologie von Flechtenbildnern

Fascicule 2: Charles-A. Terrier: Essai sur la systématique des Phacidiaceae (Fr) sensu Nannfeldt (1932)

Fascicule 3: Otto Jaag: Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland

BERNE
Imprimerie Büchler & Cie.
1945

BEITRÄGE
ZUR
KRYPTOGAMENFLORA
DER
SCHWEIZ

AUF INITIATIVE DER SCHWEIZ. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT
UND AUF KOSTEN DER EIDGENOSSENSCHAFT
HERAUSGEGEBEN VON
EINER KOMMISSION DER SCHWEIZ. NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT

Band IX, Heft 3

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

Von

Otto Jaag

BERN
Kommissionsverlag Buchdruckerei Büchler & Co.
1945

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

Von

Otto Jaag

Von der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft
mit dem
Schläfli-Preis gekrönte Arbeit

Mit 21 Tafeln, 45 Abbildungen im Text
und 43 Tabellen

BERN
Kommissionsverlag Buchdruckerei Büchler & Co.
1945

BETH geb. SCHENK,

meiner lieben Frau und treuen Mitarbeiterin

herzlichst zugeeignet

Inhaltsübersicht

Seite

Vorwort 13

Problemstellung, Methodik und Arbeitsgang 17

I. Teil. Das Untersuchungsgebiet und die Lebensbedingungen an der Gesteinsoberfläche 23

1. Kapitel. Lage und Gliederung des Untersuchungsgebietes; das Gestein und die Beschaffenheit seiner Oberfläche . . 23

A. Die geographische Lage 23
B. Die Gliederung 24
C. Das Gestein 25
D. Die Reaktion 26

2. Kapitel. Das Klima der Gesteinsoberfläche 26

A. Das Großklima des Untersuchungsgebietes 26
B. Das Klima der bodennahen Luftschicht; Allgemeines 29
C. Der Wärmehaushalt der Gesteinsoberfläche; Allgemeines . . . 30
a) Einstrahlung 31
b) Die Temperaturschichtung über und unter der Grenzfläche . 33
c) Ausstrahlung 37
d) Strahlungsbilanz 39

D. Der Temperaturgang an der Gesteinsoberfläche 42
a) Unsere spezielle Problemstellung 42
b) Die Methodik unserer Temperaturmessungen 43
c) Die Meßergebnisse 46
aa) im Winter in Davos 46
bb) im Winter in Zürich 48
cc) im Frühjahr in Davos 52
dd) im Frühjahr auf dem Weißfluhjoch (Parsenn) . . . 52
ee) im Frühjahr in Zürich 63
ff) im Sommer in Davos 69
gg) im Sommer in Zürich 71

Seite

hh) Höchst- und Tiefstwerte. Der Umfang des Temperaturganges an der Oberfläche des Gesteins und in der über ihr liegenden Luft 74
ii) Das Strahlungsklima und die Bedeutung der Hanglage . 79
kk) Die wärmste Hanglage 92
ll) Jahressummen der Sonnenstrahlung auf verschieden exponierten Flächen und in verschiedenen Höhenlagen unseres Untersuchungsgebietes 96
E. Der Wasserhaushalt der Gesteinsoberfläche 100
a) Riesel- und Sickerwasser 102
b) Versuche über die Durchsickerung von Regenwasser durch Erdschichten 103
c) Versuche zur Bestimmung der Wassermenge, die nötig ist, um eine Gesteinsfläche von bestimmter Größe dauernd zu benetzen 113
d) Versuche über den Taufall in Zürich 120
F. Die Bedeutung des Windes für die Vegetation der Gesteinsoberfläche 136
G. Die Feuchtigkeit in der bodennahen Luftschicht 139

II. Teil. Kritische Betrachtungen zur Systematik der Cyanophyceae 141

1. Kapitel. Die Grundlagen der Blaualgen-Systematik . . . 141
a) Die Zellgröße als Artmerkmal 142
aa) Die Variabilität der Zellbreite 143
α) Oscillatoria rubescens DC. 143
β) Oscillatoria Borneti Zukal 151
γ) Andere Vertreter aus der Reihe der Hormogonales . 151
δ) Synechococcus cf. maior Schröter 152
ε) Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über die Variabilität der Zellgröße; Schlußfolgerung . . . 155
b) Die Farbe der Blaualgen und ihre Abhängigkeit von den Außenfaktoren 157
aa) Der Einfluß der Lichtintensität 157
bb) Die Farbänderung durch Stickstoffmangel 160
cc) Die Farbänderung durch Eisenmangel 163
dd) Die Farbänderung durch die Reaktion des den Wuchsort benetzenden Wassers 163
c) Die Weite der Hüllen und Scheiden 172
d) Die Schichtung der Hüllen und Scheiden 177
2. Kapitel. Die Gattung *Gloeocapsa* 180
a) *Gloeocapsa* mit roten Gallerthüllen 182
aa) *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. 182
bb) *Gloeocapsa Ralfsiana* (Harv.) Kütz. 184
cc) *Gloeocapsa magma* (Bréb.) Hollerbach 184
dd) Diskussion dieser Grundlagen 186
b) *Gloeocapsa* mit violetten Gallerthüllen 188
ee) *Gloeocapsa alpina* Näg. 188
c) Vergleich der rot- und violetthülligen Formen untereinander 189

Seite

3. Kapitel. Der Formenkreis der *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. sensu nob. 190

a) Der vegetative Entwicklungszustand 191
aa) Die Zellfamilie, status familiaris 191
α) Die Zellfamilie mit ungeschichteter und farbloser Gallerthülle 193
β) Die Zellfamilie mit gefärbter und geschichteter Gallerthülle 194
bb) Einzellige Lager im vegetativen Zustande 196
cc) Nannozyten 197
b) Dauerformen 197
c) Keimungszustände 199
d) Bemerkungen zu der vorgeschlagenen neuen Fassung der Art *Gloeocapsa sanguinea* 200

4. Kapitel. Der Formenkreis der *Gloeocapsa Kützingiana* Näg. sensu nob. 202

a) Vegetative Entwicklung 204
aa) Die Zellfamilie 204
b) Dauerformen 206
c) Bemerkungen zu der vorgeschlagenen neuen Fassung der Art *Gloeocapsa Kützingiana* 208

5. Kapitel. *Gloeocapsa nigrescens* 210

6. Kapitel. Antwort auf bereits erfolgte Kritik 211

7. Kapitel. Weitere Untersuchungen über die Systematik von Gattungen und Arten aus verschiedenen Formenkreisen . 221

a) Der Formenkreis von *Scytonema-Petalonema* 221
b) *Cosmarium laeve* var. *Woronichinii* Messikommer 229

III. Teil. Die Algenvegetation einzelner Gebiete 233

1. Kapitel. Im Gebiete der Hochalpen, der Voralpen und der Südschweiz 233

A. Auf silikatischen Gesteinen 233

1. Im Bernina-Gebiet 233
Im Tal des Morteratschgletschers 233
a) Die Felsvegetation 235
b) Verschiedene Benetzungsstufen 237
c) Tintenstriche in Höhen von 2700—3100 m ü. M. . . . 252
d) Die Entstehung der Tintenstriche 253
2. Bei Bivio 257
3. Am Rhonegletscher 264

Seite

4. Im Gebiet um Zermatt 267
   a) Felswand am Matterhorn 268
   b) Oberhalb des Schwarzsees 271
   c) Die Umgebung von Zermatt 272
   d) Am Gornergrat 273
   e) Am Riffelberg 274

5. Im Gebiet des Barberine-Sees 275
   a) Ein kleiner Bergbach 276
   Ein kleiner Wasserfall 276
   b) Tintenstriche 277
   c) Rundhöckermassiv 278
   d) Das Gebiet des anstehenden Kalkes 281

6. Im Gebiet der Jungfrau 283

7. Bei Mels 288

8. Bei Erstfeld 292
   a) Der Gneisfels 293
   b) Der Kalkfels 294

9. Im Taminatal 298
   a) Das Gneisgebiet 298
   b) Der Drachenberg 300
   c) Der Rötidolomit 300
   d) Der Wildflysch im Taminatal 302

10. Im Tessin 303
   a) Ascona-Ronco 305
   b) Bei Bellinzona 307
   c) Auf den Grundfelsen der Kirche Madonna del Sasso ob Locarno 309
   d) Im Maggiatal 310
   e) Im Verzascatal 311
   f) Am Ritomsee 313

B. Auf Kalk- und Dolomitgestein 314

11. Im Gebiete des Säntis 314
   a) Gesteinstrümmer im Tal des Schwendebaches 315
   b) Felstrümmer des Schrattenkalks auf dem Talboden der Seealp 317
   c) Der Bergbach unterhalb der Messmeralp 318
   d) Ein Wasserfall auf der rechten Talseite oberhalb des Seealpsees 319
   e) Andauernd schwach überrieselte, geneigte Felsen im Schrattenkalk 320
   f) Steilwand im Schrattenkalk auf der Höhe des « Wildkirchli » 321

12. Am Südabhang der Churfirsten 323
   a) Am Serenbachfall 327

13. In der Umgebung von Arosa 328
   a) Felszähne am Südhang des Tschuggen 330
   b) Ein Felszahn auf der Alp Maran 330

Seite

14. Bei Bärschis und Sargans 335
15. Am Bürgenstock 340
16. Bei Thierfehd 342
17. Am Lowerzersee und bei Einsiedeln-Euthal 344
18. An der Iberger Egg 345
19. Am Reichenbachfall 346

2. Kapitel. Im Gebiet des Jura 348

20. Am Creux-du-Van 348
21. In der Taubenlochschlucht bei Biel 351
22. In der Teufelsschlucht bei Hägendorf 352
23. Im Felsentälchen bei Schaffhausen 353
24. In der Teufelsküche bei Beringen 355
25. An der Hardfluh bei Beringen 357

3. Kapitel. Im Molassegebiet des schweizerischen Mittellandes 358

26. Bei Schwarzenburg 359
27. Bei Wettingen 365
28. Im Küsnachter Tobel 368
29. Am Uetliberg 369
30. An der Buchhalde (oberhalb Rheinfall) 371
31. Bei Eglisau 372

4. Kapitel. Algen- und Flechtenvegetation auf der Rinde von Bäumen 373

5. Kapitel. Untersuchungen über die Erstbesiedelung auf künstlich freigelegten Felsflächen, Kunstbauten, Denksteinen usw. 377

a) Untersuchungen im Waldfriedhof der Stadt Schaffhausen . 379
b) Untersuchungen in andern Friedhöfen der Stadt Schaffhausen 385

6. Kapitel. Die Gesteinsalgen als Gonidien im Flechtenthallus 387

7. Kapitel. Die Erstbesiedelung des Gesteins 403

8. Kapitel. Die Bedeutung der Felsalgen als Gesteinsbildner 408

9. Kapitel. Gesteinszersetzung durch Algen 416

10. Kapitel. Was sind Lithophyten ? 435

11. Kapitel. Liste der Untersuchungsgebiete und der in ihnen gewonnenen Algenmaterialien, nebst Angaben über die wesentlichsten ökologischen Verhältnisse an den Wuchsstellen 442

Seite

12. Kapitel. Die Herkunft unserer Untersuchungsmaterialien und die Ökologie ihres Wuchsortes 455

A. Die Verteilung auf die verschiedenen Gegenden des Arbeitsgebietes 455
B. Die Verteilung nach Höhenstufen 456
C. Die Verteilung auf die verschiedenen Benetzungsgrade . . . 457
D. Die Verteilung auf die verschiedenen Gesteinsarten 457
E. Die Verteilung nach der Reaktion des den Wuchsort benetzenden Wassers 458

13. Kapitel. Charakter und Zusammensetzung der Algenvegetation des nackten Gesteins 458

A. Die relative Häufigkeit des Vorkommens einzelner Arten im Untersuchungsgebiet 461

14. Kapitel. Versuch einer Deutung der Algenvegetation des Gesteins durch die Ökologie des Wuchsortes 464

A. Allgemeines 464
B. Das Verhalten gegenüber dem Temperaturfaktor 469
C. Das Verhalten gegenüber dem Lichtfaktor 470
D. Die Abhängigkeit der Algenvegetation von der petrographischen Natur des Substrats 472
E. Die Verteilung der festgestellten Algen auf verschiedene Höhenstufen 481

15. Kapitel. Vergleich der Ergebnisse unserer Untersuchungen mit denjenigen anderer Forscher 496

A. Europäische Untersuchungsgebiete 496
B. Die Vegetation der epilithischen Algen im Tropengebiet . . . 512

16. Kapitel. Artenliste der auf dem Gestein vorgefundenen Algen und ihre Verbreitung im Untersuchungsgebiet . . 525

Literaturnachweis 553

Erklärung der Tafeln 558

Vorwort

Wenn die Pflanzengeographen mit Hinsicht auf die Blütenpflanzen uns lehren, daß fast nichts in unserer Landschaft mehr natürlich sei, daß Felder, Wiesen und Wälder bis hinauf zu den Alpweiden gemacht oder doch wesentlich beeinflußt seien durch den Willen und die Hand des Menschen, so behandelt die vorliegende Arbeit ein Gebiet, das wirkliche Natur ist und es wohl immer bleiben wird. Sie führt an einen Schauplatz pflanzlichen Lebens, der bisher von den menschlichen Siedelungen und Unternehmungen noch beinahe völlig unberührt geblieben ist, wo die Natur noch nach ihren eigenen Gesetzen waltet. Es sind dies jene Teile unseres Landes, wo für den Menschen nichts zu holen ist, die Felswände, die, scheinbar vollkommen nackt und kahl, eine reiche Vegetation und Fauna bergen, um so ursprünglicher, je steiler und unwegsamer sie sind.

Unser Land ist an Felswänden reich wie kaum ein anderes, und die Untersuchungen, deren Ergebnisse in der vorliegenden Arbeit zusammengefaßt sind, erstrecken sich darum über das ganze Gebiet des Schweizerlandes, vom Jura durch das Mittelland und die Voralpen bis hinauf zu den gewaltigen Felswänden der Hochalpen vom Bündnerland bis ins Wallis.

Den Anstoß zu der vorliegenden Bearbeitung bot die Ausschreibung einer Preisaufgabe der Schläfli-Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft im Jahre 1932.

Die Preisaufgabe lautete:

Untersuchungen über die Algenvegetation verwitternder Gesteine.

Die Algenvegetation verwitternder Gesteine (Urgestein, Kalk, Molasse) in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland ist systematisch zu bearbeiten. Die typischen Arten sind im Hinblick auf die verschiedenen Standorte in Vergleichskultur experimentell zu untersuchen.

Guten Mutes und in der Hoffnung, die Arbeit in der verfügbaren Zeitspanne von zwei Jahren durchführen zu können, machte ich mich ans Werk, indem ich dasselbe begann mit einer mehrtägigen Motorradfahrt, die mich durch alle die Landesteile führte, wo ich hoffen konnte, für meine Untersuchung günstige und charakteristische Algenstandorte zu finden. Seither führte ich im Hinblick auf diese Aufgabe weit über hundert, zum größeren Teil mehrtägige Exkursionen durch, wobei ich mich bemühte, möglichst viele ökologisch verschiedene Standortstypen zu berücksichtigen, einen jeden derselben aber in möglichst vielen vergleichbaren Wiederholungen biologisch zu erfassen. Außer diesen spe ziellen, auf alle Jahreszeiten mehr oder weniger gleichmäßig verteilten Exkursionen ließ ich kaum eine Wanderung, Skitour oder Autofahrt, zu denen Kameraden mich in freundlicher Weise einluden, vorbeigehen, ohne daß ich unterwegs oftmals haltmachen ließ, um auch solche Gelegenheiten meinen Untersuchungen möglichst ausgiebig dienstbar zu machen.

Wissenschaftlich wurde die Felswand, das nackte Gestein, als Lebensraum bisher kaum in Angriff genommen. Namentlich für das Gebiet der Schweiz liegen Mitteilungen über die Vegetation der Felsalgen kaum vor. Aber auch im Auslande stecken diesbezügliche Bearbeitungen noch durchaus in den Anfängen. Damit ist gesagt, daß die zu bewältigende Aufgabe sehr groß war. Die Schwierigkeiten, denen ich mich gegenübergestellt sah, erschienen aber beinahe unüberwindlich, als mir klar wurde, daß die Systematik der charakteristischen Gesteinsalgen, namentlich der Cyanophyceen, nach vielen Richtungen hin noch ungeklärt ist und daß bei allen Algologen eine große Unsicherheit herrscht in der Charakterisierung und Umgrenzung der Gattungen und Arten. Aber auch über die ökologischen Verhältnisse, die am Standort der Algen, also an der Oberfläche des Gesteins, vorhanden sind, und über die Art und Weise, wie sich die einzelnen Arten, gemäß ihrer physiologischen Konstitution gegenüber den physikalisch-chemischen Gegebenheiten der Felsstandorte verhalten, lagen fast keine sicheren Angaben vor. So mußte ich auch nach dieser Richtung hin zunächst eine Grundlage schaffen, von der aus die Algenvegetation des Untersuchungsgebietes erst beurteilt und verstanden werden konnte. Ich betrachtete es deshalb als ein Glück, daß vor Ablauf der Einlieferungsfrist diese um zwei Jahre verlängert wurde.

Schließlich aber reifte eine Arbeit heran, die ich zu Pfingsten 1936 einreichen konnte, und die in der Jahresversammlung der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft in Solothurn am 28. August 1936 mit dem Schläfli-Preis gekrönt wurde.

Während der Niederschrift der Untersuchungsergebnisse waren mir eine Reihe bedeutsamer Zusammenhänge klar geworden, zu deren detailliertem Studium aber auch die verlängerte Einlieferungsfrist nicht genügte. Statt darum die preisgekrönte Arbeit alsbald zu veröffentlichen, führte ich diese während abermals acht Jahren — neben einer Reihe anderer Arbeiten — sozusagen ohne Unterbruch weiter, und als Frucht dieser zwölfjährigen Studien erwuchs die vorliegende Arbeit.

Von Vollständigkeit kann auch heute keine Rede sein. Dafür sind die nächstliegenden Probleme zu vielgestaltig, und ihre Erforschung dürfte noch Jahrzehnte beanspruchen. Die Arbeit dürfte aber nach mancher Richtung hin von der Algenvegetation des Gesteins ein Bild geben, welches als Grundlage und Anregung zu weiteren, mehr ins einzelne gehenden Bearbeitungen dienen mag.

Heute, da die Arbeit, die mir sehr viel Freude und Genugtuung bot, die mich so manchen schönen Sommer- und Wintertag in viele herrliche Gegenden des Schweizerlandes führte, die mir aber auch mancherlei Kummer und Sorge bereitete, heute, da sie vorläufig abgeschlossen vor mir liegt, ist es mir eine angenehme Pflicht, allen denen meinen herzlichen Dank auszusprechen, die mir während ihrer Durchführung uneigennützige Hilfe angedeihen ließen.

Dieser Dank gilt in erster Linie Herrn Professor Dr. E. Gäumann, dem Vorsteher des Institutes für spezielle Botanik der Eidgen. Technischen Hochschule, in dem ich arbeite, für die viele Zeit, die er mir zur Durchführung der weitläufigen Exkursionen und der Untersuchungen im Laboratorium zur Verfügung stellte. Ihm, als dem Präsidenten der Kryptogamen-Kommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft, danke ich auch für das weitgehende Entgegenkommen bei der Drucklegung der Arbeit.

In Zusammenarbeit mit dem Physikalisch-meteorologischen Observatorium Davos wurden die Untersuchungen über die Gesteinstemperaturen durchgeführt. Dem Vorsteher dieses Institutes, Herrn Dr. W. Mörikofer, bin ich zu großem Dank verpflichtet für seinen fachmännischen Rat, für die freundliche Überlassung von Gerätschaften, die zur Temperaturmessung nötig waren, und für mancherlei liebenswürdige Förderung in diesem Teilgebiet, ebenso seinen Mitarbeitern, den Herren Chr. Thams und Dr. Fritz Prohaska. Herrn Kollegen Prof. Dr. Walo Koch, Zürich, danke ich für Unterstützung bei der Beurteilung verschiedener Fragen aus dem Gebiete der Pflanzen-Soziologie, Herrn Prof. Dr. Lothar Geitler, Wien, für freundlichen Rat bei der Bestimmung von Blaualgen anläßlich eines gemeinsamen Aufenthaltes in der Biologischen Station Lunz in Niederösterreich, Herrn Dr. Ed. Frey, Bern, für die Bestimmung einiger Flechten. Endlich danke

ich einer Reihe von lieben Kameraden für zahlreiche Autotouren, die sie in den Dienst meiner Arbeit stellten.

Den Herren Prof. Dr. K. Rediger, Direktor am Naturhistorischen Museum in Wien, Prof. Dr. A. U. Däniker, Direktor des Botanischen Museums der Universität Zürich, Prof. Dr. B. P. G. Hochreutiner, Direktor des Conservatoire botanique de Genève, danke ich für die Möglichkeit der Einsichtnahme in die *Gloeocapsa*-Materialien der reichen Sammlungen ihrer Institute. Endlich bin ich Herrn Prof. Dr. F. Nováček, Mohelno, zu großem Dank verpflichtet für die Überlassung einer Reihe von Algenproben, die mir die Möglichkeit verschafften, in einen Teil der von ihm bearbeiteten Materialien von Mohelno einen Blick zu tun.

Besonderen Dank schulde ich meiner lieben Frau, die an so vielen Abenden und an so manchem Sonn- und Ferientag, die dieser Arbeit geopfert werden mußten, zu Hause eine freundliche Atmosphäre um mich zu schaffen wußte, die aber auch selbst dabei fleißig Hand anlegte, indem sie mir half bei der Ausführung der Zeichnungen, bei der Reinschrift des Manuskriptes und bei der Korrektur der Druckbogen. Beim Photographieren war mir unser Schüler Rudolf Braun, cand. rer. nat., behilflich, worauf an dieser Stelle ebenfalls dankend hingewiesen sei.

Viele Kollegen unterstützten mich mit ihrem Rat in Fragen, die außerhalb meines Fachgebietes liegen. Ohne die Möglichkeit zu haben, sie alle mit Namen aufzuführen, sage ich ihnen an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank.

In Dankbarkeit sei schließlich der Arbeitsgemeinschaft Pro Helvetia gedacht, die mit einem bedeutenden Beitrag an die Druckkosten die vorliegende Arbeit in großzügiger Weise förderte.

Zürich, Institut für spezielle Botanik der Eidg. Technischen Hochschule, den 6. November 1944. Prof. Dr. Otto Jaag.

Problemstellung, Methodik und Arbeitsgang

Die Umgrenzung unserer Arbeit war durch die Forderungen der gestellten Preisaufgabe gegeben : « Die Algenvegetation verwitternder Gesteine. » Kein Gestein, das der Atmosphäre ausgesetzt ist, entgeht der Verwitterung. Vom ersten Tage an, da eine Gesteinsoberfläche mit den Atmosphärilien in Berührung kommt, wirken mannigfaltige Kräfte mechanischer und chemischer Art dauernd ein, um sie zu verändern, zu zernagen, das Gestein zu zerstören und schließlich abzubauen. Damit fällt aber in den Bereich unserer Aufgabe jedes Gestein, das im Gebiete der Schweiz an die Erdoberfläche tritt, gleichviel, ob es in mächtigen Felswänden anstehe oder in Form größerer Blöcke oder kleinerer Splitter den Berghang oder den Talboden bedecke oder ob es in künstlichen Schöpfungen wie Straßen-, Bahn- und Lawinenverbauungen, Talsperren, Gebäuden oder sogar in der Form von Denkmälern, Grabsteinen usw. vorhanden sei.

Zunächst galt es, über die Algenvorkommnisse auf dem Gestein eine Übersicht zu gewinnen, d. h. die Algen in möglichst vielen von ihnen bewohnten, durch die ökologischen Verhältnisse so weitgehend verschiedenen Biotopen (Lebensräumen) aufzufinden und aus der Gesamtheit der Einzelvorkommnisse die interessantesten und lehrreichsten Stellen zur eingehenden Bearbeitung auszuwählen. So bestimmten wir zum Zwecke der biologischen Analyse eine größere Anzahl von Untersuchungsgebieten, verschieden durch die Natur des Gesteins (Granit, Gneis, Serpentin, Dolomit, Kalk, Sandstein usw.), trockene, feuchte, überrieselte und dauernd wasserbedeckte Standorte, lichtreiche, beschattete, lichtarme und dunkle Stellen mit Exposition nach N, E, S oder W. Algenstandorte mit derart verschiedenen ökologischen Verhältnissen suchten wir sodann auf in den verschiedenen Gegenden unseres Landes : in der Nordschweiz (Schaffhausen, Zürich, Aargau, Thurgau), Ostschweiz (St. Gallen, Appenzell, Glarus, Graubünden), Südschweiz (Tessin, Wallis), Westschweiz (Waadt, Neuenburg

Solothurn, Bern) und in der Zentralschweiz (Uri, Schwyz, Luzern), sodann in verschiedenen Höhenlagen von 250 bis 4000 m ü. M.

Besondere Aufmerksamkeit wurde dabei denjenigen Untersuchungsgebieten gewidmet, wo in geringer Entfernung Lebensbedingungen gegeben sind, die sich möglichst nur durch e i n e n wesentlichen Faktor voneinander unterscheiden. So bearbeiteten wir eine Reihe von Stellen, wo Sedimentgestein und Kristallin in scharfer Kontaktzone zusammenstoßen, oder wo extrem trockene und nasse Standorte in demselben Makroklima nebeneinander liegen. Damit war die Möglichkeit gegeben, den spezifischen Einfluß z. B. des Benetzungsgrades, der Art des Gesteins, der Höhen- und geographischen Lage usw. einigermaßen klar zu erkennen. Die Untersuchungsgebiete sind in einem späteren Kapitel zusammengestellt und überdies in der beigegebenen Karte (Tafel 21) eingezeichnet.

Nur in verhältnismäßig wenigen Fällen ist es möglich, in einem Algenbestand die einzelnen, ihn zusammensetzenden Arten makroskopisch zu erkennen. Bei der E i n s a m m l u n g d e s M a t e r i a l s mußte darum darauf Bedacht genommen werden, daß die Algenvegetation in ihrer natürlichen Lage und Gruppierung auf dem Gestein zu Hause untersucht und zwecks späterer Nachprüfung während unbegrenzt langer Zeit aufbewahrt werden konnte. Mit Hammer und Meißel wurden darum Gesteinsplitter samt ihrer Vegetation vom Fels gelöst und verpackt. Überdies wurde aber gleichzeitig reichlich Algenmaterial vom Fels geschabt, in Glasfläschchen eingefüllt und an Ort und Stelle in 3 % Formalin fixiert. Dies ermöglichte die spätere Erkennung des Zustandes, in dem sich die Alge zur Zeit der Einsammlung am Standort befand. Diese Methode mußte namentlich angewendet werden, wenn rasch zugrunde gehende Materialien, wie z. B. manche Grünalgen und Kieselalgen, vorlagen. Ein anderer Teil des abgeschabten Materials wurde zum Zwecke der Lebenduntersuchung und der Anlegung von Kulturen in frischem Zustande mit nach Hause genommen. Am Standort wurden auch die Art des Gesteins und die lokalen ökologischen Verhältnisse notiert, und wenn immer möglich wurde Riesel- oder Sickerwasser in paraffinierte Glasfläschchen eingefüllt und an Ort und Stelle oder erst zu Hause auf seine Reaktion hin geprüft.

Nun sollten d i e ö k o l o g i s c h e n V e r h ä l t n i s s e d e s F e l s s t a n d o r t e s in der Bearbeitung der Vegetation ausgenützt und zu deren Erklärung verwendet werden. Da aber diesbezügliche Angaben in der Literatur nur recht spärlich vorliegen, so gab es keinen andern Weg, als selbst Hand anzulegen und die für die Felsvegetation ausschlaggebenden klimatischen Faktoren zu prüfen. So führten wir auf

breiter Grundlage Messungen durch über den Gang der Temperatur an der Felsoberfläche im Mittelland und im Gebirge und bemühten uns, in einer Reihe von Versuchen auch die Bedingungen der Feuchtigkeit, die zur Entstehung von Riesel- und Sickerwasserstreifen führen, also die hauptsächlichen ökologischen Verhältnisse der sog. « Tintenstriche », zu ermitteln. Auch über die Häufigkeit des Taufalls und die Mengen des dabei kondensierten Wassers stellten wir einige Versuche an.

Die Aufnahme der Artenliste war die erste Aufgabe bei der Bearbeitung des gesammelten Materials. Dieser Teil der Arbeit bot uns anfänglich kaum geahnte und fast unbezwingbare Schwierigkeiten, und diese wurden während der ersten Jahre, die der Untersuchung gewidmet waren, nicht geringer sondern immer größer, je mehr Material uns durch die Hände ging. In der Vegetation des nackten Gesteins spielen die Cyanophyceen die weitaus bedeutendste Rolle. Wer mit ihnen arbeitet, weiß, wie schwierig die sichere Bestimmung mancher Formenkreise ist. Diese Schwierigkeit liegt weniger in der verhältnismäßig geringen Zahl von Unterscheidungsmerkmalen als vielmehr in der Tatsache begründet, daß unsere Kenntnisse über ihre Bedeutung, Variabilität und Abhängigkeit von den Umweltbedingungen vollkommen ungenügend sind. Vielfach sind die bestehenden Artbeschreibungen unscharf, und viele der als wesentlich aufgefaßten Merkmale, wie Farbe von Zellen und Gallerthüllen, Größe der Protoplasten und Trichome, Schichtung und Weite der Fadenscheiden usw. sind als Differenzierungsmerkmale durchaus willkürlich verwendet. Der heutige Zustand der Artsystematik ist so, daß man, wenn man die Diagnosen der Arten scharf und wörtlich verwenden wollte, wie man dies doch fordern muß, wohl die Hälfte unserer Materialien, weil in einzelnen Merkmalen mit den in Frage kommenden Beschreibungen in Widerspruch stehend, in Gattungen und Arten neu beschreiben müßte. Einen Blick in einen Abgrund läßt uns in dieser Hinsicht die Bemerkung Geitlers (1930, S. 123) tun : « Auf eine Aufzählung sämtlicher Exsikkaten wurde verzichtet, da bei manchen Gattungen die Fehlbestimmungen die richtigen Bestimmungen stark überwiegen, so daß also eine Zitation sinnlos ist. »

Als eine unserer wesentlichsten und auch schwierigsten Aufgaben ergab sich also die Notwendigkeit, die Artsystematik der wichtigsten Gesteinsalgen so weitgehend als möglich abzuklären.

Zunächst gingen wir in ausgedehnten Versuchen darauf aus, die charakteristischen Arten in Reinkultur zu bekommen. Aber so wie bei andern Forschern widersetzten sich auch bei uns die wichtigsten Vertreter unter den Blaualgen der Kultur auf künstlichen Nährböden. Wohl

ging uns eine große Zahl von Arten, namentlich fädiger Formen, in der Kultur auf; die eigentlichen Felsalgen aber, wie *Gloeocapsa sanguinea, Stigonema, Rivularia, Petalonema, Scytonema, Calothrix* usw. ergaben bisher keine genügende Entwicklung in vitro, welche die experimentelle Prüfung ihrer wichtigsten systematischen Merkmale ermöglicht hätte. Guten Erfolg hatten wir indes mit der Kultur der Grünalgen; sie erlaubte uns in vielen Fällen eine sichere Identifizierung, die am bloßen Freilandmaterial nicht möglich gewesen wäre.

Blieb es uns damit verwehrt, die kritischen Punkte in der Systematik der Blaualgen und namentlich der in der Felsvegetation vertretenen Arten mit Hilfe von Reinkulturen abzuklären, so gab es ein anderes Mittel, um darüber manchen wertvollen Hinweis zu erhalten: das Studium von sehr viel Material, also der Vegetation möglichst zahlreicher Standorte unter möglichst weitgehender Berücksichtigung der ökologischen Verhältnisse. Solchen vergleichenden Untersuchungen an zweckmäßig ausgewählten Stellen in der Natur ist ein gewisser Versuchswert nicht abzusprechen. Dabei bleibt natürlich stets die Forderung bestehen, die durch Beobachtung und Vergleich in der Natur gewonnenen Erkenntnisse an Reinkulturen nachzuprüfen, und dies auf so breiter Basis, als es überhaupt möglich ist.

Unter den in der Blaualgensystematik hauptsächlich verwendeten Gattungs- und Artmerkmalen widmeten wir der Zellgröße und der Hüllenweite, -färbung und -schichtung besonderes Interesse. Die Konstanz bzw. Variabilität der Zellgröße und ihre Verwendungsmöglichkeit als Artmerkmal suchten wir durch die variationsstatistische Bearbeitung einer Reihe von lebenden und fixierten Materialien festzustellen und, nachdem wir beobachtet hatten, daß die Hüllenweite, -färbung und -schichtung von den Umweltbedingungen sehr weitgehend abhängig sind, versuchten wir, an jedem einzelnen Wuchsort ihre spezielle Ausbildung zu deuten.

Diese Untersuchungen systematischer Art, auf die viel Arbeit verwendet wurde, führten zu einer verhältnismäßig tiefgreifenden Revision der Arten und Artengruppen in den Gattungen *Gloeocapsa, Scytonema-Petalonema, Rivularia-Sacconema* u. a. und auch zu der Erkenntnis, daß eine systematische Neubearbeitung weiter Formenkreise der Schizophyceen dringende Notwendigkeit ist.

Waren die Artenlisten aufgenommen, so galt es, diese nach biologischen, ökologischen, soziologischen und pflanzengeographischen Gesichtspunkten zu ver-

arbeiten. Es wurde versucht, die Ansprüche möglichst vieler Arten an das Substrat und seine ökologischen Verhältnisse zu erkennen, die geographische, horizontale und vertikale Verbreitung der wichtigsten Arten zu ermitteln und schließlich die natürlichen Artgruppierungen, also die Assoziationen der Algen, zu erfassen. Wenn wir indes darauf verzichten, solche zu beschreiben, so liegt dies in der Auffassung begründet, daß, trotz mancher wertvoller diesbezüglicher Versuche verschiedener Forscher, die Vorarbeiten für eine definitive, gut fundierte soziologische Gliederung der Vegetation epilithischer Algen noch nicht weit genug fortgeschritten sind.

Den Fragen der Erstbesiedelung eines Felsstandortes, der Raschheit, mit der eine Algenvegetation sich einstellt, und ihrer Bedeutung für den Aufbau und den Abbau des Gesteins wurde volle Aufmerksamkeit geschenkt. Kunstbauten, wie Straßen- und Gartenmauern, Denkmäler und Grabsteine wurden mit reichlichem Gewinn in den Bereich der Untersuchungen einbezogen. Dadurch, daß namentlich Grabsteine in außerordentlicher, fast unbeschränkter Vielgestaltigkeit hinsichtlich des Materials, der Oberflächengestaltung, der Exposition, der ökologischen Verhältnisse und der Dauer, während der sie der Besiedelung offen standen, der Untersuchung zugänglich waren, konnten die Ermittlungen am natürlichen Standort durch umfangreiche Beobachtungen ergänzt werden, deren Wert geradezu demjenigen eines groß angelegten Experiments gleichzusetzen ist.

Im Areal der Algen des Gesteins vollzieht sich der Befall der Algenlager durch parasitische Pilze. Hier nehmen zahlreiche Flechtenbildungen ihren Anfang. Obschon die Aufgabe der vorliegenden Arbeit ausdrücklich auf die Algenvegetation beschränkt war, mußte darum die Biologie der Flechten möglichst weitgehende Berücksichtigung finden. Indem wir den ersten Stadien der Flechtenbildung in ihren verschiedenen Erscheinungsformen nachgingen, diese Erscheinungen mit denjenigen anderer Lebensgemeinschaften im Pflanzenreich verglichen, Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten herausarbeiteten und mit den bekannten Fällen, die uns aus der Pflanzenpathologie bekannt sind, in Beziehung setzten, gelangten wir zu einer Auffassung über die Natur der Flechten und das Abhängigkeitsverhältnis der beiden Partner zueinander, die mithelfen dürfte, auf der Grundlage neuer Beobachtungen die so problemreiche Flechtengemeinschaft einem besseren Verständnis entgegenzuführen.

Schließlich oblag uns noch die Aufgabe, die epilithische Algenvegetation unseres Untersuchungsgebietes

mit derjenigen anderer Länder und Klimazonen zu vergleichen. Da sich uns nun mitten in der Arbeit, in den Jahren 1937/38, die Möglichkeit bot, eine botanische Studienreise ins Tropengebiet Niederländisch-Indiens auszuführen, so nützten wir diese willkommene Gelegenheit dazu aus, unsere bis dahin gemachten Beobachtungen mit den entsprechenden Vegetationsverhältnissen im Tropengebiet zu vergleichen, Homologien und Verschiedenheiten in der epilithischen Algenvegetation festzustellen, auf ihre Ursachen zurückzuführen und aus den dabei gemachten Beobachtungen heraus auch die Angaben früherer Autoren kritisch zu prüfen.

I. Teil

Das Untersuchungsgebiet und die Lebensbedingungen an der Gesteinsoberfläche

1. Kapitel

Lage und Gliederung des Untersuchungsgebietes Das Gestein und die Beschaffenheit seiner Oberfläche

A. Die geographische Lage

Unsere Untersuchungen erstrecken sich über das Gesamtgebiet der Schweiz. Sie reichen im Westen bis in das Gebiet des Südjura (La Dôle, Kanton Waadt), im Osten bis ins Samnaun, das östlichst gelegene schweizerische Seitental des Unter-Engadins (Kanton Graubünden), im Süden bis zum Matterhorn (Kanton Wallis) und zur südlichen Landesgrenze bei Caslano (Kanton Tessin) und im Norden bis in den Schaffhauser Jura. Die in den vier Haupt-Himmelsrichtungen am weitesten vorgeschobenen Untersuchungsstationen liegen also zwischen 5° 35′ und 10° 20′ östlicher Länge von Greenwich und zwischen 45° 58′ und 47° 43′ nördlicher Breite. Das Gebiet zeigt eine Ausdehnung von zirka 270 km in W-E- und von zirka 180 km in S-N-Richtung und umfaßt eine Fläche von 40 000 km².

Das tiefstgelegene Untersuchungsgebiet um Ascona liegt zirka 250 m ü. M., das höchstgelegene am Piz Boval und am Matterhorn zirka 3000—3200 m, im Gebiete der Jungfrau sogar 4000 m ü. M. Innerhalb dieser Grenzen fanden sämtliche Höhenlagen Berücksichtigung. Leider war es uns nicht möglich, noch höher gelegene Standorte in die Arbeit einzubeziehen. Die Materialien, die in der Gipfelregion unserer höchsten Berge durch Bergsteiger für uns gesammelt wurden, ließen sich leider nicht verwenden, da diese stets das ihnen auffallendere Flechtenmaterial von ihren Touren mitbrachten, dagegen nie Algenmaterialien, und dies trotz eingehender Erklärung und Mitgabe von charakteristischen Handstücken als Beispielen. Das Auge muß eben für die Algenvegetation

mehr geübt sein als für die dem Laien besser erkennbare Flechtenvegetation.

B. Die Gliederung

Blickt man an einem klaren Tage von einem Aussichtsberg des schweizerischen Mittellandes, z. B. dem Napf an der bernisch-luzernischen Kantonsgrenze, in die Runde, so fällt einem die natürliche Gliederung des Schweizerlandes in die Augen. Nach W hin erkennt man das von SW nach NE streichende Juragebirge, gleichlaufende Kämme langgestreckter Bergrücken mit flachen Talmulden oder steilabfallenden Kalkwänden, ein Bild von architektonischer Ausgeglichenheit im Verlaufe der Linien. Der Kettenjura, der von der französischen Grenze Genfs her sich in NE-Richtung durch das westliche Waadt-, Neuenburger- und Bernerland und bis weit in den Kanton Aargau hinein erstreckt, erreicht am Mont-Tendre mit 1680 m seinen höchsten Punkt; nach N und NE geht er über in den Tafeljura der Kantone Basel, Solothurn, Aargau und Schaffhausen und erreicht im Randen (930 m) seinen letzten schweizerischen Ausläufer. Der Jura stellt eine tertiäre tektonische Faltung der Ablagerungen aus der Jura-Periode dar und besteht aus Kalkstein, der nur stellenweise von Molasse und diluvialen Schottern bedeckt ist.

Senden wir von unserm Aussichtsberg, dem Napf, aus den Blick nach SE, so tritt uns ein ganz anderes Bild entgegen : Ein weiter Kranz gewaltiger Bergriesen mit hochragenden, zackigen Gipfeln, manche unter ihnen mit weithin schimmernden Kuppen ewigen Schnees, ein eindrucksvolles Panorama mit leuchtenden Farben und wild-romantischen Formen. Das sind die Alpen. Sie ragen bis in Höhen von gegen 5000 m ü. M.; sie trennen den europäischen Kontinent in die südlichen Mittelmeerländer und die nördlichen Gebiete Mitteleuropas. Wie der Jura sind die Alpen aufgetürmt worden durch eine von S nach N vorstoßende Faltungswelle, von der die kristallinen Grundgebirge mitsamt den gewaltigen Decken der darüber liegenden Sedimente erfaßt wurden.

Folgt man in der Haupteinteilung der Alpen den Geographen (Früh, Geographie der Schweiz, [1930]), die die Grenze zwischen West- und Ostalpen längs einer Linie Bodensee-Chur-Reichenau-Splügen-Como festlegen, so erstreckt sich unser Untersuchungsgebiet über die gesamten schweizerischen West- und Ostalpen. Unter diesen letzteren, den sog. « rätischen Alpen », sowohl auf die südrätischen als auch die nordrätischen Alpen. Auf die Umgrenzung dieser einzelnen Bezirke soll im speziellen Teil der vorliegenden Arbeit näher eingetreten

werden. In den Westalpen wurden Gebiete berücksichtigt, die den sog. Nordalpen, Südalpen, Walliser Alpen, Tessiner, Luganer und Adula-Alpen angehören.

Gleichzeitig mit der Bildung des Alpengebirges setzte die Einwirkung der atmosphärischen Kräfte, die Erosion, ein. Der gewaltige Rumpf des Gebirges wurde von mächtigen Flußläufen durchschnitten, nach allen Richtungen hin zergliedert. So entstanden Täler, Kämme und Gipfel, und diese Abtragung schreitet noch heute ununterbrochen fort. Durch die Aufstauung des Alpenwalles und des Jura entstand eine zwischen diesen beiden Gebirgszügen sich hinziehende, tiefe Senke. In sie ergoß sich ein großer Teil des auf der N-Seite der Alpen abfließenden Wassers, das die beim Gebirgsabbau vom Rumpf abgelösten Trümmer des Gesteins mitriß, zerkleinerte und als Kies und gröberen und feineren Sand im Alpenvorlande ablagerte. So wurde die mächtige Geosynklinale zwischen Alpen und Jura teilweise angefüllt. Die abgesetzten Massen wurden verkittet, und aus den gröberen, gerundeten Gesteinstrümmern entstand die Nagelfluh der alpennahen Gebiete und aus dem feiner zerriebenen Material der Molassesandstein und Mergel, die heute den Grund der Hochebene des schweizerischen Mittellandes, des nördlichen Vorlandes der Alpen bilden. Auf ihnen gelangten die jüngeren und jüngsten diluvialen und alluvialen Geschiebe der Flüsse zur Ablagerung.

Das schweizerische Mittelland erstreckt sich in einer Breite von 20—50 km vom Genfersee bis zum Bodensee. Von SW nach NE dacht es leicht ab und liegt im Gebiet der Westschweiz auf einer Höhe von ungefähr 500—700 m, in der Ostschweiz dagegen bei zirka 400—500 m über Meer.

C. Das Gestein

Durch die Berücksichtigung eines geologisch so vielgestaltigen Gebietes wurde eine große Zahl petrographisch verschiedener Substrate in die Untersuchung einbezogen : Reiner Quarz, Granite, Gneise, Grüngesteine (Serpentin), Amphibolite, Biotite, Nagelfluh und Molassesandsteine, Dolomite und Kalke usw. Diese Gesteine als Unterlagen für die Algenvegetation sind also verschieden, sowohl nach ihrer chemischen Zusammensetzung als auch nach ihrer Struktur und Textur. Sie umfassen Substrate von extrem saurer bis zu extrem alkalischer Art, dichte Gesteine und solche von feinkristallinischer und grobkristallinischer Struktur, hart und weich, schwer und leicht verwitterbar, mit rauher und glatter Oberfläche, das eine Mal in mächtig anstehenden, kompakten Felswänden, das andere Mal in Form von Kuppen und Zähnen oder größeren und kleineren Splittern.

D. Die Reaktion

Durch den Chemismus des Gesteins wird auch die Reaktion, d. h. der Grad der aktiven Säure des Wassers, das darauf auffällt und an seiner Oberfläche abfließt oder in Spalten und Rissen versickert, bestimmt. Beim Niederfallen durch die Atmosphäre hatte es Gelegenheit, sich mit CO_2 anzureichern und erreicht als schwache Säure (H_2CO_3) die Erde. Auf der Oberfläche eines sauren Gesteins (z. B. Quarz) wird es sich mit alkalischen Substanzen nicht bereichern können. Durchfließt es gar Humus- oder Moorboden, so wird sein Säuregrad noch zunehmen. Anders dagegen, wenn das Wasser auf alkalischem Gestein abfließt. Dank seinem CO_2-Gehalt wird es z. B. den Kalk angreifen und Ca-Bikarbonat aufnehmen. Damit wird es selbst alkalisch, und seine Reaktion nimmt pH-Werte von 7,0 und mehr an.

Die von uns gemessenen pH-Werte liegen innerhalb des Bereiches von 5,12 bis 7,54 und umfassen damit dieselbe Spanne, die H. J e n n y (1925) für verschiedene Böden angibt. Nach diesem Autor zeigen kalkhaltige Böden eine Reaktion von pH zirka 7,2, Ton- und Sandböden ohne $CaCO_3$ pH zirka 5—6, und saurer Humusboden pH zirka 4—5. So tiefe Werte wie diejenigen sauren Humusbodens haben wir auf der nackten Felswand nirgends beobachtet.

2. Kapitel

Das Klima der Gesteinsoberfläche

A. Das Großklima des Untersuchungsgebietes

Die Wuchsorte unserer Gesteinsalgen stehen unter einem Klima, das bestimmt wird durch die allgemeine Klimalage des Untersuchungsgebietes und durch deren spezielle Auswirkung an der Gesteinsoberfläche. Die Lokalität, ihre besondere Beschaffenheit (Substrat usw.) und die Eingliederung in die Umgebung, ihre Höhenlage und ihre Lage auf ebener Fläche oder am geneigten Hang und die Richtung des Hanges sind dabei in erster Linie ausschlaggebend.

Entsprechend der reichen vertikalen Gliederung unseres Landes auf verhältnismäßig kleinem Raum sind die klimatischen Verhältnisse der Schweiz außerordentlich vielgestaltig und zeigen von einer Gegend zur andern tiefgreifende Unterschiede. An gegen 400, über das ganze Gebiet verteilten Beobachtungsposten (meteorologischen und Regenmeßstationen) wird zum Teil seit 80 und mehr Jahren die Schweiz klimatologisch erforscht. Aus der Gesamtheit dieser Messungen hat sich ergeben, « daß unser Land klimatisch dem großen Bezirke Mitteleuropas angehört, in welchem sich der Übergang vom Seeklima der westlichen

Küstenländer zum Kontinentalklima Osteuropas vollzieht. Hinsichtlich der Temperatur namentlich teilt unser Land die Vorzüge, welche dem ganzen westlichen Europa durch den Einfluß der warmen atlantischen Luft- und Wasserströmungen zukommen. Die Stationen Basel und Lugano zu beiden Seiten der Alpen haben, auf das Meeresniveau reduziert, eine Mitteltemperatur von resp. 10,9 und 13,3°, die um nahe 4° die von Dove und Wild für die gleiche Breite gegebene Normaltemperatur übertrifft, und zeigen eine Erhöhung auch selbst im Sommer, was sich nur dadurch erklärt, daß jene atlantischen Strömungen nicht bloß ein Angleichung, sondern eine tatsächliche Wärmevermehrung zur Folge haben, ein Einfluß, der dann erst im östlichen Europa verschwindet.» (J. Maurer, R. Billwiller und Cl. Heß, «Das Klima der Schweiz» [1909, S. 63].)

Mittlere Temperatur in Höhenstufen des Nordhanges der Alpen nach J. Maurer. Aus J. Früh, Geographie der Schweiz 1, S. 266, und nach W. Mörikofer (1932, S. 36).

Höhe in m	Winter	Frühling	Sommer	Herbst	Jahr	Januar	Juli	Jahresschwankung
0					11,1	+ 0,4	20,7	20,3
500	— 0,3	8,4	16,9	8,8	8,5	— 1,3	17,8	19,1
700	— 1,1	7,2	15,8	7,9	7,5	— 2,1	16,8	18,9
900	— 2,0	6,0	14,7	6,9	6,4	— 2,9	15,7	18,6
1100	— 2,8	4,8	13,6	6,0	5,4	— 3,7	14,6	18,3
1300	— 3,7	3,6	12,5	5,1	4,4	— 4,5	13,5	18,0
1500	— 4,6	2,3	11,4	4,2	3,3	— 5,3	12,4	17,7
1700	— 5,4	1,1	10,3	3,2	2,3	— 6,1	11,3	17,4
1900	— 6,3	— 0,1	9,2	2,3	1,3	— 6,9	10,2	17,1
2100	— 7,1	— 1,3	8,1	1,4	0,3	— 7,7	9,1	16,8
2300	— 8,0	— 2,5	7,0	0,5	— 0,8	— 8,5	8,0	16,5
2500	— 8,8	— 3,7	5,8	— 0,5	— 1,8	— 9,3	6,9	16,2
3000					— 4,3	— 11,5	4,5	16,0
4000					— 9,4	— 15,4	— 0,9	15,6

Auf Grund der Berechnung eines 37jährigen Beobachtungsmaterials von 29 über das Gesamtgebiet der Schweiz verteilten meteorologischen Stationen ergaben sich mittlere Jahrestemperaturen, die zwischen — 2,6° (Säntisgipfel, 2500 m ü. M.) und + 11,4° (Lugano, 275 m ü. M.) liegen. Derart große Temperaturunterschiede sind gegeben durch die verschiedene geographische Breite, namentlich aber durch die Höhenlage der einzelnen Stationen. Maurer und Billwiller (l. c. S. 66) berechneten als mittlere Temperaturabnahme per 100 m Höhendifferenz

Werte, die zwischen 0,364 (nordostschweizerisches Mittelland) und 0,588° (Südseite der Alpen) liegen. Innerhalb welcher Grenzen die mittlere Temperatur im Jahr, in den verschiedenen Jahreszeiten und in verschiedenen Höhenstufen, Schwankungen unterworfen ist, geht aus der vorstehenden Zahlentafel hervor. Diese zeigt weiterhin, daß die Temperatur im allgemeinen nicht nur mit zunehmender Höhe abnimmt, sondern daß mit dieser auch die mittlere Temperaturschwankung geringer wird.

Nicht geringer sind die Unterschiede in den verschiedenen Landesteilen hinsichtlich der mittleren jährlichen Niederschlagsmenge. Nach Maurer und Billwiller zeigt mit 52,8 cm die Station Grächen im Wallis den geringsten, der Säntisgipfel mit 290 cm den höchsten Wert. Letztere Station erreicht also den mehr als fünffachen Betrag der ersteren.

Eine Reihe von Totalisatoren im Hochgebirge ergibt nun mit Werten von über 4 m Niederschlagsmenge Zahlen, die weit über denjenigen liegen, die mittelst der in meteorologischen Stationen gebräuchlichen Regenmesser ermittelt werden. So zum Beispiel die Station Säntisgipfel selbst, für die 1926/27 durch den Totalisator eine Niederschlagsmenge von 556 cm ermittelt wurde, während der unmittelbar daneben aufgestellte, mit Schutztrichter versehene Regenmesser nur den Wert von 365 cm anzeigte.

Daß die Erträge in verschiedenen Jahren überhaupt stark wechseln, geht aus den Angaben bei J. Früh « Geographie der Schweiz » 1, S. 315, hervor : « Waren sie 1920/21 relativ gering, so ergaben 1919/20 viele Totalisatoren über 300 cm. Im Jahr 1925/26 Seewinenberg 3025 m : 325 cm, Claridenfirn über 400, Col d'Orny 401, Scopi 1917 : 408, 1925/26 : 425, Jungfraujoch 1926/27 : 458, Mönchsgrat 3810 m : 589 cm ! Nach nötigen Korrekturen wird die Niederschlagsmenge des Säntis als höchste der Schweiz auf 527 cm berechnet. » Es scheint, daß die durch die beiderlei Meßinstrumente ermittelten Werte ohne Korrektur nicht ohne weiteres miteinander verglichen werden können (Mitteilung durch die Schweiz. Meteorologische Zentralanstalt in Zürich). Ganz allgemein nimmt die Niederschlagsmenge mit der Höhenlage zu, so daß wir ihre höchsten Werte in der Gipfelregion größerer Bergmassive, die niedrigsten Werte dagegen in den zwischen hochragenden Bergen eingeschlossenen, windgeschützten Tälern antreffen. So lassen sich innerhalb des Untersuchungsgebietes, namentlich hinsichtlich der Temperatur und der Niederschlagshöhe und -verteilung, eine Anzahl verschiedener Klimabezirke gegeneinander abgrenzen. Ihre speziellen Verhältnisse sollen bei der Beschreibung der untersuchten Algenstandorte im einzelnen Erwähnung finden.

Für einen Algenstandort ist nun aber nicht in erster Linie das Großklima der betreffenden Gegend maßgebend, sondern von ungleich größerer Bedeutung sind die mikroklimatischen Verhältnisse, also das Klima des engsten Lebensraumes.

So gut wir nun durch die langjährigen Aufnahmen der meteorologischen Stationen und die Verarbeitung durch die Schweizerische Meteorologische Zentralanstalt in Zürich über das Klima unseres Landes unterrichtet sind, so finden wir doch in der Literatur kaum Angaben über die speziellen klimatischen Gegebenheiten am Standort der Mikrophytenvegetation, d. h. an der Oberfläche des Gesteins. Wir sahen uns deshalb genötigt, soweit dies im Rahmen des für uns Möglichen lag, diesbezügliche Erhebungen selbst durchzuführen und zu versuchen, unter Verwendung des reichlichen Beobachtungsmaterials anderer Autoren, ein möglichst klares Bild von den klimatischen Verhältnissen am Wuchsort unserer Algenvegetation, d. h. an der Gesteinsoberfläche, zu gewinnen.

B. Das Klima der bodennahen Luftschicht; Allgemeines

Die Algen- und Flechtenvegetation der Gesteinsoberfläche steht unter Klimabedingungen, die sich in sehr weitgehendem Maße von denjenigen unterscheiden, die von der allgemeinen Klimatologie für ein Gebiet ermittelt werden. Diese fußt ja auf Messungen, die in einer Höhe von 1,5 m, meist sogar von 2 m über dem Erdboden vorgenommen werden; denn die Klimatologen betrachten die bodennahe Luftschicht als Störungszone, die in ihrem Charakter von Ort zu Ort wechselt, während sie nach Werten streben, die von solchen Störungen nicht beeinflußt sind.

Es ist das große Verdienst R. Geigers, die vorhandenen Kenntnisse über die klimatischen Verhältnisse in der bodennahen Luftschicht gesammelt, unter einheitlichen Gesichtspunkten verarbeitet und klar und einfach dargestellt zu haben. Aus dieser Darstellung (R. Geiger « Das Klima der bodennahen Luftschicht », 1927 und 1942) geht deutlich hervor, daß in geringer Höhe über dem Boden ein Sonderklima herrscht, ähnlich wie im Wald, am Hang usw., und daß es sich dabei um einen Klimatyp handelt, der an allen Punkten der Erdoberfläche vorliegt.

R. Geiger bezeichnet als « bodennahe » diejenige Luftschicht, die bis in ungefähr 1,5 m Höhe über dem Erdboden liegt. Sie besitzt ein « Pflanzenklima » im Gegensatz zum « Menschenklima », das nach außen hin an die bodennahe Luftschicht anschließt; im letzteren liegen die klimatischen Meßstationen.

Innerhalb der bodennahen Luftschicht sind die Abweichungen der klimatischen Verhältnisse von den in 1,5 bzw. 2 m Höhe ermittelten

Werten um so größer, je näher dem Erdboden die Messungen vorgenommen werden, und sie sind am größten an der Grenzfläche zwischen Erde und Luft. Hier weichen Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Windgeschwindigkeit usw. in sehr hohem Maße von den in normaler Meßhöhe ermittelten Werten ab.

Die Vegetation der Algen und Flechten auf dem nackten Gestein liegt auf und in dieser Grenzfläche. Sie steht deshalb innerhalb der bodennahen Luftschicht abermals unter einem Sonderklima, das als dasjenige der boden- oder erdnächsten Luftschicht bezeichnet werden könnte. Es umfaßt die klimatischen Verhältnisse der Gesteinsoberfläche und eines Luftraumes von 1—2 mm darüber, würde also in Analogie zum «Menschen»- und zum «Pflanzenklima» das «Klima der Algen und Flechten» darstellen.

Unter normalen Bedingungen nimmt die Temperatur in den obern Luftschichten mit zunehmender Höhe stets und regelmäßig ab. Eine Temperaturzunahme tritt nur als Störungserscheinung in der Inversion auf. Auch in der bodennahen Luftschicht zeigt der Temperaturgang eine starke Abhängigkeit von der Höhe, in der gemessen wird. Die Größe der vertikalen Temperaturabnahme aber, die in der höheren Atmosphäre nur geringe Beträge ausmacht (wie bereits erwähnt, z. B. für die Schweiz 0,346—0,588° C je 100 m Höhenunterschied), ist sie in der bodennahen Luftschicht häufig sehr hoch und würde (nach Geiger, 1927) Hunderte von Celsiusgraden ausmachen, wollte man sie ebenfalls auf 100 m Vertikaldistanz umrechnen. Durch den Wechsel im Vorzeichen (zur Zeit vorwiegender Einstrahlung bzw. vorwiegender Ausstrahlung) und im Betrage des Temperaturgefälles in den einzelnen Luftschichten über dem Boden erweisen sich die Wärmeverhältnisse innerhalb der bodennahen Luftschicht ungleich verwickelter als diejenigen in größerer Höhe.

Da über die spezielle Klimatologie der Gesteinsoberfläche systematisch durchgeführte Untersuchungen kaum vorliegen, haben wir versucht, diese Lücke so weitgehend, als uns dies möglich war, auszufüllen. Unsere diesbezüglichen Messungen beziehen sich in der Hauptsache auf den Gang der Temperatur und die Feuchtigkeitsverhältnisse, in geringerem Maße auch auf den Taufall.

C. Der Wärmehaushalt der Gesteinsoberfläche; Allgemeines

Der Erdboden und mit ihm jede Gesteinsoberfläche ist der große Umschlagsort im Wärmehaushalt der Erde. Er fängt die strahlende Energie auf, die, von der Sonne ausgehend, die Erdatmosphäre durch-

dringt. Von ihm wird zur Zeit der Einstrahlung (hauptsächlich bei Tage) die Wärme aufgenommen und sowohl nach dem Erdinnern als auch nach den über der Erde lagernden Luftschichten weitergeführt. Die Erdoberfläche ist es auch, die während der Periode der überwiegenden Ausstrahlung (hauptsächlich in der Nacht) die in Boden und Gestein gespeicherte Wärme wiederum an die Atmosphäre und an den Weltraum abgibt. Die höchsten Temperaturen, die durch Sonnenstrahlung hervorgerufen werden, zeigen sich darum an jedem Orte an der Grenzfläche zwischen Erde und Luft; sie sind die höchsten klimatischen Temperaturen, die auf der Erde gemessen werden.

a) Einstrahlung

Von der Sonnenstrahlung, welche die oberste Grenze der Erdatmosphäre trifft und im Mittel 1,94 gcal/cm² min beträgt (Mörikofer, 1939), kommt nur ein Teil für die Erwärmung von Erde und Luft in Betracht; denn 42 % (Geiger, 1942, S. 7) der einfallenden Strahlung werden an der Grenzfläche der Erdatmosphäre diffus zerstreut und an den Wolken reflektiert und gehen im Weltraum für uns verloren. Die übrigen 58 % der Energie dringen in die Lufthülle der Erde ein, wo ein Teil der Strahlung an Wassertröpfchen, Staubpartikeln, namentlich aber an Luftmolekülen diffus zerstreut oder absorbiert und in Wärme verwandelt wird und als diffuse Himmelsstrahlung (Licht- und Wärmestrahlung) zum großen Teil der Erde wiederum zugute kommt.

Die bis zur Erdoberfläche gelangende Strahlung beträgt in unsern Breiten rund $^3/_4$ der in die Atmosphäre aufgenommenen Energie; 10 % davon gehen durch Reflexion verloren; der Rest wird in Wärme umgewandelt, verursacht die Erwärmung von Boden und Gestein, und wird von diesen nach den tieferen Erdschichten und nach oben an die angrenzende Luft weitergeführt. Die bodennahe Luftschicht ist derjenige Teil der Atmosphäre, dessen Temperaturverhältnisse am unmittelbarsten durch die Verhältnisse an der Grenzfläche bestimmt sind. Je weniger sich die Pflanzen über die Erde erheben, um so schlechter sind die Klimabedingungen, mit denen sie auszukommen haben, und die Grenzfläche, d. h. der nackte Boden oder das kahle Gestein, also die natürlichen Standorte der Algen und Flechten, birgt daher ein Klima, wie es hinsichtlich der Temperaturverhältnisse härter, d. h. extremer nirgends auf der Erde zu finden ist.

Die Erwärmung eines Gegenstandes hängt zunächst von seiner Oberflächenbeschaffenheit und Farbe ab. Auf einer rauhen Oberfläche sind Reflexion und Diffusion der einfallenden Strahlen geringer als auf

einer glatt geschliffenen. Je dunkler eine Gesteinsoberfläche ist, d. h. je mehr sich ihre Farbe derjenigen eines absolut schwarzen Körpers nähert, um so größer ist ihre Strahlenabsorption, entsprechend größer auch seine Emission, d. h. seine Ausstrahlung. Ein schwarzer Diabas mit matter Oberfläche wird darum mehr Strahlungswärme aufnehmen als ein solcher mit glatt geschliffener, und weit mehr als ein weißer Marmor mit matter oder gar glatter Oberfläche.

Sodann hängt die oberflächliche Erwärmung in sehr hohem Maße vom Wärmetransport sowohl nach den tiefern Gesteinsschichten als in den Luftraum hinaus ab. Jener wächst mit steigendem Temperaturgefälle zwischen Oberfläche und Gesteinsinnerem und mit zunehmender Wärmeleitfähigkeit. Diese letztere hängt ab vom Material, der Struktur und dem Luft- und Wassergehalt des Gesteins. Je kompakter es ist. desto leichter verschiebt sich in ihm die Wärme. Der Koeffizient der Leitfähigkeit gibt an, wieviel Grammkalorien in einer Sekunde durch einen Würfel von 1 cm Kantenlänge zwischen zwei gegenüberliegenden Seiten des Würfels übergehen, wenn der Temperaturunterschied zwischen ihnen 1° C beträgt und keinerlei Wärme durch die übrigen Seiten nach außen abgegeben wird. Er beträgt, wenn der Koeffizient für das gut leitende Silber als 1 gesetzt wird, für Eisen 0,15—2 und für Wasser 0,001. Beim Schnee ändert er sich mit dessen Dichte. Im Dichtebereich von 0,1—0,4 beträgt er nach O. Eckel und Chr. Thams (1939) 0,0002—0,001, ist also außerordentlich klein. Diese geringe Leitfähigkeit hat z. B. zur Folge, daß die Temperatur unter einer Schneedecke von zirka 0,6 m oder mehr Dicke nie wesentlich unter 0° C sinkt. Sandboden zeigt einen Koeffizienten von 0,004, Moorboden von 0,002, die Luft sogar einen solchen von nur 0,000048. Nach Geiger (1927, S. 23) beträgt der Koeffizient beim homogenen Felsgestein etwa 0,01. Er ist also etwa $2^1/_2$mal größer als derjenige des Sand- und 5mal größer als derjenige des Moorbodens oder gar über 200mal höher als der Wärmeleitungskoeffizient der Luft.

Je langsamer die Wärmeleitung nach dem Innern vor sich geht, um so mehr staut sich die Wärme in den oberflächlichen Schichten, um so mehr erwärmt sich also die Oberfläche, um so größer ist auch die Wärmemenge, die in die Luft zurückgestrahlt wird. Ceteris paribus wird sich also ein lockerer Sandboden an seiner Oberfläche mehr erwärmen als ein kompakter Fels, z. B. poröser Sandstein, und dieser mehr als dichter Diabas oder Kalkstein.

Im Wärmehaushalt eines freiliegenden Gesteinsblocks spielt auch das Verhältnis $\frac{\text{bestrahlte Oberfläche}}{\text{Volumen}}$ eine Rolle. Je größer dieser Quotient ist, um so rascher erwärmt sich bei gleichbleibender Strahlungs-

intensität der Stein. Eine dünne Platte wird sich darum an ihrer Oberfläche rascher erwärmen als ein dicker Quader desselben Gesteins. Für die Temperaturerhöhung durch Einstrahlung kommen also als entscheidende Faktoren in erster Linie in Frage : Größe der Absorption, spezifische Wärme, Leitfähigkeit und Quotient $\frac{\text{bestrahlte Oberfläche}}{\text{Volumen}}$.

Diese Gegebenheiten sind im Gestein selber gelegen. Für die Erwärmung der Oberfläche fallen nun aber noch eine Reihe von Faktoren ins Gewicht, die außerhalb des bestrahlten Körpers, d. h. in seiner Umgebung gelegen sind.

Ist der Himmel klar, so gelangt ein Maximum an direkter Sonnenstrahlung auf die Erde; je mehr er mit Wolken überzogen ist, um so stärker wird die Einstrahlung herabgesetzt. Bei der Besprechung des nächtlichen Wärmeumsatzes werden wir ebenfalls sehen, daß Himmelsbedeckung durch atmosphärische Gegenstrahlung eine Herabsetzung der Abkühlung der Erdoberfläche zur Folge hat. Bewölkung führt also im allgemeinen zu einer Verringerung der Temperaturunterschiede. Diese Wirkung stellt aber nicht eine lineare Funktion der zunehmenden Himmelsbedeckung dar. Geiger (1927, S. 61) hat gezeigt, daß das Temperaturgefälle in der bodennahen Luftschicht (5 und 150 cm über dem Boden) nachts nicht bei völlig wolkenlosem Himmel, sondern bei dem Bewölkungsgrad 2/10 bezw. 4/10 am größten ist. Ähnlich wird auch bei Tage die maximal auf einen Punkt einfallende Strahlungsenergie nicht bei wolkenlosem, sondern bei teilweise bedecktem Himmel am größten sein, nämlich dann, wenn die Sonne in größerem Umkreis frei ist, außerhalb dieses Bezirks aber Wolken stehen. Diese erwärmen sich durch die Absorption der Sonnenstrahlung, fangen aber überdies die Rückstrahlung der Erde auf und wirken also ihrerseits als Strahlungskörper. Die an einem bestimmten Punkte der Erdoberfläche einfallende Sonnenenergie wird um den Betrag dieser Gegenstrahlung vermehrt.

b) Die Temperaturschichtung über und unter der Grenzfläche

Die Temperaturabnahme, die zur Zeit der Einstrahlung von der Grenzfläche aus sowohl nach dem Gesteinsinnern wie auch nach dem über ihr lagernden Luftraum immer vorhanden sein muß, kommt sehr schön zum Ausdruck in Messungen, die J. G. Sinclair (1922) im Wüstenlaboratorium zu Tucson in Arizona (Vereinigte Staaten) durchführte. Geiger (1942, S. 11) hat sie in einer Zustandskurve graphisch dargestellt; diese soll zunächst unsern weiteren Überlegungen als Aus-

gangspunkt dienen (Abb. 1). In ihr werden die Temperaturverhältnisse zur Darstellung gebracht, wie sie in geringen Höhen über und in geringen Tiefen unter einer Bodenfläche am 21. Juni 1915 festgestellt wurden. Im 4 mm Bodentiefe wurde eine Temperatur von 71,5° C gemessen. An der Oberfläche war sie bestimmt höher, wurde aber der methodischen Schwierigkeiten halber nicht ermittelt. In der obersten Erdschicht nimmt die Temperatur außerordentlich stark ab, so daß sie bereits in

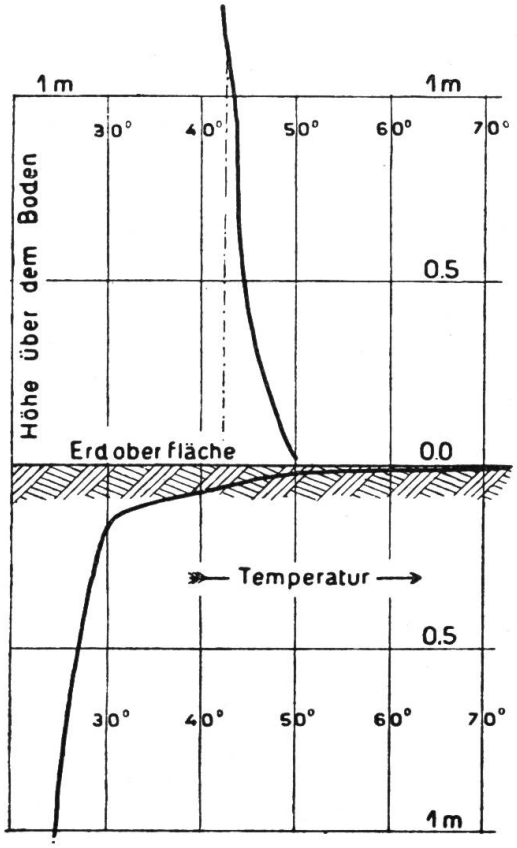


Abb. 1

Wärmeschichtung über und unter der Erdoberfläche zur Zeit der Einstrahlung. Ein Beispiel (Tucson, am 21. Juni 1915) nach *R. Geiger* (1942, S. 11)

7 cm Tiefe mehrere Grade unter der Lufttemperatur liegt. Der Einfluß der Tageszeit, also der vorübergehenden mittäglichen Erhitzung, reicht nur bis in etwa 10 cm Tiefe, wie an dem Knick der Temperaturkurve im Boden zu erkennen ist. Gegen die tieferen Bodenschichten nimmt die Temperatur stetig, aber wesentlich langsamer ab. Die scharfe Umbiegung, die die Kurve in 10 cm Tiefe erfährt, erinnert stark an die Wärmeverhältnisse in stehenden Gewässern. Diese zeigen zur Zeit der überwiegenden Einstrahlung, d. h. im Sommer, einen ähnlichen Verlauf der Temperaturkurve, also eine ähnliche Wärmeschichtung. Die Hydrobiologen nennen den Ort dieser Kurvenknickung die « Sprungschicht » und haben sie seit langem als diejenige Grenzzone gedeutet, die das Epilimnion vom Hypolimnion trennt, mit andern Worten, bis zu der sich der Einfluß der atmosphärischen Kräfte wie Erwärmung, Windbewegung

usw. besonders deutlich bemerkbar macht. Im Winter, d. h. zur Zeit der überwiegenden Ausstrahlung, zeigen die Temperaturkurven der kleineren, sog. temperierten Seen einen ähnlichen Verlauf, nur mit umgekehrten Vorzeichen, d. h. die Temperatur nimmt mit zunehmender Tiefe nicht ab, sondern zu. Die Sprungschicht aber ist nicht minder deutlich erkennbar als im Sommer.

Von der mit fortschreitender Tageszeit (Einstrahlungstypus) sich erwärmenden Grenzfläche aus wird die Wärme, entsprechend dem vorhandenen Temperaturgefälle und der Wärmeleitfähigkeit des Bodens, nach einem bekannten Gesetz in tiefere Schichten geleitet. In der Nacht (Ausstrahlungstypus) verschiebt sich die Wärme abermals, aber in umgekehrter Richtung, d. h. vom Bodeninnern nach der sich abkühlenden Grenzfläche zu. Und zwar erleidet die im Laufe des Tages bzw. Jahres an der Bodenoberfläche auftreffende Wärmewelle nach dem Innern zu eine Verzögerung und eine Abschwächung, und gemäß der Wärmeleitzahl, der Dichte und der spezifischen Wärme des Substrates wandert auch die Temperatur in derselben Richtung. Je höher die Oberflächentemperatur ist, um so weniger tief dringt sie ins Substrat ein, um so weniger lang auch vermag sie sich in diesem zu halten.

In ein Koordinatensystem mit der Bodentiefe als Ordinate und der Tageszeit als Abszisse eingetragen (siehe G e i g e r , 1942, S. 32), neigen die Isothermen mit zunehmender Tiefe nach rechts, und der geometrische Ort der maximalen bzw. minimalen Temperaturen in verschiedenen Bodenschichten drückt sich darum in einer ebenfalls nach rechts geneigten S-förmig gebogenen Kurve aus.

Im kompakten Felsgestein wird die Temperaturverschiebung entsprechend der viel größeren diesbezüglichen Leitfähigkeit rascher vor sich gehen als im lockeren Sandboden; die Wärme- bezw. Kältestauung an der Oberfläche und dementsprechend auch die maximale Erwärmung bzw. Abkühlung dagegen müssen entsprechend der größeren Wärme- bzw. Temperaturleitfähigkeit geringer sein.

Wie nach dem Erdinnern, so zeigt sich auch nach der über dem Boden lagernden Luftschicht zu eine Temperaturabnahme. Diese ist am ausgeprägtesten unmittelbar über der Grenzfläche. Nach S i n c l a i r (1922) liegt über dieser ein Temperatursprung von über 20° C vor. Dann nimmt die Temperatur bis in zirka 0,5 m weiterhin um einige Grade ab, und schließlich nähert sich ihre Abnahme derjenigen, die für die höhern Luftschichten charakteristisch ist.

Aus H a u d e s (1934) Temperaturmessungen in der Wüste Gobi geht hervor, daß die Temperatur in 1 mm Höhe über dem steinigen Boden um zirka 6 Celsiusgrade höher liegt als in 1 cm Höhe, in 8 cm Abstand vom Boden wiederum um zirka 2° höher als in 1 m Abstand.

Wie außerordentlich groß der Temperaturabfall im ersten Zehntelsmillimeter über einer erhitzten Oberfläche ist, erweisen die experimentellen Untersuchungen von Ramdas und Malurkar (1932). Über einer elektrisch geheizten Platte fanden sie bei einer Zimmertemperatur von 22,5° die in nachstehender Tabelle aufgeführten Werte. In der oberen Zahlenreihe ist der Abstand von der erhitzten Oberfläche, in der unteren Reihe die entsprechende Temperatur in ° C eingetragen.

mm	0,0	0,025	0,05	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
° C	87,5	82,0	79,6	77,4	74,0	71,2	68,8	66,6	64,4	62,0	60,0	58,0	56,5

Im ersten Zehntelsmillimeter fällt die Temperatur um volle 10°, innerhalb eines Millimeters gar um 31° ab. In der Grenzfläche und innerhalb des ersten Millimeters, der sog. Grenzschicht Geigers (1942, S. 53), liegt der Lebensraum unserer epilithischen Algenvegetation.

Daß ein sehr starkes Temperaturgefälle in der bodennahen Luftschicht nicht nur im Wüstengebiet, sondern auch in unsern Breiten vorhanden ist, zeigen die Messungen Geigers (1927, S. 15) in Bayern. Er beobachtete bei Nederling an heitern Tagen, daß die mittägliche Temperatur in 5 cm über spärlicher Grasvegetation um 5,6 ° höher war als in 50 cm über dem Boden. Über einer kahlen, waagrecht liegenden Felsfläche, wo in der bodennächsten Luftschicht die Temperaturerniedrigung durch die pflanzliche Transpiration wegfällt, dürfte die Temperaturabnahme noch wesentlich höhere Werte annehmen.

Die Erwärmung der Atmosphäre erfolgt zum allergrößten Teil durch die Wärmeabgabe der Erdoberfläche. Bei heiterem Himmel gelangen die Sonnenstrahlen beinahe völlig ungeschwächt durch die gesamte Luftschicht hindurch; denn die Absorptionsfähigkeit der Luft für die Wärmestrahlung ist außerordentlich gering. (In der Heiztechnik pflegt man, zur Vereinfachung, die Luft als vollkommen strahlendurchlässig zu betrachten.) Namentlich für die dünne bodennahe Luftschicht kommt daher der Wärmegewinn durch die Sonnen- oder Erdstrahlung nicht in Betracht. Wichtiger ist dagegen die Erwärmung durch molekulare Wärmeleitung. Wohl ist die Leitfähigkeit der Luft sehr gering; da aber ihre Dichte ($\varrho = 0{,}00129$) und ihre spezifische Wärme ($\sigma = 0{,}241$) ebenfalls sehr gering sind, so bedarf es nur unbedeutender Wärmemengen, um eine nennenswerte Temperatursteigerung der Luft zu bewirken. Die Temperaturleitung ist also relativ groß. Der Temperaturleitungskoeffizient, worunter man den Ausdruck $\frac{h}{\varrho \cdot \sigma}$ versteht (h = Wärmeleitfähigkeit), hat für Luft den Wert 0,16 und ist nicht viel kleiner als zum

Beispiel für Eisen. Geiger errechnete aus seinen Beobachtungen in Bayern den Anteil, der der Wärmeleitung an der Temperaturschwankung in 1,5 m über dem Boden zukommt und fand, daß sie mit etwa einem Sechstel an der beobachteten Wirkung beteiligt ist. In den bodennäheren Luftschichten ist ihr Anteil an der Wärmeübertragung zweifellos um ein Vielfaches größer, und unmittelbar über der Grenzfläche spielt die molekulare Wärmeleitung die Hauptrolle.

Der wichtigste Träger des von der Erdoberfläche in die höheren Zonen der bodennahen Luftschicht hineingehenden Wärmestromes muß im Austausch der Luftmassen gesehen werden. Die Luft befindet sich ja nur in seltenen Ausnahmefällen in vollkommener Ruhe. Bei ihrer überaus leichten Beweglichkeit herrscht meist eine ungeordnete «turbulente» Bewegung, auch dann, wenn wir dieselbe mit dem subjektiven Empfinden oder mit den gebräuchlichen Instrumenten nicht wahrnehmen können. Durch diese Turbulenz verlagern sich gegenseitig die Luftteilchen und nehmen naturgemäß bei ihrer Verlagerung ihre Eigenschaften an den neuen Ort mit. Durch die stete Mischung erfolgt so zugleich ein Austausch der Eigenschaften der Luft. Jede in irgendwelchen ungeordneten Wirbeln der Luft vor sich gehende Auf- oder Abwärtsbewegung bringt um Mittag die wärmere Luft nach oben, die kühlere nach unten und trägt so zum Ausgleich bei. Je größer der Austausch ist, desto rascher geht dieser Ausgleich vor sich, desto geringer wird das vertikale Temperaturgefälle.

In der bodennächsten Luftschicht, der Grenzfläche zwischen Boden oder Gestein und Luft, also am Standort von Algen und Flechten, erreicht der Koeffizient A des Austausches den Wert 0, weil ja dort eine Vertikalbewegung nach abwärts, also ein Austausch nicht möglich ist. Die Bremsung jeder Luftbewegung unmittelbar über dem Boden ist so stark, daß die Werte von A sich asymptotisch dem Grenzwert 0 nähern. Der Abtransport der Wärme ist demgemäß minimal, und dies hat zur Folge, daß die Wärmestauung an der Grenzfläche besonders groß ist und daß darum unmittelbar über ihr entsprechend hohe Lufttemperaturen zu erwarten sind.

c) Ausstrahlung

Dem reinen « Einstrahlungstypus » um Mittag steht der « Ausstrahlungstypus » bei Nacht gegenüber. Er setzt aber schon vor Eintritt der Nacht ein; denn bereits beträchtliche Zeit vor Sonnenuntergang ist der Strahlungshaushalt des Bodens negativ. Zu Beginn der Nacht nimmt die Ausstrahlung erheblich zu und erreicht vor Mitternacht ihren höchsten Wert. Nach Geiger (1942, S. 63) reicht der Ausstrahlungstypus noch über die Zeit des Sonnenaufganges hinaus.

An Stelle der Energiezufuhr, welche infolge der Sonnenstrahlung den Wärmeumsatz am Tage (hauptsächlich) bestimmt, tritt die Ausstrahlung der Erdoberfläche. Sie unterscheidet sich von der Sonnenstrahlung wesentlich durch ihre größere Wellenlänge. Nach dem Wien schen Verschiebungsgesetz rückt ja das Maximum der Strahlungsenergie um so mehr in den Bereich der kürzeren Wellenlängen, je höher die Temperatur des strahlenden Körpers ist. Das Produkt aus seiner absoluten Temperatur und der Wellenlänge, bei welcher das Maximum der Strahlungsenergie liegt, ist konstant. Die Wellenlänge der nächtlichen (und auch der täglichen) Ausstrahlung ist infolge der weit niedrigeren Temperatur der Erde gegenüber derjenigen der Sonne viel kleiner. Die größte Intensität der Sonnenstrahlung liegt bei 0,5 μ, also im sichtbaren Bereich des Spektrums, etwa zwischen Grün und Blau. Die größte Intensität der Erdstrahlung aber liegt um 10 μ, also weit im langwelligen (infraroten) Spektralbereich.

Mit der Wellenlänge ändern sich auch die Eigenschaften der Strahlung. Dies zeigt sich namentlich in der spezifischen Absorption. Während, wie wir sahen, die Sonnenstrahlen bei klarem Himmel beinahe ungeschwächt bis zur Erdoberfläche vorstoßen, unterliegt die nächtliche Erdstrahlung in viel höherem Maße der Absorption durch die Luft und ganz besonders durch den in ihr enthaltenen Wasserdampf. Nach A. Ångström (1913) beträgt derjenige Teil der Erdstrahlung, welcher durch die Atmosphäre hindurchgelangt, also im Weltraum für uns verloren geht, zirka 14 %. Alle übrige Strahlungsenergie wird von den verschiedenen Atmosphärenschichten nach Maßgabe ihres Absorptionsvermögens (Wasserdampfgehalt) absorbiert. Diese absorbierte, in Wärme umgewandelte Energie veranlaßt die Temperaturerhöhung und mit ihr eine verstärkte Strahlung der betreffenden wasserdampfhaltigen Luftschicht; denn jeder Körper sendet nach dem Stefan-Boltzmann schen Gesetz eine Strahlung aus, die proportional der vierten Potenz seiner absoluten Temperatur ist, mit steigender Temperatur also rasch zunimmt. Die Ausstrahlung der Erde wird vermindert um die « Gegenstrahlung der Atmosphäre », welche wir uns als die Summe aller Strahlungsenergien der einzelnen verschiedenartigen Atmosphärenschichten vorstellen können. Die Differenz beider, die « effektive Ausstrahlung », gibt ein Maß für die nächtliche Abkühlung der Erdoberfläche, soweit diese durch die Wärmestrahlung bedingt ist.

Sobald der Himmel bedeckt ist, geht die effektive Ausstrahlung beträchtlich zurück. Von Einfluß ist dabei sowohl der Grad der Himmelsbedeckung, der nach Zehnteln geschätzt wird (0 = wolkenlos, 10 = ganz bedeckt), als auch die Art der Bewölkung. A. Ångström (1919) und St. Asklöf (1920) haben gezeigt, daß zwischen der effektiven Aus-

strahlung bei wolkenlosem Himmel R_o und derjenigen, wenn w/10 des Himmels bedeckt sind, eine einfache lineare Beziehung von der Form besteht : $R = R_0 \ (1 - k\frac{w}{10})$; k ist dabei eine Konstante, die Werte von 0,26 (leichte Zirrusschleier) und 0,76 (niedrige, dichte Wolken) annimmt.

In allen Fällen wirkt die Himmelsbedeckung temperaturausgleichend, indem tagsüber durch eine Wolkenschicht die zugestrahlte Lichtmenge vermindert, der Temperaturgang an der Erdoberfläche also gedämpft wird. Da im Winter der Ausstrahlungstypus den Einstrahlungstypus an Dauer weit übertrifft (lange Nächte, kurze Tage), so wirkt Himmelsbedeckung temperaturerhöhend. Wollen wir also die Extreme im Temperaturgang einer Gesteinsoberfläche feststellen, so werden wir, wenn immer möglich, bei klarem Tag- und Nachthimmel arbeiten.

Über die Größenordnung der Wärmestrahlung des schwarzen Erdbodens in Abhängigkeit von seiner Oberflächentemperatur orientieren uns die in der folgenden Tabelle von M ö r i k o f e r (1939, S. 4016) zusammengestellten Zahlen.

Oberflächentemperatur in ° C	Wärmeausstrahlung in gcal/cm² min
— 20	0,34
— 10	0,40
0	0,46
+ 10	0,53
+ 20	0,61
+ 30	0,70
+ 40	0,79

Nun dürfte die Ausstrahlung des nackten Felsgesteins nicht ganz an diese Werte heranreichen. Setzen wir aber mit M ö r i k o f e r (l. c. S. 4016) bei einer Sonnenhöhe von 35° eine Sonnenstrahlung von 1,0 gcal/cm² min ein und stellen ihr den Wert der Wärmeausstrahlung bei einer Temperatur von 10° C gegenüber, so geht aus diesem Vergleich die hohe Bedeutung, die der Wärmeausstrahlung des Gesteins für den Temperaturgang seiner Oberfläche zukommt, mit aller Deutlichkeit hervor.

d) Strahlungsbilanz

Die Grenzfläche, auf unsere Untersuchungen bezogen also die Oberfläche des Gesteins, ist der Durchgangsort von Strahlungen verschiedener Art und verschiedener Intensität. Sie überlagern sich im allgemeinen, und ihre Gesamtwirkung ist das Resultat dieser Superposition. Dabei

kommen hauptsächlich folgende Strahlungsströme in Betracht (nach Mörikofer, 1939, S. 4019) :

I. Direkte und indirekte Sonnenstrahlung (Ultraviolett, sichtbar, kurzwelliges Ultrarot) :
   1. Direkte Sonnenstrahlung . . . . . S
   2. Diffuse Himmelsstrahlung. . . . . H
   3. Reflektierte Sonnen- und Himmelsstrahlung . . . R

II. Erd- und Atmosphärenstrahlung (langwelliges Ultrarot) :
   4. Wärmeausstrahlung der Erde . . . . . E
   5. Gegenstrahlung der Atmosphäre . . . . . A
   6. Reflektierte Gegenstrahlung der Atmosphäre . . . r

Bezeichnen wir nun die Strahlungsgewinne des Erdbodens mit positiven, seine Verluste mit negativen Vorzeichen, so erhalten wir für die verschiedenen Bedingungen folgende Formeln für die Strahlungsbilanz Q:

1. Bei Tage und Sonnenschein :
$$Q = S + H - R - E + A - r$$
2. Bei Tage und verdeckter Sonne:
$$Q = H - R - E + A - r$$
3. Bei Nacht :
$$Q = -E + A - r$$

Die nächtliche « effektive Ausstrahlung » betrifft den Wert E--A (r wird in der Regel nicht berücksichtigt). Eine Abkühlung der Erdoberfläche erfolgt also nur, wenn die Gegenstrahlung der Atmosphäre kleiner ist als die Wärmeemission der Erde. Im allgemeinen sind bei Tage die Einstrahlungsgewinne größer, bei Nacht überwiegen die Verluste. Da, für längere Zeiträume betrachtet, die Temperatur des Bodens immer ungefähr gleich bleibt, ist anzunehmen, daß Wärmegewinn durch Einstrahlung und -verlust durch Ausstrahlung sich ungefähr die Waage halten.

Eine Energieanreicherung zur Zeit der Ausstrahlung bedeutet für den Boden oder die Gesteinsoberfläche die Kondensation des Wasserdampfes der Luft in flüssiges Wasser, d. h. die Taubildung. Sie führt zu einer geringen Temperaturerhöhung der Grenzfläche und konnte unzweideutig nachgewiesen werden z. B. von R. Rubenson, der unmittelbar über dem Boden eine um 2,6° höhere Temperatur beobachtete als in der Höhe von 1,5 m.

Der Erhöhung der Temperatur beim Taufall steht ihre Erniedrigung durch Verdunstung von Wasser entgegen. Die dabei verbrauchte Wärmeenergie entspricht genau derjenigen, die bei der Kondensation frei wurde, nämlich 600 cal für jedes Gramm verdunsteten bzw. konden-

sierten Wassers. Auf dem nackten Gestein tritt sie in erster Linie in Erscheinung nach Sonnenaufgang, und zwar so lange, bis der gefallene Tau weggedunstet ist. Die Zustandskurve der Temperaturschichtung in der bodennahen Luftschicht macht dann einen Knick in umgekehrter Richtung als diejenige bei Taufall.

Wie wir bei der Besprechung unserer Meßergebnisse über die Gesteinstemperatur im einzelnen ausführen werden, konnten wir verschiedentlich eine Erniedrigung der Oberflächentemperatur nach Sonnenaufgang bzw. eine Verzögerung ihrer Erwärmung beobachten. Entsprechend den verhältnismäßig geringen zu verdunstenden Wassermengen und der ziemlich glatten Oberfläche unserer Meßgesteine ist die Dauer dieser Wärmeabgabe kurz. Morgenwanderungen über Wiese und Feld lehren uns aber, daß es unter Umständen Stunden dauern kann, bis der auf Blättern und Stengeln liegende Tau in einer dicht bewachsenen Wiese verdunstet ist.

Im Wärmeumsatz der Nacht spielt also die Erdoberfläche eine ähnlich bedeutungsvolle Rolle wie im Wärmeumsatz um Mittag. War bei Tage die Grenzfläche zwischen Luft und Boden der Sitz der höchsten Temperatur, so herrscht dort bei Nacht ein örtliches Minimum; sowohl nach oben in die bodennahe Luftschicht wie nach abwärts in die Bodenschichten nimmt die Temperatur zu. Die vertikale Temperaturabnahme zur Zeit, da der Ausstrahlungstypus herrscht, ist daher einigermaßen ein Spiegelbild zu der in Abb. 1 gegebenen Verteilung beim Einstrahlungstypus. Weil in der Atmosphäre die Temperaturabnahme mit der Höhe die Regel ist, wird diese nächtliche Zunahme « Temperaturumkehr » oder « Inversion » genannt. Nach G e i g e r (l. c. S. 48) ist sie nicht auf die bodennahe Luftschicht beschränkt, sondern kann mehrere 100 m weit hinaufreichen. G. H e l l m a n n s (1918) Untersuchungen haben gezeigt, daß in der bodennahen Luftschicht bei Nacht kein Temperatursprung besteht, sondern daß die Temperatur gegen die Erdoberfläche zu kontinuierlich abnimmt, allerdings mit stetig wachsendem Gradienten. Eine offene, horizontale Lage der ausstrahlenden Fläche begünstigt die nächtliche Abkühlung.

Aus der Gesamtheit dieser Überlegungen, in denen wir weitgehend R. G e i g e r (1927 und 1942) folgten, geht hervor, daß die Boden- oder Gesteinsoberfläche der Ort der größten Temperaturschwankungen darstellen muß. Da über ihr Ausmaß aber in der Literatur nur sehr spärliche Angaben zu finden sind und da systematisch und mit einwandfreier Methodik durchgeführte Untersuchungen zu fehlen scheinen, sahen wir uns genötigt, selbst diese Fragen in Angriff zu nehmen. Problemstellung, Meßmethode und Ergebnisse dieser Untersuchungen werden im folgenden Kapitel eingehend dargestellt.

D. Untersuchungen über den Gang der Temperatur an der Oberfläche nackten Gesteins

a) Unsere spezielle Problemstellung

Unsere Aufgabe konnte nicht in erster Linie in der Aufnahme sehr langer, fortlaufender Meßreihen bestehen. Wir sahen sie vielmehr darin, den Temperaturgang an bestimmten charakteristischen, auf die Jahreszeiten verteilten Tagen und Nächten zu ermitteln und aus diesen Ergebnissen die Richtlinien, denen der Temperaturgang der Felsoberfläche im allgemeinen und in seinen Extremen folgt, herauszulesen.

So gingen wir zunächst daran, festzustellen, welche Temperaturen eine Felsoberfläche im Winter, bei tiefem Sonnenstand annimmt, im Gebirge und im Mittelland, an sonnigen, wolkenlosen Tagen und daran anschließenden sternenklaren Nächten. Aus diesen Meßreihen sollten auch die tiefsten Temperaturen, denen die Vegetation der Felswände ausgesetzt ist, und die größten Werte der durch Einstrahlung möglichen Temperaturerhöhungen annäherungsweise ersichtlich sein.

Solche Untersuchungen wollten wir alsdann im Vorfrühling bei tiefer Ausgangstemperatur und der, infolge der höher stehenden Sonne und klareren Luft, stärkeren Einstrahlung weiterführen, ebenso im Hochsommer, wobei uns daran gelegen war, die höchsten Werte der Erwärmung, d. h. die Größenordnung der höchsten Gesteinstemperaturen zu ermitteln. Diese Frühjahrsmessungen wurden während der Ostertage 1940 in Davos (1600 m ü. M.), vom 15. März bis 2. April 1940 in Zürich (470 m ü. M.), zu Ostern 1941 auf dem Weißfluhjoch im Parsenngebiet ob Davos (2700 m ü. M.) und diejenigen des Hochsommers vom 21. bis 23. August 1941 in Davos und während mehrerer Meßperioden auch in Zürich durchgeführt. In Davos wählten wir für unsere Untersuchungen verschiedene Stellen des im Guggerbachtobel anstehenden Dolomits und einen ca. 40 m^3 großen Diabas-Klotz, der sich einst in der Gegend des Strelapasses vom Berg losgelöst haben muß und seit Menschengedenken oberhalb der katholischen Kirche auf der linken Seite des Guggerbaches liegt.

In Zürich erweiterten wir die Aufgabe. Hier kam es uns darauf an, den Einfluß der Art, Farbe und Struktur verschiedener Gesteine auf den Temperaturgang zu ermitteln. Wir legten zu diesem Zwecke im Garten des Instituts für spezielle Botanik der Eidg. Technischen Hochschule ein Versuchsfeld an, bestehend aus sechs annähernd gleich großen Klötzen von grauem Sandstein, schwarzem Diabas, grauem Granit, weißem Marmor, gelb-grauem Kalk und rotem Verrucano. Diese Steinblöcke hatten Ausmaße von 0,02 bis 0,04 m^3. Sie waren so ausgelegt, daß ihre Meßflächen mit einer Neigung von ca. 45° nach S exponiert, frei, von

keiner Seite beschattet, auf derselben Höhe, auf derselben Unterlage und in demselben Makro- und Mikroklima lagen. (Taf. 1, Abb. a, b und 2, Abb. a.)

b) Die Methodik der Messung

Zur Messung der Temperatur der Felsoberfläche genügt es nicht, Quecksilberthermometer auf den Stein zu stellen und den Stand des Metallfadens abzulesen. Er würde, auch wenn das Instrument mit noch so breiter Bodenfläche und noch so vollständig dem Fels angeschmiegt wäre, dessen Wärmezustand nur zum Teil erfassen; die dem Fels abgekehrte Fläche des Quecksilbergefäßes würde nicht die Temperatur des Gesteins, sondern diejenige der Luft registrieren. Zur Zeit der Einstrahlung wäre ein solches Gerät erst recht unbrauchbar, da es weitgehend seine eigenen Eigenschaften der spezifischen Strahlenabsorption anzeigen würde.

So gingen wir daran, eine für unsere besondere Aufgabe geeignete Meßeinrichtung zu schaffen. Zu diesem Zwecke traten wir in Arbeitsgemeinschaft mit dem Physikalisch-meteorologischen Observatorium Davos. In gemeinsamen Besprechungen mit dessen Vorsteher, Herrn Dr. W. Mörikofer, wurde der Plan für das zu schaffende Gerät festgelegt. Dieses wurde im genannten Institut hergestellt, und sämtliche Untersuchungen wurden durchgeführt mit dieser Einrichtung, für die uns Herr Dr. Mörikofer die notwendigen Instrumente, wie Präzisionsgalvanometer, Aspirationspsychrometer usw. in freundlichster Weise zur Verfügung stellte. Für seinen fachmännischen Rat, sein nie erlahmendes Interesse und seine freundlichen Bemühungen, uns die Untersuchungen in Davos und auf dem Weißfluhjoch zu erleichtern, wiederholen wir an dieser Stelle Herrn Dr. W. Mörikofer unsern aufrichtigen Dank; dieser gilt auch seinen Mitarbeitern, den Herren Chr. Thams und Dr. F. Prohaska.

Unsere Meßeinrichtung muß zwei Hauptanforderungen genügen: Sie soll den Wärmezustand an der Felsoberfläche möglichst genau und rasch feststellen und überdies fest und handlich genug sein, um eine rasche Aufstellung und einen gefahrlosen Transport im Gebirge zu ermöglichen. Das Thermoelement erwies sich als das unseren Bedürfnissen am besten dienende Meßinstrument. Es besteht aus zwei Lötstellen aus Kupfer und Konstantan, von denen die eine, die passive, in einer Thermosflasche auf bestimmter Temperatur gehalten wird, während die andere, die aktive Lötstelle, auf der schlecht wärmeleitenden Oberfläche eines handlichen Stempels aufgemacht, der Felsoberfläche angedrückt wird. Ein feines Galvanometer zeigt dann einen Strom an, proportional dem Wärmeunterschied, der zwischen den beiden Löt-

stellen besteht. So kann durch zweckdienliche Eichung die Temperatur der Felsoberfläche auch zur Zeit der Einstrahlung in jedem Augenblick rasch, bequem und mit einem Fehler von höchstens 0,3° C genau bestimmt werden. Im Wasserbad oder in der Luft wird eine Genauigkeit von ± 0,1° C erreicht.

Im Winter hält man durch Einfüllung von Wasser und Schnee die passive Lötstelle in der Thermosflasche mit Vorteil auf 0° C. Aber jede andere Innentemperatur dient ebenso gut dem angestrebten Zweck; es bedarf dann bei der Ermittlung der Felswärme nur einer kleinen Umrechnung, d. h. der Umstellung vom Nullpunkt des Galvanometers (= Innentemperatur der Thermosflasche) auf 0° C. Voraussetzung ist dabei, daß man die Temperatur der passiven Lötstelle im Augenblick jeder Einzelmessung genau kenne. Wir halten zu diesem Zwecke das Quecksilbergefäß eines in die Thermosflasche hineinragenden Thermometers mit der passiven Lötstelle in fester Verbindung, was jederzeit eine Ablesung ihrer Temperatur erlaubt. Die Anbringung der aktiven Lötstelle auf dem oben erwähnten Stempel muß mit Rücksicht auf unsern speziellen Zweck gleichzeitig einer Reihe von Anforderungen genügen. Die Lötstelle muß möglichst klein sein, um nicht selbst zuviel Wärme an die Gesteinsoberfläche abzugeben oder von dieser Wärme aufzunehmen, d. h. von der Meßstelle abzuleiten. Sie darf also nicht träge sein. Umgekehrt muß sie eine bestimmte Festigkeit besitzen, die erlaubt, ohne die Gefahr allzu häufigen Bruches überall und während langer Meßreihen der mechanischen Beanspruchung standzuhalten. Die Lötstelle muß ja hart an den Fels angedrückt werden und hat namentlich auf Gestein mit rauher Oberfläche starken Druck, Zug und Zerrung auszuhalten. Diesen Anforderungen tragen wir Rechnung, wenn wir der aktiven Lötstelle eine Länge von etwa 1 cm geben und sie zu einem dünnen Plättchen aushämmern. So wird sie zu einem Meßkörper, der bei möglichst großer Oberfläche eine nur geringe Wärmekapazität besitzt.

Der Oberfläche, welche die aktive Lötstelle zu tragen hat, ist natürlich besondere Aufmerksamkeit zu schenken. Wir konstruierten aus einem Stück Holz einen Stempel, der an dem einen Ende einen durchlöcherten Korkstopfen trägt. Durch diesen werden die an ihrem Ende die Lötstelle tragenden Leitungsdrähte des Thermoelementes gezogen. An der freien Oberfläche des Korkes wird eine Gummischeibe eingelegt, die Lötstelle darauf eng anliegend befestigt. (Abb. 2.) Wird nun eine Messung vorgenommen, so werden zunächst mehrere möglichst ebene, glatte Felsstellen ausgewählt, und auf diese wird die Lötstelle ziemlich fest angedrückt.

Die erste Messung kann nicht verwendet werden, denn zunächst muß sich die Lötstelle und ihre Gummiunterlage der Temperatur des

Felsens anpassen. Deshalb wird die Lötstelle mehrmals nacheinander an verschiedenen Stellen an die Gesteinsoberfläche gedrückt. Ist dies getan — eine Arbeit weniger Sekunden — d. h., hat auf diese Weise die Lötstelle die Temperatur der Felsoberfläche angenommen, so werden möglichst gleichzeitig der Ausschlag des Galvanometers, die Temperatur der passiven Lötstelle und, mittels des Aspirationspsychrometers, die Lufttemperatur abgelesen. Der Skalenwert des Galvanometers in Celsiusgraden kann aus einer für jeden Ausschlag zum voraus berechneten Tabelle sofort entnommen werden. Steht die passive Löt-

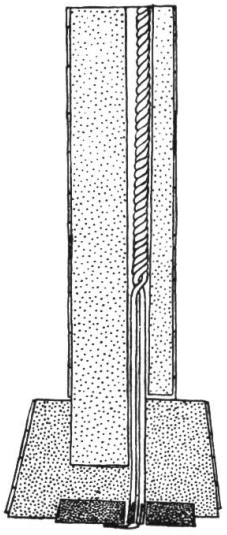


Abb. 2

Konstruktionsschema des die aktive Lötstelle tragenden Stempels in der Apparatur unserer Temperaturmessung (Erklärung im Text)

stelle um einen bestimmten Betrag über oder unter 0° C, so wird die Zahl der in der Tabelle abgelesenen C-Grade um diesen Wert vermehrt oder vermindert, je nach der Richtung, die man dem elektrischen Strom bei der Durchleitung durch das Galvanometer gibt.

Als Meßinstrument benützen wir ein Weston-Zeigergalvanometer, dessen Eichkurve für unser Thermoelement im benützten Ausschlagsbereich eine Gerade darstellt, wobei das Intervall zwischen zwei Skalenteilen einem Temperaturunterschied von 0,81° C entspricht. Wir notieren in unsern Messungen noch halbe Skalenteile, also Intervalle von 0,4° C.

Die gesamte Einrichtung findet in einem Holzkistchen von 27 cm Länge, 18 cm Breite und 10 cm Tiefe Platz. Ein darum herum gezogener Lederriemen erleichtert das Tragen, und so kann das Ganze leicht und ohne Gefahr der Beschädigung überallhin mitgenommen werden (Abb. 3). Mittelst eines Aspirationspsychrometers, das wir 1 m über oder vor dem Fels aufhängen, wird die Temperatur der freien Luft in einer bestimmten Höhe der bodennahen Luftschicht ermittelt.

Nach der beschriebenen Methode ist es möglich, in der Zeit von 5 bis 10 Minuten eine Reihe von 10 bis 20 Messungen durchzuführen,

eine Raschheit der Arbeit, die namentlich in den Zeiten des Sonnenauf- und Unterganges, während deren die Temperaturveränderungen besonders rasch vor sich gehen, von großem Vorteil ist.

c) Die Meßergebnisse

aa) *Im Winter in Davos*

Wir hatten das Glück, gerade an dem Tage, da die Apparatur fertig und nach allen Seiten geprüft war, für unsere Messungen eine

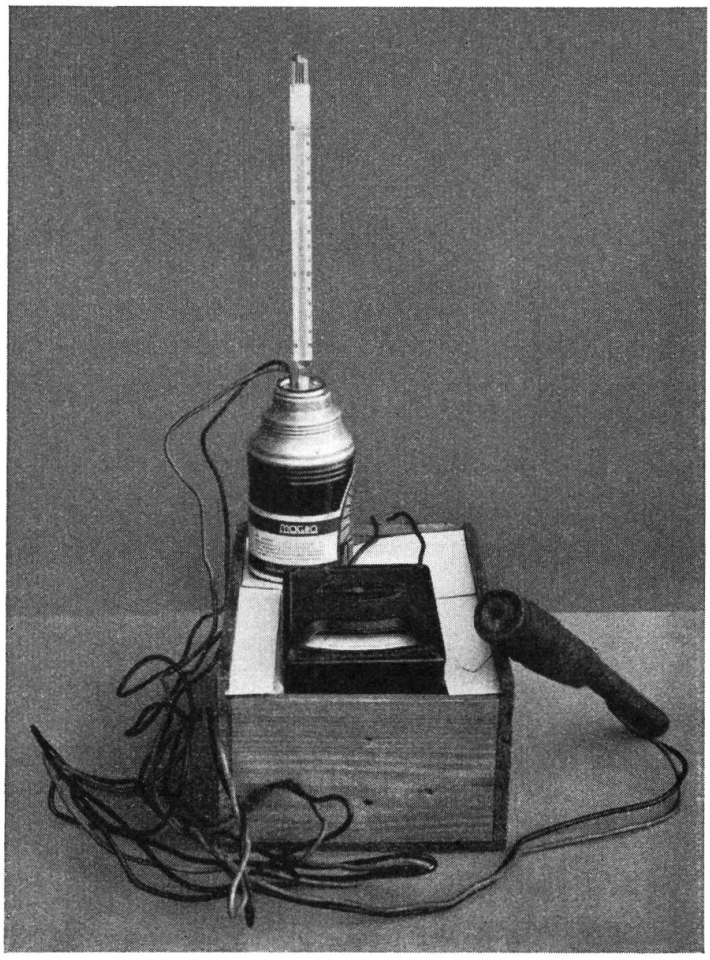


Abb. 3
Unsere Apparatur zur Temperaturmessung
(Erklärung im Text)

außerordentlich kalte Nacht und einen darauffolgenden Strahlungstag zu erleben mit einem Morgentemperatur-Minimum, wie es seit Jahrzehnten im Dezember in Davos nicht mehr verzeichnet worden war. Die an der Promenade gelegene Meteorologische Station Davos meldete vormittags 7.30 Uhr eine Lufttemperatur von — 26° C. In der Talsohle war es, entsprechend der tieferen Lage, noch kälter, am Standort unserer

Messungen, der etwa 30 m über der Promenade liegt, entsprechend wärmer. Die kalte Luft fließt, dem Berghang folgend, nach der Tiefe ab, so daß mit abnehmender Höhenlage im Davosertal die Temperatur abnimmt.

Die Messungen wurden an der nach S exponierten Stirnwand des oben genannten zirka 40 m³ großen Diabas-Klotzes am Guggerbach ausgeführt. Der Schnee oder das Eis, die sich auf der senkrechten, nackten Felsfläche zeitweise niedersetzen mögen, waren tagsüber weggeschmolzen; auf dem waagrechten, breiten Scheitel des Blocks, wie auch rund um ihn herum, lag dagegen der Schnee wohl noch 1 m tief.

Gegen Ende der klaren, kalten Nacht vom 29. zum 30. Dezember 1939, um 6 Uhr früh, begannen wir die Messungen bei einer Lufttemperatur von — 20,2° C (Abb. 4). Die Felsoberfläche zeigte — 22,5°, war also infolge der nächtlichen Ausstrahlung um 2,3° kälter als die Luft.

Diese Verhältnisse bleiben unverändert bis nach 8 Uhr. Dann aber steigen Luft- und Felstemperatur zunächst äußerst langsam, später etwas rascher an, und um 9.55 Uhr steht die Luft auf — 19,2°, also um 1° C höher als gut 2½ Stunden zuvor, der Fels auf — 20,8°, um 1,7° höher als zu Beginn der Messungen. Um 9.56 Uhr bricht die Sonne strahlend klar hinter dem Kamm des Jakobshorns hervor. Alsbald gehen Fels- und Lufttemperatur rasch in die Höhe. Die Kurve der Felsoberfläche zeigt einen besonders steilen Anstieg; aber auch die Temperaturkurve der Luft folgt ihr eine Zeitlang mit ansehnlicher Steigung. Um 10.30 Uhr, also 34 Minuten nach Sonnenaufgang, finden wir den Fels bei — 13,4° um 1,7° wärmer als die Luft. Der Wert der nächtlichen Unterkühlung ist also bereits mehr als aufgeholt. Von hier aus erwärmt sich die Luft nur noch um ein geringes. In langsamem, stetem Anstieg ereicht sie um 12.30 Uhr mit — 13,2° den höchsten Stand dieses kalten Wintertages; dann fällt sie wiederum langsam und, von 14 Uhr an, gleichmäßig ab und erreicht bei hereingebrochener Nacht, um 21.20 Uhr, — 16,3°. Anders verhält sich die Kurve der Felstemperatur. Sie setzt ihren steten, sehr steilen Anstieg fort, bis die besonnte Fläche um 11.35 Uhr auf — 1,2° C angelangt ist. Nach weiteren 55 Minuten, um 12.30 Uhr, erreicht sie wie die Kurve der Lufttemperatur ihren höchsten Punkt. Dieser liegt bei + 0,8° C um 14° C über der Temperatur der Luft. Von der Schneekuppe des Meßfelsens rieseln zu dieser Zeit kleine Bächlein von Schmelzwasser, und dies bei einer Lufttemperatur von — 13,2° C. Zweifellos würde diese am frühen Nachmittag noch um ein geringes ansteigen, wenn die Sonnenstrahlen weiterhin, obwohl schräger, ungehindert die Felsfläche treffen würden. Dies ist aber am Ort unserer Messung nicht der Fall. Von 12.30 Uhr an werden die Sonnenstrahlen durch das Blattwerk einer Gruppe von Tannen gesiebt

und fallen nur noch spärlich auf unsere Meßfläche. Sie sind nicht mehr stark genug, um den erreichten Wärmezustand der Felsoberfläche zu erhalten. Sofort fällt die Kurve der Gesteinstemperatur ab, zunächst ebenso steil, wie sie anstieg, dann langsamer und ziemlich gleichmäßig. Um 21.20 Uhr erreicht sie den Stand von — 15,6° C und befindet sich alsdann noch um 0,7° über der Temperatur der Luft.

Der weitere Verlauf der Temperaturveränderungen wurde nur in großen Abständen verfolgt, da der Himmel sich zusehends bewölkte und überdies warme Luftmassen hereinbrachen, die einen stetigen und gleichmäßigen Anstieg der Luft- und der Gesteinstemperatur zur Folge hatten, so daß in der Morgenfrühe des 31. Dezember Luft und Felsoberfläche übereinstimmend auf — 14,2° C angestiegen waren. So konnte die Unterkühlung der Felsoberfläche unter die Temperatur der Luft wohl in ihrem Endzustand (in der Morgenfrühe des 30. Dezember) nicht aber in ihrem ganzen Verlauf ermittelt werden.

Die Kurve der Gesteinstemperatur zeigt an unserm Meßtage nicht den Verlauf, der für eine, dem ungestörten Zutritt der Sonnenstrahlung offen stehende Felsoberfläche charakteristisch ist. Finge nicht unweit der Meßstelle vom frühen Nachmittag an ein lockerer Fichtenbestand die Sonnenstrahlen teilweise auf, so würde die Erwärmung der Gesteinsoberfläche noch etwas länger andauern. Vor Sonnenuntergang würde sie abzusinken beginnen, um in einer, im Vergleich zu Abb. 4 ausgeglicheneren Kurve wieder den nächtlichen Tiefpunkt zu erreichen (Tabelle 1).

bb) *Im Winter in Zürich*

Eine ähnliche Winterserie konnten wir während einer außerordentlich heftigen Kälteperiode, wie sie nur recht selten eintritt, im Januar 1941 in Zürich aufnehmen. Der 12. Januar war ein sonnenklarer Tag, und ihm folgte eine sternenhelle Nacht. Wir wählten für unsere Messungen den oben erwähnten, mit einer Neigung von ca. 45 ° in S-Exposition ausgelegten schwarzen Diabas unserer Versuchsanlage im Institutsgarten. Dabei erhielten wir die aus Abb. 5 ersichtlichen Kurven.

Vormittags 9.30 Uhr stehen Luft und Stein bei — 7,0° C. Langsam und gleichmäßig steigt ihre Temperatur an und erreicht vor Sonnenaufgang, d. h. 1 Minute bevor die Sonne um 10.30 Uhr hinter den Dächern einer Häusergruppe hervorbricht, bei beiden — 6,0°. Dann ist der Anstieg der Kurve rascher; zunächst nehmen beide Kurven noch denselben Verlauf; aber kurz vor 11.00 Uhr zeigt diejenige des Steins einen wesentlich rascheren, gleichmäßigen Anstieg bis um 13.00 Uhr. Langsamer ansteigend erreicht sie um 14.40 Uhr ihr Maximum bei + 4,4°, während zu gleicher Zeit die Kurve der Lufttemperatur bei — 2,0° ebenfalls ihren höchsten Punkt erreicht. Dann fallen Luft- und Felstemperatur ab,

Tab. 1 Temperaturgang an der Oberfläche der senkrechten, nach SE exponierten Wand eines Diabas-Klotzes und der Luft im Guggerbachtobel bei Davos am 30. Dezember 1939 (vgl. Abb. 4)

1939 Dezember 30.	Temperatur der Gesteinsoberfläche in ° C	Temperatur der Luft in ° C	
6^{20}	**—22,5** [1]	**—20,2**	Himmel klar, windstill
7^{00}	—22,5	—20,2	» » »
7^{40}	—22,5	—20,2	» » »
7^{50}	—22,5	—20,2	» » »
8^{00}	—22,4	—20,2	» » »
8^{10}	—22,4	—20,2	» » »
8^{20}	—22,4	—20,2	» » »
8^{25}	—22,4	—20,2	» » »
8^{30}	—22,4	—20,2	» » »
8^{35}	—22,4	—20,2	» » »
8^{40}	—22,3	—20,2	» » »
8^{45}	—22,3	—20,2	» » »
8^{50}	—22,3	—20,2	» » »
9^{55}			Sonnenaufgang, windstill
10^{30}	—13,3	—15,0	Himmel klar, windstill
10^{34}	—12,4	—14,8	» » »
10^{42}	—11,5	—14,7	» » »
10^{52}	— 9,0	—14,3	» » »
11^{00}	— 7,6	—14,0	» » »
11^{06}	— 6,5	—13,9	» » »
11^{16}	— 4,3	—13,8	» » »
11^{22}	— 3,5	—13,7	» » »
11^{30}	— 2,0	—13,7	» » »
11^{35}	— 1,3	—13,6	» » »
11^{36}	— 1,1	—13,6	» » »
12^{01}	— 0,0	—13,4	» » »
12^{18}	+ 0,5	—13,3	» » »
12^{30}	+ **0,8**	**—13,2**	Schatten fallen auf die Meßfläche: ab 12^{29} h
12^{32}	+ 0,2	—13,3	Himmel klar
12^{40}	— 3,5	—13,9	» »
12^{48}	— 4,0	—14,0	» »
13^{00}	— 5,5	—14,2	» »
14^{00}	— 7,7	—15,0	» »
15^{20}	— 9,8	—15,4	» »
17^{00}	—11,7	—15,6	» »
19^{10}	—13,5	—16,0	» »
21^{20}	—15,5	—16,3	21^{10} h Himmel bedeckt sich zunehmend

[1] Die Tagesmaxima und -minima sind fett gedruckt.

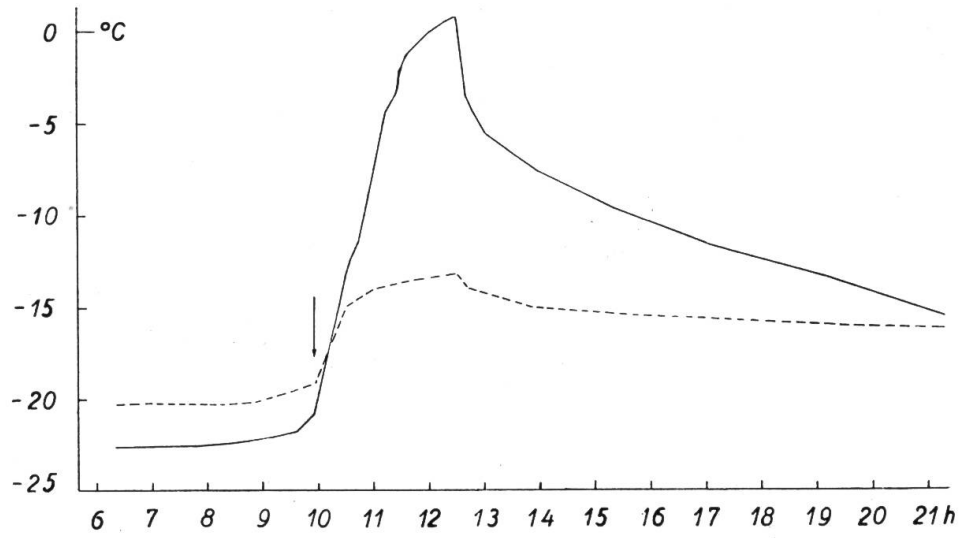


Abb. 4

Temperaturkurven, erhalten am 30. Dezember 1939 auf einer nach SW exponierten senkrechten Wand eines Diabasblockes in Davos. Ausgezogene Kurve : Gesteinsoberfläche; gestrichelt : Luft

zunächst, d. h. solange die Sonnenstrahlen noch schräg auf die Meßfläche fallen, langsam, dann rascher und wieder langsamer, bis um 19.00 Uhr Fels und Luft die Temperatur von — 6,5° erreicht haben. Dank der Klarheit der darauffolgenden Nacht konnte hier auch die Unterkühlung der Gesteinsoberfläche unter die Temperatur der Luft verfolgt werden. Von 19.00 Uhr an nahm sie stetig zu bis um 23.30 Uhr, wo die Untertemperatur des Felsens 1,7° betrug. Nachher bedeckte sich der Himmel, und bis am Morgen hatten sich Luft- und Felstemperatur wieder ausgeglichen.

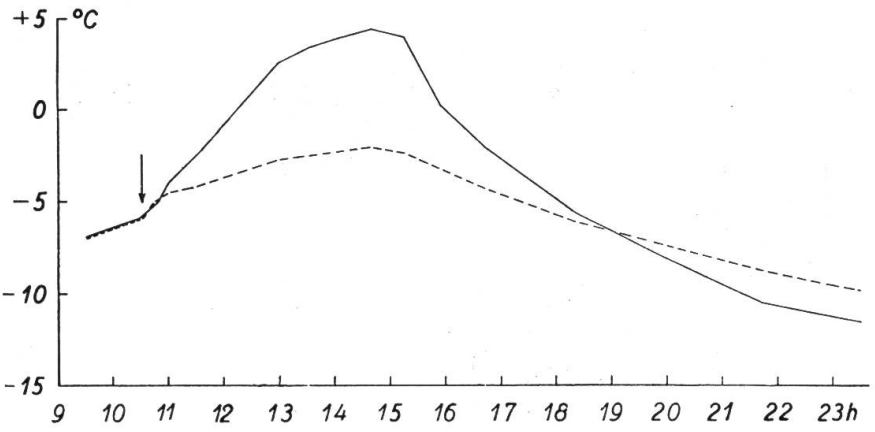


Abb. 5

Temperaturkurven, erhalten am 12. Januar 1941 in Zürich; ausgezogene Kurve : Oberfläche des Diabas; gestrichelt : Luft

Aus diesen, in den Abbildungen 4 und 5 dargestellten Winter-Kurven und aus Tabelle 2 lassen sich über den Temperaturgang der Luft und der Felsoberfläche im Gebirge und in der Ebene die folgenden allgemeinen Ergebnisse herauslesen.

Tab. 2 Temperaturgang der Luft und der Oberfläche von schwarzem Diabas am 12. Januar 1941 in Zürich (vgl. Abb. 5)

1941 Januar 12.	Diabas ° C	Luft ° C	
h			
9^{30}	— 7,0	— 7,0	Himmel klar, Wind schwach
10^{30}	— 6,0	— 6,0	» » » »
10^{45}	— 5,2	— 5,0	» » » »
11^{00}	— 4,0	— 4,5	» » » »
11^{30}	— 2,5	— 4,2	» » » »
13^{00}	+ 2,6	— 2,7	» » » »
13^{35}	+ 3,5	— 2,5	» » » »
14^{05}	+ 4,0	— 2,2	» » » »
14^{40}	**+ 4,5** [1]	**— 2,0**	» » » »
15^{15}	+ 4,0	— 2,4	» » » »
15^{55}	+ 0,3	— 3,2	» » » »
16^{50}	— 2,2	— 4,4	» » » »
18^{20}	— 5,5	— 6,0	» » » »
19^{00}	— 6,4	— 6,5	» » » »
21^{45}	—10,5	— 8,7	» » » »
23^{30}	**—11,5**	**— 9,8**	» » » »

[1] Die Tagesmaxima und -minima sind fett gedruckt.

In klaren, sehr kalten Nächten kann die durch Ausstrahlung verursachte Unterkühlung der Gesteinsoberfläche unter die in 1 m vor der Meßstelle bestimmte Lufttemperatur in Davos 2—3° erreichen. Verglichen mit der in den meteorologischen Stationen gemessenen Lufttemperatur (1,5—2 m über dem Boden) wäre die Unterkühlung größer. In unseren Breiten dürfte sie an der Oberfläche kompakten Gesteins nicht wesentlich höhere als die von uns ermittelten Werte annehmen.

In Davos erlangt die nach SE exponierte Felsfläche am frühen Nachmittag ihre höchste Temperatur. Diese kann um 14,0° über derjenigen der Luft stehen. In Zürich dagegen, wo die Luft feuchter, die Strahlenabsorption also bedeutender und namentlich die Windwirkung wesentlich stärker ist als in Davos, kann sich die Gesteinsoberfläche nur in einem geringeren Maße erwärmen. Im übrigen zeigen die Temperaturkurven von Davos und Zürich einen ähnlichen Verlauf.

Die tiefste gemessene Felstemperatur von — 22,6° dürfte dem absolut tiefsten Wert, dem die Vegetation nackten Gesteins am geneigten

Hang in einiger Höhe über der Talsohle in Mitteleuropa ausgesetzt ist, zwar nicht gleich, aber doch im allgemeinen Falle nahekommen. Nur in ausgesprochenen « Kältelöchern », in denen auch im Gebiete der Schweiz Temperaturen von unter — 40° gemessen wurden, dürften sich gelegentlich wesentlich tiefere Temperaturen einstellen. Der Unterschied, der im Zeitpunkt der stärksten Erwärmung zwischen Fels- und Lufttemperatur besteht, dürfte dagegen keinen Höchstwert darstellen. An windgeschützten Orten, wo die Sonnenstrahlen bis zum Abend ungestört einfallen, kann bei einem die Wärme schlecht leitenden und nach SW exponierten Fels dieser Unterschied auch im Winter wohl noch wesentlich höhere Werte erreichen (Tabelle 2).

cc) *Im Frühjahr in Davos*

Die Frühjahrsmessungen in Davos wurden am 22. März 1940 auf der rechten Seite des Guggerbaches an dem unterhalb der hohen Promenade in SW-Exposition anstehenden Dolomitfelsen durchgeführt. Den Silikatblock, an dem wir im Winter unsere Messungen ausführten, hatten wir gegen diesen anstehenden Fels vertauscht, weil dieser besser frei liegt und nicht wie jener schon am frühen Nachmittag von nahestehenden Bäumen beschattet wird.

Frühmorgens um 6.30 Uhr liegt die Felstemperatur bei — 2,5° um nur 0,3° unter derjenigen der Luft (Abb. 6). Gegen 7.30 Uhr beginnen beide ziemlich gleichmäßig anzusteigen; aber schon 20 Minuten später trennen sich die Kurven, um in stetem, beim Fels aber rascherem Anstieg um 15.10 Uhr gleichzeitig ihren höchsten Punkt zu erreichen. Dann vermag die schon schräg einfallende Sonnenstrahlung die Höchsttemperatur (Fels + 25,0°, Luft + 9,5°) nicht mehr zu halten. Fels- und Lufttemperatur fallen ab, zunächst wenig, dann schneller, die Kurve der Felsoberfläche sogar außerordentlich rasch, bis um 17.00 Uhr die Abkühlung wiederum in stark verlangsamtem Tempo weitergeht. Von 15.50 Uhr bis um 17.00 Uhr, also im Zeitraum von 70 Minuten, fällt die Felstemperatur von + 22,6° auf + 7,9°, also um volle 14,7° C. Dann verlaufen die beiden Kurven wieder parallel. Um 21.00 Uhr steht die Temperatur des Felsens bei + 3,3° noch um 2,8° über derjenigen der Luft. Die Tagesschwankung der ersteren beträgt also 27,5°, diejenige der letzteren 11,7°, die maximale Erhöhung der Felstemperatur über diejenige der Luft 15,5° C.

dd) *Im Frühjahr auf dem Weißfluhjoch ob Davos, 2700 m ü. M.*

Bei unsern Untersuchungen im Hochgebirge wählten wir unweit der Bergstation der Parsennbahn auf dem Weißfluhjoch einen an der Berglehne festliegenden Serpentinklotz von ungefähr 0,7 m³ Mächtigkeit.

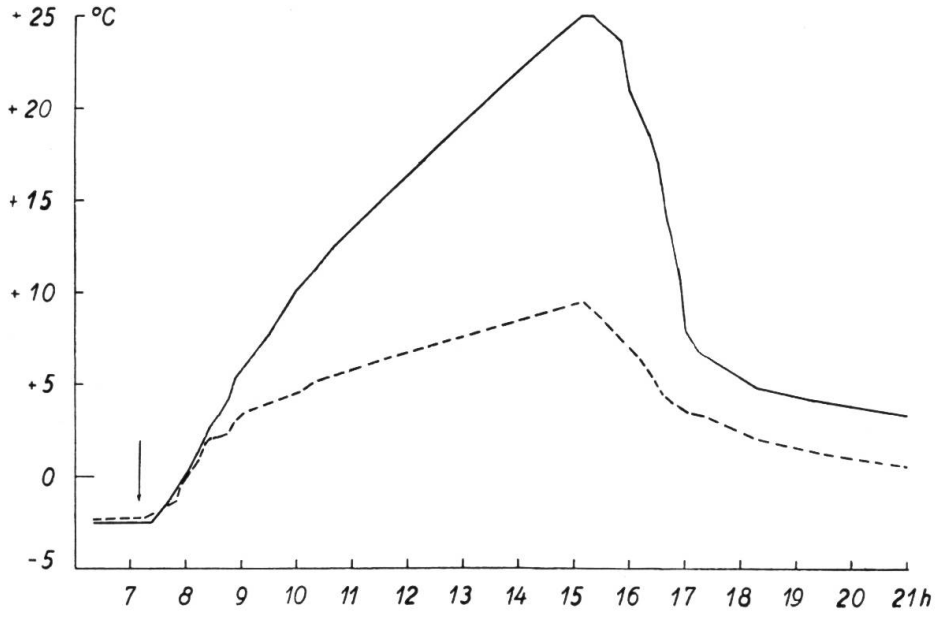


Abb. 6
Temperaturkurven, erhalten am 22. März in Davos; ausgezogene Kurve: Oberfläche des anstehenden Kalkfelsens; gestrichelt: Luft

Dieser ist durch den Kamm des « Mittelgrates » gegen den N-Wind geschützt. Seine ebene Scheitelfläche ist leicht nach S geneigt; die Stirnwände sind senkrecht und nach E, W und S exponiert. Die ersten drei

Tab. 3 Temperaturgang der Luft und der Oberfläche anstehenden Dolomits im Guggerbachtobel, Davos, am 22. März 1940 (vgl. Abb. 6)

1940 März 22.	Dolomit ° C	Luft ° C	
h			
6^{20}	— **2,5** [1]	— **2,2**	Himmel klar, Wind schwach
6^{45}	— 2,5	— 2,2	» » » »
6^{50}	— 2,5	— 2,2	» » » »
7^{00}	— 2,5	— 2,2	» » » »
7^{10}	— 2,5	— 2,2	» » » »
7^{15}	— 2,5	— 2,2	» » » »
7^{20}	— 2,5	— 2,0	» » » »
7^{25}	— 2,5	— 2,0	» » » »
7^{30}	— 2,0	— 2,0	» » » »
7^{35}	— 1,7	— 1,7	» » » »
7^{40}	— 1,5	— 1,5	» » » »
7^{45}	— 1,0	— 1,5	» » » »
7^{50}	— 0,6	— 1,3	» » » »
7^{55}	— 0,3	0,0	» » » »

[1] Die Tagesmaxima und -minima sind fett gedruckt.

1940 März 22.	Dolomit ° C	Luft ° C	
h			
8^{00}	0,0	0,0	Himmel klar, Wind schwach
8^{05}	+ 0,3	+ 0,2	» » » »
8^{10}	+ 1,0	+ 0,5	» » » »
8^{15}	+ 1,5	+ 1,0	» » » »
8^{20}	+ 2,0	+ 2,0	» » » »
8^{25}	+ 2,8	+ 2,0	» » » »
8^{30}	+ 3,0	+ 2,0	» » » »
8^{35}	+ 3,3	+ 2,0	» » » »
8^{40}	+ 3,6	+ 2,2	» » » »
8^{45}	+ 4,0	+ 2,3	» » » »
8^{50}	+ 4,6	+ 3,0	» » » »
9^{00}	+ 5,7	+ 3,3	» » » »
10^{00}	+10,0	+ 4,5	» » » »
10^{15}	+11,0	+ 5,0	» » » »
10^{20}	+11,3	+ 5,2	» » » »
10^{25}	+11,5	+ 5,2	» » » »
10^{30}	+12,0	+ 5,3	» » » »
11^{00}	+13,5	+ 5,8	» » » »
11^{30}	+15,0	+ 6,3	» » » »
12^{00}	+16,5	+ 6,8	» » » »
13^{00}	+19,2	+ 7,0	» » » »
14^{00}	+22,0	+ 8,5	» » » »
14^{40}	+23,8	+ 9,0	» » » »
14^{50}	+24,2	+ 9,1	» » » »
15^{00}	+24,5	+ 9,4	» » » »
15^{10}	**+25,0**	+ **9,5**	» » » »
15^{20}	+25,0	+ 9,0	» » » »
15^{30}	+24,5	+ 8,5	» » » »
15^{40}	+24,0	+ 8,0	» » » »
15^{50}	+23,5	+ 7,5	» » » »
16^{00}	+20,8	+ 7,0	» » » »
16^{10}	+20,0	+ 6,5	» » » »
16^{20}	+18,5	+ 5,8	» » » »
16^{25}	+18,0	+ 5,3	» » » »
16^{30}	+17,0	+ 5,0	» » » »
16^{35}	+15,7	+ 4,4	» » » »
16^{40}	+14,0	+ 4,3	» » » »
16^{45}	+13,0	+ 4,0	» » » »
16^{55}	+10,7	+ 3,6	» » » »
17^{00}	+ 8,0	+ 3,5	» » » »
17^{15}	+ 6,8	+ 3,4	» » » »
17^{25}	+ 6,5	+ 3,3	» » » »
18^{15}	+ 4,8	+ 2,0	» » » »
19^{20}	+ 4,2	+ 1,4	» » » »
21^{00}	+ 3,3	— 0,5	» » » »

genannten Flächen wurden in die vom 12. bis 14. April 1941 durchgeführten Untersuchungen einbezogen. Ringsherum lag der Schnee noch einige Dezimeter, stellenweise aber mehrere Meter tief.

An dem sonnenklaren Morgen des Ostersamstages (12. April) begannen wir die Messungen; am Nachmittag aber bedeckte sich (wie so oft zuvor, wenn wir die Arbeit begonnen hatten) der Himmel so vollständig und dauerhaft, daß wir sie unterbrachen und nach der letzten, um 12.30 Uhr aufgenommenen Messung der Vormittagsserie nur noch bei hereinbrechendem Abend den Stand der Temperatur von Luft und Fels registrierten.

Tab. 4 Temperaturgang der Luft und verschieden exponierter Oberflächen eines Serpentinblocks, auf dem Weißfluhjoch ob Davos am 12. April 1941 (vgl. Abb. 7)

1940 April 12.	Serpentin			Luft	
	E-Exp. ° C	S-Exp. ° C	W-Exp. ° C	° C	
h					
6^{00}	**—16,0** [1]	**—16,0**	**—16,0**	**—13,5**	Himmel klar, Wind schwach
6^{30}	—15,7	—15,7	—15,7	—13,0	» » » »
7^{00}	—14,5	—14,5	—15,3	—12,5	» » » »
7^{30}	—12,5	—13,0	—15,0	—12,0	» » » »
8^{15}	— 4,5	—10,7	—13,8	—11,8	» » » »
8^{40}	0,0	— 8,7	—13,0	—11,5	» » » »
9^{20}	+ 2,5	— 6,0	—11,8	—11,3	» $^{2}/_{10}$ bedeckt, Wind schwach
9^{45}	+ 4,0	— 3,0	—10,0	—10,5	» $^{4}/_{10}$ » » »
11^{10}	+ 8,0	+ 3,0	— 8,7	— 9,5	» $^{6}/_{10}$ » » »
12^{30}	**+14,3**	**+10,0**	**— 3,4**	— 9,5	» $^{7}/_{10}$ » » »
13^{10}	+10,8	+ 8,0	— 3,8	**— 9,4**	» $^{8}/_{10}$ » » »
17^{10}	— 1,5	— 4,2	— 5,5	— 9,8	» dicht » » »

[1] Die Tagesmaxima und -minima sind fett gedruckt.

In der darauffolgenden Nacht und am Morgen des Ostertages blieb der Himmel bedeckt; gegen Mittag aber lichtete sich die Bewölkung, und von 13.00 Uhr an schien die Sonne strahlend klar, diesmal dauerhaft bis zum Abend. Die folgende Nacht war sternenklar, und der Ostermontag wurde vollends zu einem Strahlungstage, dazu verhältnismäßig windstill, wie wir ihn für unsere Messungen nur wünschen konnten. Diese günstige Gelegenheit ausnützend, führten wir in kleineren und größeren Zeitintervallen die Messungen über Nacht und Tag fort und erhielten so eine unter günstigen Bedingungen aufgenommene Serie, die sich über mehr als 27 Stunden erstreckt (Abb. 7—9).

Der erste Meßtag (Abb. 7) fiel wiederum in eine Periode scharfer Kälte. Die Vormittagsserie des 12. April beginnt mit einer Lufttemperatur von — 13,5°, der Fels, mit einer nach S geneigten Scheitelfläche und den nach E bzw. W schauenden Stirnflächen, stand bei — 16,0° um 2,5° tiefer. Die vom Sonnenaufgang an beschienene E-Meßfläche zeigt naturgemäß als erste den Anstieg der Temperatur. Sie erreicht um

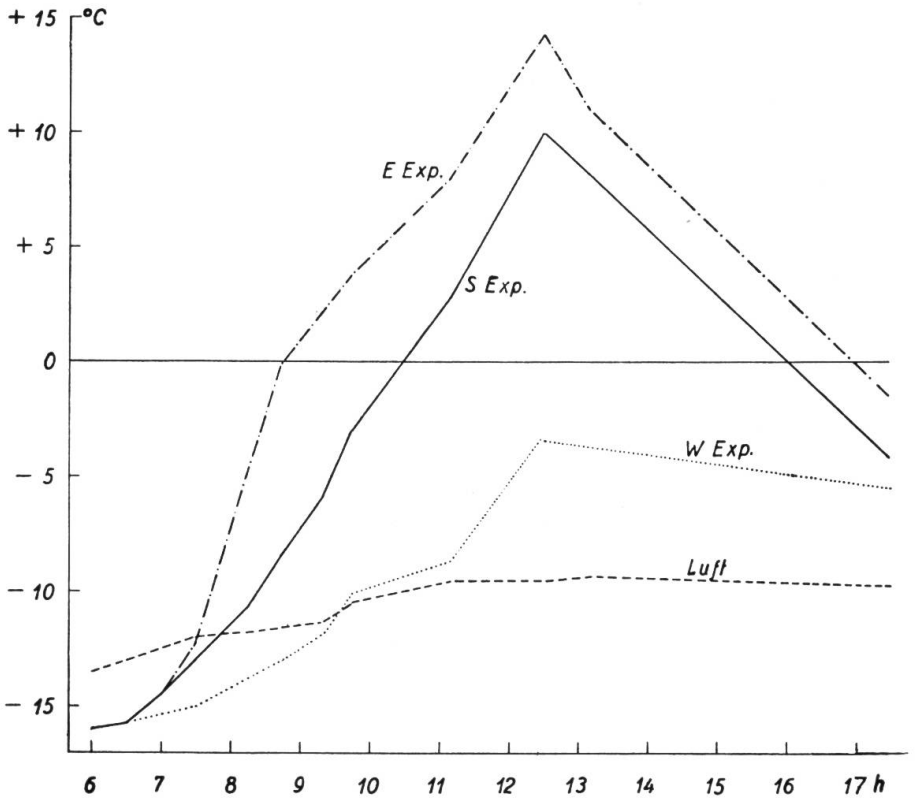


Abb. 7
Temperaturkurven, erhalten an einem Serpentinblock auf dem Weißfluhjoch ob Davos am 12. April 1941

12.30 Uhr + 14,3°, was einer vormittäglichen Erwärmung von 30,3° gleichkommt. Langsamer steigt die Temperatur der Scheitelfläche an. Sie erreicht eine maximale Höhe von + 10,0°, während die nach W exponierte Fläche bei — 3,4° ihre höchste Temperatur zeigt. Diese Ergebnisse stellen nicht die höchsten Werte der möglichen Erwärmung dar, am ehesten noch die E-Fläche, die während des ganzen Morgens im Genuß der direkten Strahlung stand und wohl auch unter den günstigsten Verhältnissen am Nachmittag nicht mehr weit über die erreichte Temperatur hinausgekommen wäre. Die Scheitelfläche dagegen, die beim höchsten Sonnenstand, in den Mittagsstunden hätte stark erwärmt wer-

den können und erst ziemlich spät am Nachmittag den höchsten Punkt ihrer Erwärmung erreicht hätte, wurde in der Strahlenaufnahme gehemmt durch die zunehmende Bewölkung. Besonders ungünstig liegen die Verhältnisse für die W-exponierte Fläche, die von keiner direkten Sonnenstrahlung getroffen wurde.

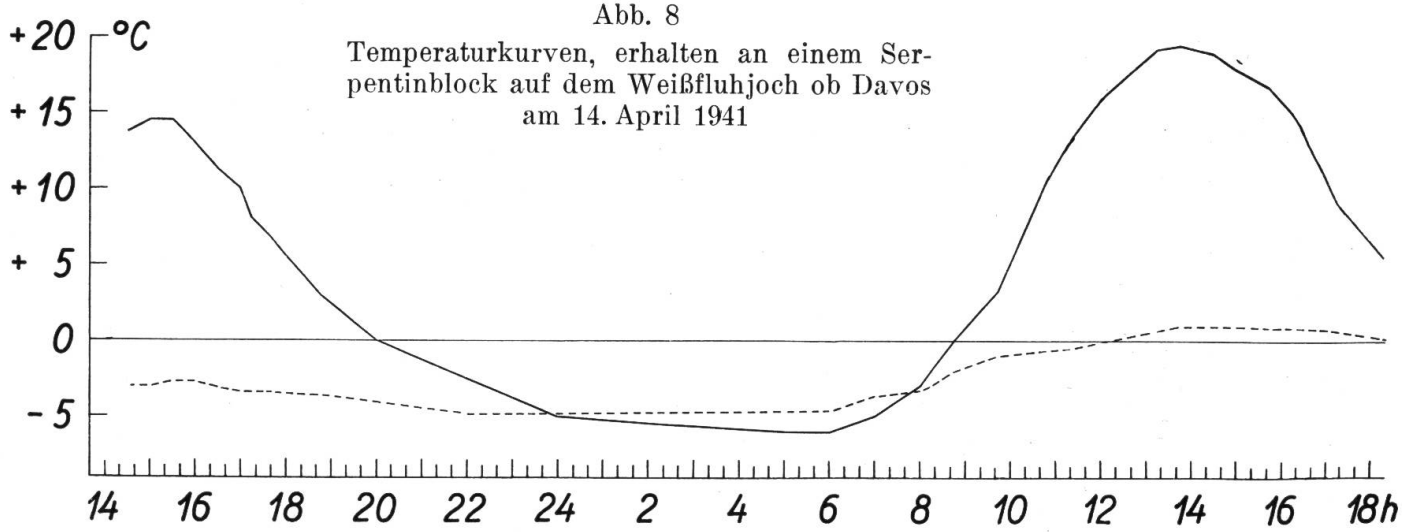
Trotz der am Nachmittag schlechten Untersuchungsverhältnisse verdient aber die gewonnene Meßreihe insofern Interesse, als sie zeigt, wie weitgehend verschieden die Temperatur der verschieden exponierten Flächen eines Steinblocks von weniger als 1 m^3 sein kann. Vergleichen wir z. B. die E- und die W-exponierten Stirnflächen um 12.30 Uhr, so beträgt der Temperaturunterschied 17,7°; um 11.10 Uhr beträgt er 16,7°. Solche Verschiedenheiten können also bei sonnigem Wetter täglich während vieler Stunden auftreten. Der absteigende Ast der Kurven dieser Meßreihe verbindet den mittäglichen und den abendlichen Zustand der Temperatur unserer Meßflächen sowie der Luft, vermag aber kein Bild zu geben vom wirklichen Verlauf des jeweiligen Temperaturabfalles (Abb. 7).

Ein vollständigeres und klareres Bild von der wirklichen maximalen Erwärmung an einem klaren Strahlungstag gibt die Meßreihe des 14. April (Abb. 9). Sie zeigt aber insofern andere Verhältnisse, als die allgemeine klimatische Lage im Vergleich zu der zwei Tage zuvor aufgenommenen Reihe stark verändert ist; die Kälte hatte wesentlich nachgelassen, und die Ausgangstemperaturen liegen für den Fels um 10,0°, für die Luft um 8,9° höher.

Doch betrachten wir zunächst den Temperaturgang von Luft und Gestein in der Nacht vom 13. zum 14. April (Abb. 8). Alle unsere Messungen haben gezeigt, daß zu Beginn der Nacht sämtliche Felsflächen in ihrer Temperatur übereinstimmen und meist um ein geringes über derjenigen der Luft stehen. Bedeckt sich alsdann der Himmel oder legen sich Nebel über das Land, so gleichen sich die Felsflächen vollkommen an die Temperatur der über ihnen lagernden Luftschicht an. Bleibt die Luft aber klar, so sinkt die Temperatur der Gesteinsoberfläche tiefer.

Gleiche Temperatur zeigen sämtliche Flächen unseres Meßblocks und die Luft am 13. April um Mitternacht. Während dieser Nacht (vom 13. zum 14. April) berücksichtigten wir deshalb nur die Scheitelfläche unseres Meßfelsens, deren Temperatur wir in zwei- oder mehrstündigen Intervallen bestimmten. Am 13. April war während des ganzen Vormittags der Himmel bedeckt geblieben; erst um die Mittagszeit hatte sich das Gewölk gelichtet, und von 14.00 Uhr an strahlte die Sonne ohne Unterbruch bis zum Abend. Der Wärmezustand der Scheitelfläche unseres Meßfelsens erreichte um 15.00 Uhr seinen Höhepunkt bei +14,5°,

Abb. 8
Temperaturkurven, erhalten an einem Serpentinblock auf dem Weißfluhjoch ob Davos am 14. April 1941



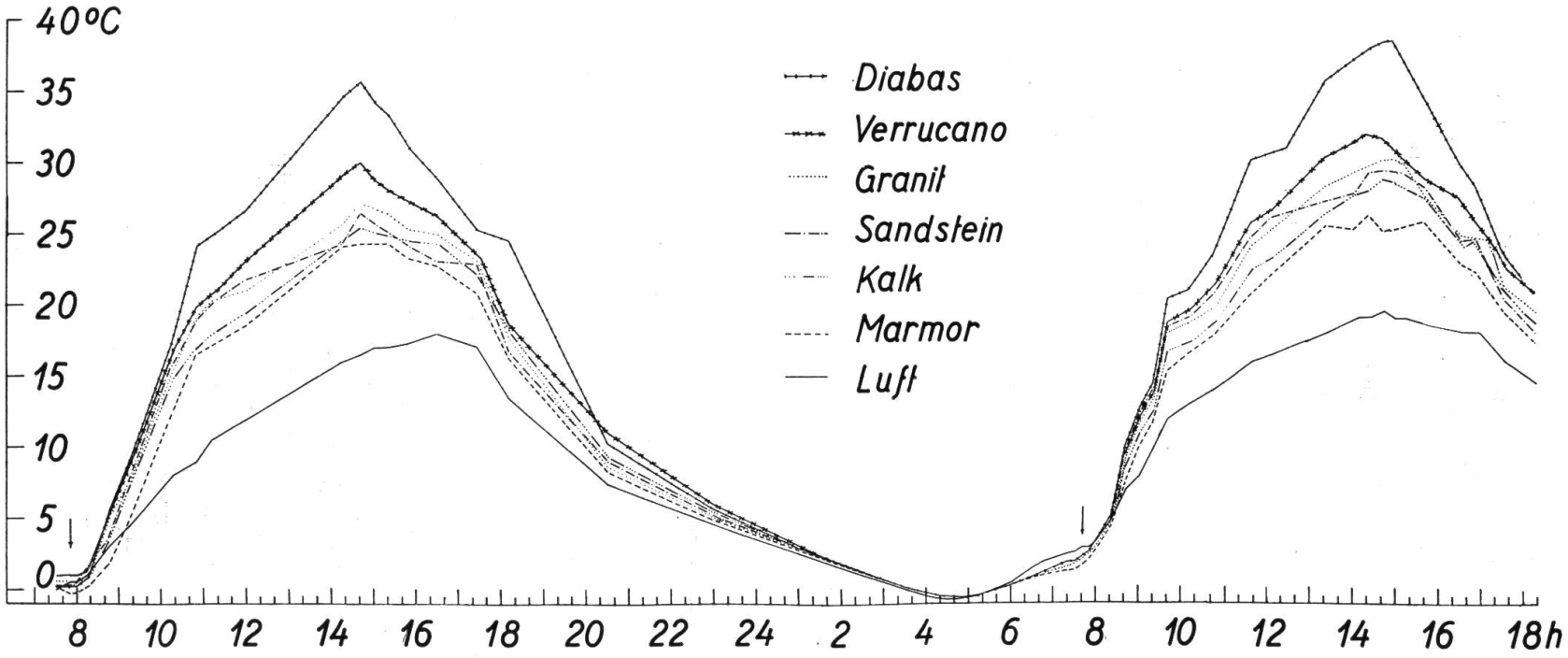


Abb. 10. Temperaturkurven, erhalten an verschiedenen Gesteinen in Zürich am 1./2. April 1940. Tag-/Nacht-/Tag-Serie

während die Luft zu gleicher Zeit —3,0°, also 17,5° weniger zeigte. Eine halbe Stunde lang verharrte der Fels in diesem Zustande; dann sank die Temperatur mit mittlerem Gefälle bis um 20.00 Uhr, wo sie den Gefrierpunkt erreichte und nachher langsamer, bis sie mit —4,8° kurz vor Mitternacht bei der Temperatur der Luft angelangt war. Diese hatte sich nur wenig, nämlich während mehr als 8 Stunden um 2,1° abgekühlt. Nach Mitternacht stieg die Lufttemperatur während 15 Stunden um nur 0,2° auf —4,6° an. Die Felsoberfläche dagegen kühlte sich weiterhin ab bis um 5.00 Uhr und erreichte —6,0°. Dann verharrte sie bei dieser Temperatur bis um 6.00 Uhr und stand alsdann um 1,4° unter derjenigen der Luft. Von diesem Zeitpunkt an steigen beide Kurven gleichmäßig an bis um 7.00 Uhr; dann nimmt diejenige der Felstemperatur einen steileren Anstieg, dank dem sie kurz vor 8.00 Uhr die Temperaturkurve der Luft schneidet. Wir haben diesen Temperaturgang der Luft und der Scheitelfläche unseres Meßfelsens im Zusammenhang mit demjenigen des vorausgehenden und des nachfolgenden Tages in Abb. 8 graphisch dargestellt. Den den Meßtag des 14. April betreffenden Teil dieser Abbildung werden wir in Abb. 9 im Zusammenhang mit den entsprechenden Kurven der E- und O-exponierten Flächen wiederfinden.

Das Ergebnis der Messungen am 14. April haben wir in Abb. 9 dargestellt. Die helle Nacht vom 13. zum 14. April hatte eine Unterkühlung aller Felsflächen um 1,5° unter die Lufttemperatur gebracht. Von 6.00 Uhr an beginnen sich Luft und Felsoberflächen zu erwärmen. Zuerst ist es wiederum die E-Fläche, deren Temperatur kurz nach 7.00 Uhr diejenige der Luft übersteigt, ein Zustand, welchen die Scheitelfläche erst kurz vor 8.00 Uhr, die W-Seite sogar erst um 8.40 Uhr erreicht. Im vormittäglichen Anstieg gleichen die Temperaturkurven weitgehend den beschriebenen Meßreihen vom 12. April. Sie zeigen aber darüber hinaus die weitere ungestörte Entwicklung in der Mittagszeit und die natürlichen Höhepunkte aller vier Kurven.

Die Kurve der E-Fläche erreicht diesmal schon um 11.20 Uhr ihren Höhepunkt, fällt aber nicht rasch ab wie am 12. April, sondern behält ihre Temperatur beinahe unverändert bei, so daß sie 2 Stunden später, um 13.00 Uhr, sich nur um 1° abgekühlt hat. Dann fällt die Kurve etwas steiler, aber immer noch verhältnismäßig langsam ab, und erst nach 15.00 Uhr folgt ein Abfall, ebenso steil, wie die Kurve am Vormittag anstieg. Nach 18.00 Uhr steht sie nur noch um 1° über der Kurve der Lufttemperatur (Abb. 9).

Die der Sonne zugeneigte Scheitelfläche wiederholt im allgemeinen den Kurvenverlauf von zwei Tagen zuvor, setzt aber am frühen Nachmittag ihren Anstieg fort, erreicht um 13.45 Uhr ihren höchsten Punkt

und steht alsdann um 2,7° über demjenigen der Kurve der E-Fläche. Wie bei dieser ist der darauffolgende Temperaturabfall zunächst gering, dann, nach 16 Uhr, rascher und gegen Abend wiederum stark verlangsamt, wie wir dies von allen bisher betrachteten Kurven kennen. Um 18.20 Uhr ist die Scheitelfläche noch um 4,1° wärmer als die E-Fläche oder um 5,1° höher als die Temperatur der Luft.

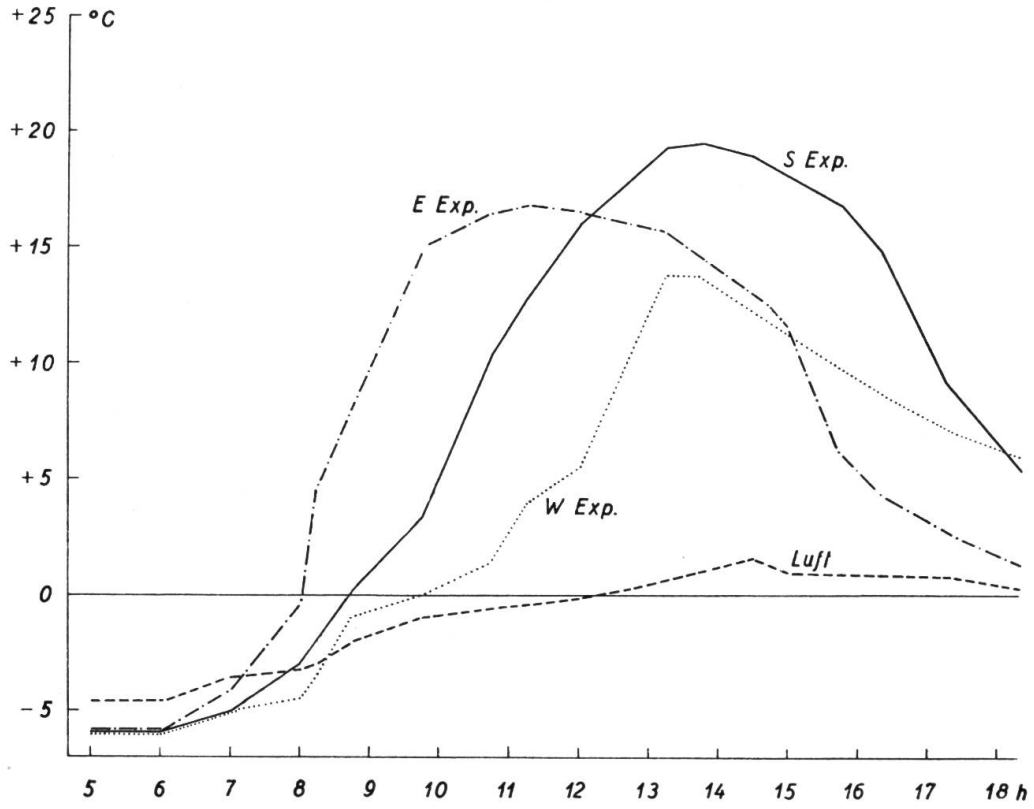


Abb. 9
Temperaturkurven, erhalten an einem Serpentinblock auf dem Weißfluhjoch ob Davos am 14. April 1941

Auch die W-Fläche wiederholt im Anstieg ihrer Erwärmung das am 12. April beobachtete Verhalten. Da sie nunmehr aber auch ihrerseits vom frühen Nachmittag an in den direkten Strahlungsbereich der Sonne kommt, so steigt die Kurve weiterhin an, um zwischen 13 Uhr und 14 Uhr mit 13,8° ihren höchsten Stand zu erreichen. Obschon sie aber noch stundenlang von den Sonnenstrahlen getroffen wird, genügt die dabei aufgenommene Wärme nicht mehr, um diesen Höchststand der Temperatur beizubehalten. Wenn auch langsamer als die übrigen Kurven, sinkt sie doch ab und steht um 18.20 Uhr bei +6,0° über allen anderen Kurven, nämlich um 4,7° über derjenigen der E- und um 0,6°

Tab. 5 Temperaturgang der Luft und verschieden exponierter Oberflächen eines Serpentinblocks, auf dem Weißfluhjoch ob Davos am 13./14. April 1941 (vgl. Abb. 8, 9)

Datum		Serpentin E-Exp. ° C	Serpentin S-Exp. ° C	Serpentin W-Exp. ° C	Luft ° C	
	h					
1941	14^{30}		+13,7		— 3,0	Himmel klar, Wind schwach
13. April	15^{00}		+14,5		— 3,0	» » » »
	15^{30}		+14,5		— 2,7	» » » »
	16^{00}		+13,0		— 2,7	» » » »
	16^{30}		+11,2		— 3,1	» » » »
	17^{00}		+10,0		— 3,4	» » » »
	17^{15}		+ 8,0		— 3,4	» » » »
	17^{40}		+ 6,7		— 3,4	» » » »
	18^{00}		+ 5,5		— 3,5	» » » »
	18^{10}		+ 5,0		— 3,5	» » » »
	18^{45}		+ 3,0		— 3,6	» » » »
	20^{00}		+ 0,0		— 4,0	» » » »
	22^{00}		— 2,5		— **4,8**	» » » »
	24^{00}		— 5,0		— 4,8	» » » »
14. April	5^{00}	— **6,0**[1]	— **6,0**	— **6,0**	— 4,6	» » » »
	6^{00}	— 6,0	— 6,0	— 6,0	— 4,6	» » » »
	7^{00}	— 4,2	— 5,0	— 5,0	— 3,6	» » » »
	8^{00}	— 0,3	— 3,0	— 4,5	— 3,3	» » » »
	8^{15}	+ 4,5	— 2,0	— 3,7	— 3,0	» » » »
	8^{45}	+ 7,5	— 0,0	— 1,0	— 2,0	» » » »
	9^{45}	+15,0	+ 3,3	0,0	— 1,0	» » » »
	10^{45}	+16,5	+10,3	+ 1,3	— 0,6	» » » »
	11^{15}	+**16,8**	+13,0	+ 4,0	— 0,5	» » » »
	12^{00}	+16,5	+16,0	+ 5,5	— 0,1	» » » »
	13^{15}	+15,7	+19,3	+**13,8**	+ 0,7	» » » »
	13^{45}	+14,5	+**19,5**	+13,8	+ **1,0**	» » » »
	14^{30}	+13,0	+19,0	+12,1	+ 1,0	» » » »
	15^{00}	+11,5	+18,0	+11,2	+ 1,0	» » » »
	15^{45}	+ 6,2	+16,8	+ 9,5	+ 0,9	» » » »
	16^{20}	+ 4,3	+14,8	+ 8,6	+ 0,9	» » » »
	17^{15}	+ 2,7	+ 9,2	+ 7,1	+ 0,8	» » » »
	18^{20}	+ 1,3	+ 5,4	+ 6,0	+ 0,3	» » » »

[1] Die Tagesmaxima und -minima sind fett gedruckt.

über derjenigen der Scheitelfläche. Die von den einzelnen Kurven und der Abszissenachse begrenzten Flächen der Abb. 9 sind recht verschieden groß. Sie stellen ein Maß für die Durchschnittstemperatur dar, welche die verschiedenen Felsflächen und die Luft während eines strahlenden Frühlingstages im Hochgebirge kennzeichnen.

Besser als die Kurvenbilder vom 12. April zeigen uns die Meßergebnisse vom 14. April den Temperaturgang an der Oberfläche der in verschiedenen Himmelsrichtungen exponierten Flächen des Meßfelsens. Aus ihnen geht hervor, daß die Erwärmung zeitlich und in ihrem gesamten Ausmaß in sehr hohem Maße verschieden ist. Den höchsten Wert erreichte die Temperatur der nach S geneigten Scheitelfläche mit +19,5°. Zwei Tage zuvor war sie infolge zunehmender Bewölkung am frühen Nachmittage auf derselben Meßfläche bei +10,0° stehen geblieben. Während sie damals nur ganz wenige Minuten bei diesem Höchstpunkt verweilte und nachher verhältnismäßig rasch absank, zeigte derselbe Meßpunkt am 14. April während beinahe 10 Stunden höhere Werte. Volle 6 Stunden lang stand die Temperatur um 6°, im Zeitpunkt der stärksten Erwärmung sogar um 9,5° höher als am 12. April. Während sie damals um 17.30 Uhr bereits auf —4,2° abgesunken war, stand sie am zweiten Meßtage zu derselben Tageszeit noch auf +8,5°.

Weniger bedeutend sind die Temperaturunterschiede auf der nach E exponierten Stirnfläche. Diese hatte am 12. April den höchsten Punkt bei +14,2° erreicht; am 14. April zeigte sie den Wert von +16,0°. Am ersten Meßtage hatte die Meßfläche in außerordentlich raschem Anstieg die Höchsttemperatur von einem wesentlich tieferen Ausgangspunkt, nämlich von —16,0°, aus erreicht. Damals betrug die Temperaturerhöhung des Meßpunktes 30,2°, am 14. April dagegen nur 22,6°. Wie die Kurve der S-exponierten Scheitelfläche zeigt auch diejenige der nach E exponierten Stirnfläche ein lange anhaltendes Verharren im Zustande der stärksten Erwärmung, unter der Bedingung, daß die Sonnenstrahlung, wie dies bei klarem Wetter der Fall ist, bis zum Sonnenuntergang anhält.

In dem Ausmaß ihrer Erwärmung und in der Dauer, während der die höhere Temperatur beibehalten bleibt, steht die nach W exponierte Fläche den beiden bereits besprochenen gegenüber weit zurück. Die Strahlung der am Meßtage tief stehenden Sonne genügt nicht, um die Temperatur der Gesteinsoberfläche auf den Stand der übrigen Meßflächen zu bringen. Wohl erwärmt sie sich um gute 12° über die Temperatur der Luft und vermag die eingestrahlte Wärme auch länger zu halten als die übrigen Flächen und steht um 18 Uhr noch um 0,6° über der Temperatur der Meßstelle (Abb. 9), aber aus der Fläche, die ihre Kurve einschließt, geht deutlich hervor, daß die mittlere Oberflächentemperatur und der gesamte Wärmegewinn um ein beträchtliches kleiner ist als diejenigen der übrigen besprochenen Meßstellen. Die nach N exponierte Fläche gewinnt durch Leitung von den übrigen Expositionsflächen her nur soviel Wärme, daß sie sich höchstens um Bruchteile eines Grades

über die Temperatur der Luft zu erheben vermag. Ihre Höchsttemperatur liegt deshalb um etwa 17° unter derjenigen der Scheitel-, um etwa 15° unter derjenigen der nach W und um etwa 12° unter derjenigen der nach E exponierten Stirnfläche.

Aus diesen Ergebnissen geht die fundamentale Bedeutung der Hangrichtung für das Klima einer Gesteinsfläche hervor. Sie zeigen, wie grundverschieden die Wärmeverhältnisse der Wuchsorte von Flechten und Algen an der Oberfläche eines Felsblocks von verhältnismäßig geringem Ausmaß sein können. (Tabelle 5.)

ee) *Im Frühjahr in Zürich*

Die in Zürich aufgenommenen Frühjahrskurven zeigen in ihrem allgemeinen Verlauf nicht viel Neues. Doch kommt in ihnen die im Vergleich zum Winter wesentlich gesteigerte Strahlungskraft der höher stehenden Sonne in der viel stärkeren Erwärmung der Gesteine und der Luft zum Ausdruck. Überdies zeigt sich in dieser Meßreihe die unterschiedliche Wärmeabsorption durch die verschiedene Farbe der Gesteine und, wenn auch nicht von der letzteren getrennt erfaßbar, die verschiedene Wärmeleitfähigkeit. Die spezifische Wirkung der Farbe bzw. der Struktur des Gesteins können wir in unsern Kurven nicht getrennt zum Ausdruck bringen. Sie sind nur in ihrer Zusammenwirkung, eben in der Erwärmung der Gesteinsoberfläche registrierbar, und nur, wenn wir über die spezifische Leitfähigkeit der einzelnen Gesteine in dem Zustande, wie sie in unsern Versuchen verwendet wurden, Bescheid wüßten, wären wir in der Lage, die Gesamtgröße der Erwärmung in ihre beiden Hauptkomponenten zu zerlegen.

Der 1. April 1940 steigt als selten klarer Tag herauf. Zu Beginn der Messungen um 7.30 Uhr ist die Sonne noch durch die Häuser verdeckt. Die Luft zeigt 0,0° C (Abb. 10, Tab. 6), ebenso die Oberfläche des weißen Marmors, auf der eine feine, kaum sichtbare Eiskruste liegt. Am nächsten liegt bei +1° C die Temperatur des Verrucano. Diejenigen der übrigen Gesteine, Sandstein, Diabas, Granit und Kalk, liegen zwischen 0 und +1,0° C; die Unterschiede betragen nur Bruchteile eines Grades und liegen somit innerhalb der Fehlergrenzen der Messung.

Um 7.48 Uhr fallen die ersten direkten Sonnenstrahlen auf den Sandstein, 2 Minuten später auf den Diabas und weitere 3 Minuten später auf den weißen Marmor; um 7.54 Uhr erreichen sie den Granit, 8.10 Uhr den Kalk und schließlich um 8.20 Uhr den Verrucano. (In den Abbildungen der Temperaturkurven ist der Zeitpunkt der ersten auf das Gestein fallenden Sonnenstrahlen jeweils durch einen Pfeil hervorgehoben.) Am Abend gleicht sich diese verschiedene Dauer der direkten Bestrahlung wieder aus, indem sich die Sonnenstrahlen in derselben

Tab. 6 Temperaturgang der Luft und der Oberfläche verschiedener Gesteine am 1./2. April 1940 in Zürich (vgl. Abb. 10)

		Diabas °C	Verrucano °C	Granit °C	Sandstein °C	Kalk °C	Marmor °C	Luft °C
	h							
1. April 1940	7^{30}	+ **0,2**[1]	+ **0,2**	+ **0,6**	+ **0,2**	+ **0,2**	+ **0,2**	**0,0**
	7^{50}	+ 0,2	+ 0,4	+ 0,6	+ 0,2	+ 0,6	— 0,2	+ 0,5
	8^{00}	+ 0,2	+ 1,0	+ 0,6	+ 0,5	+ 0,6	— 0,2	+ 0,5
	8^{15}	+ 0,8	+ 1,2	+ 0,9	+ 1,6	+ 0,8	+ 0,4	+ 1,0
	8^{45}	+ 5,5	+ 5,3	+ 5,3	+ 3,4	+ 3,5	+ 1,8	+ 3,0
	9^{15}	+ 9,5	+ 8,9	+ 8,0	+ 8,0	+ 8,0	+ 5,0	+ 4,5
	10^{15}	+17,2	+16,9	+15,5	+16,0	+14,7	+13,0	+ 8,2
	10^{50}	+24,2	+19,9	+19,1	+19,0	+16,9	+16,6	+ 9,0
	11^{10}	+24,9	+20,9	+20,3	+20,1	+18,0	+17,2	+10,6
	12^{00}	+26,5	+23,2	+21,1	+21,8	+19,5	+18,6	+12,0
	14^{15}	+33,8	+28,9	+25,6	+24,3	+24,5	+24,2	+16,1
	14^{40}	**+35,7**	**+30,0**	**+27,1**	**+26,5**	**+25,5**	**+24,4**	+16,5
	15^{00}	+34,3	+28,8	+26,8	+25,7	+25,2	+24,4	+17,1
	15^{20}	+33,3	+28,0	+26,4	+25,1	+24,9	+24,4	+17,1
	15^{50}	+31,0	+27,2	+25,3	+24,5	+24,1	+23,3	+17,4
	16^{30}	+29,0	+26,3	+25,0	+23,1	+24,3	+22,7	**+18,0**
	17^{25}	+25,3	+23,7	+23,1	+22,9	+22,2	+20,8	+17,1
	18^{10}	+24,5	+18,7	+17,5	+16,7	+18,0	+16,3	+13,5
	20^{30}	+10,3	+11,2	+ 8,8	+ 9,1	+ 9,5	+18,4	+ 7,5
	23^{00}	+ 5,8	+ 6,1	+ 5,2	+ 5,4	+ 5,5	+ 5,0	+ 4,7
2. April 1940	3^{50}	— 0,1	— 0,1	— 0,1	— 0,1	— 0,1	— 0,1	— 0,3
	4^{00}	— 0,2	— 0,2	— 0,2	— 0,2	— 0,2	— 0,2	— 0,5
	4^{15}	— 0,4	— 0,4	— 0,4	— 0,4	— 0,4	— 0,4	— 0,6
	4^{30}	— 0,5	— 0,5	— 0,5	— 0,5	— 0,5	— 0,5	— **0,7**
	4^{45}	— **0,6**	— **0,6**	— **0,6**	— **0,6**	— **0,6**	— **0,6**	— 0,7
	5^{00}	— 0,5	— 0,5	— 0,5	— 0,5	— 0,5	— 0,5	— 0,5
	5^{15}	— 0,4	— 0,4	— 0,4	— 0,4	— 0,4	— 0,4	— 0,4
	6^{00}	+ 0,3	+ 0,3	+ 0,3	+ 0,3	+ 0,3	+ 0,3	+ 0,5
	6^{30}	+ 0,9	+ 0,9	+ 0,9	+ 0,9	+ 0,9	+ 0,8	+ 1,8
	6^{45}	+ 1,2	+ 1,2	+ 1,2	+ 1,2	+ 1,2	+ 1,0	+ 2,0
	7^{20}	+ 2,0	+ 1,6	+ 1,6	+ 1,6	+ 1,6	+ 1,4	+ 2,6
	7^{30}	+ 2,0	+ 1,8	+ 1,8	+ 1,8	+ 1,8	+ 1,4	+ 2,7
	7^{40}	+ 2,4	+ 2,0	+ 2,0	+ 2,0	+ 2,0	+ 1,7	+ 3,0
	7^{50}	+ 2,7	+ 2,5	+ 2,5	+ 2,5	+ 2,5	+ 2,0	+ 3,0
	8^{00}	+ 3,5	+ 3,0	+ 3,0	+ 3,0	+ 3,0	+ 3,0	+ 4,4
	8^{20}	+ 5,1	+ 4,5	+ 4,5	+ 4,5	+ 4,5	+ 4,5	+ 5,1
	8^{40}	+10,2	+ 9,5	+ 9,2	+ 9,7	+ 8,5	+ 7,5	+ 7,1
	9^{00}	+12,9	+12,0	+11,7	+12,5	+11,0	+10,0	+ 8,0
	9^{20}	+14,5	+14,0	+13,4	+14,1	+12,5	+12,7	+10,0
	9^{40}	+20,5	+18,8	+18,1	+18,5	+16,8	+15,4	+12,0
	10^{10}	+21,0	+19,7	+18,8	+19,2	+17,4	+16,6	+13,0

[1] Die Tagesmaxima und -minima sind fett gedruckt.

		Diabas °C	Verrucano °C	Granit °C	Sandstein °C	Kalk °C	Marmor °C	Luft °C
	h							
2. April 1944	10^{45}	+23,5	+21,5	+19,9	+20,9	+19,0	+17,8	+14,0
	11^{15}	+27,4	+23,7	+22,1	+20,8	+20,8	+19,5	+15,0
	11^{40}	+30,7	+25,8	+24,2	+24,8	+22,5	+20,8	+16,0
	12^{10}	+30,8	+26,7	+25,4	+26,2	+23,3	+22,2	+16,5
	13^{25}	+35,5	+30,2	+28,4	+27,2	+26,3	+20,5	+18,0
	14^{05}	+37,6	+31,5	+29,3	+28,0	+27,7	+25,3	+19,0
	14^{25}	+38,0	**+32,0**	+29,8	+29,3	+28,0	**+26,3**	+19,0
	14^{45}	**+38,5**	+31,7	+29,0	**+29,4**	**+28,8**	+25,2	**+19,5**
	15^{00}	+38,5	+31,0	**+30,2**	+29,3	+28,5	+25,3	+19,0
	15^{05}	+37,0	+30,0	+30,0	+29,2	+28,2	+25,5	+19,0
	15^{45}	+34,5	+28,8	+27,7	+28,3	+27,5	+25,8	+18,5
	16^{35}	+29,7	+27,5	+25,2	+24,4	+24,2	+22,8	+18,0
	16^{55}	+28,5	+25,5	+24,6	+24,7	+24,4	+22,2	+18,0
	17^{35}	+23,5	+22,5	+21,2	+20,4	+21,0	+19,4	+16,0
	18^{00}	+22,0	+21,6	+20,3	+19,0	+19,5	+18,2	+15,0

Reihen- und zeitlichen Aufeinanderfolge wieder von den Gesteinen zurückziehen. Von 8.00 Uhr an macht sich der Einfluß der direkten Bestrahlung bemerkbar; zuerst, wie zu erwarten ist, bei dem als erstem beschienenen Sandstein, dessen Kurve zunächst am steilsten ansteigt; dann folgt der schwarze Diabas, schon um 8.20 Uhr die Kurve des ersteren schneidend. Von nun an bis lange nach Sonnenuntergang zeigt er stets die höchste Temperatur. Auf ihn folgt der rote Verrucano, dessen Kurvenbild zwischen demjenigen des Diabas und der grauen Gesteine, d. h. des Sandsteins, Granits und des Kalkes liegt. Am tiefsten bleibt den ganzen Tag über die Temperatur des weißen Marmors, was auf dessen verhältnismäßig große Reflexion der einfallenden Strahlen zurückzuführen ist. Er zeigt aber an unserm Meßtage gegenüber den übrigen Gesteinen in seinem thermischen Verhalten eine Besonderheit. Obschon er als einer der ersten in den Bereich der Strahlung gelangt, zeigt seine Kurve schon kurz vor, während und unmittelbar nach Sonnenaufgang einen Abfall bis auf —0,2°, und erst um 8.10 Uhr, also nachdem seine Oberfläche bereits 17 Minuten lang bestrahlt war, erhebt sich die Kurve wieder über die 0°-Linie. Dieses gegenüber den übrigen Kurven abweichende Verhalten ist auf den Wärmeverlust, den das Abschmelzen der feinen Eiskruste auf dem Stein verursacht (Schmelz- und Verdunstungskälte), zurückzuführen.

Bis kurz vor 11.00 Uhr steigen die Kurven gleichmäßig an, diejenige des Marmors freilich stets um 3—4° hinter den anderen zurück-

bleibend. Dann, kurz vor 11.00 Uhr, streben sie auseinander. Zunächst löst sich durch wesentlich rascheren Anstieg die Kurve des schwarzen Diabas von der Gruppe des Verrucanos, Granits und Sandsteins. Diese Kurven verlaufen eine kurze Zeitlang ziemlich gleichmäßig nebeneinander, um vor 12.00 Uhr wiederum eigene Richtung einzuschlagen. Nur die Kurve des Marmors bleibt weit zurück. Sie erreicht den höchsten Punkt der Erwärmung um 14.40 Uhr und bleibt hier bis um 15.20 Uhr stehen. Bei 24,3° steht sie alsdann um 2,1° unter der Kurve des Sandsteins und um 11,5° unter derjenigen des Diabas.

Auch die Luft hat sich unterdessen zunehmend erwärmt. Sie erreicht ihre höchste Temperatur aber erst fast 2 Stunden später; denn in dem Maße, wie sich die Gesteine erwärmen, geben sie außer den Leitungsverlusten, Heizkörpern ähnlich, langwellige Strahlen ab, welche die bodennahe Schicht, in der die Lufttemperatur gemessen wurde, zunehmend erwärmen. Durch diesen Vorgang sinkt die Temperatur der Gesteinsoberfläche schließlich auf diejenige der Luft und später noch tiefer ab. In dem Zeitpunkt, in dem die Temperatur sämtlicher Gesteinsoberflächen am höchsten steht, zeigt die Luft +16,5° C, oder um 8,2 bis 19,0° weniger als die Gesteine. Die Höhepunkte ihrer Kurven liegen so, wie gemäß ihrer spezifischen Strahlenabsorption, also ihrer Farbe, zu erwarten war, nämlich übereinander : weißer Marmor, um ein weniges höher die grauen Gesteine (Sandstein, Granit und Kalk), noch höher der rote Verrucano und zuoberst der schwarze Diabas. Die durch das Gefüge, den Wassergehalt usw. verursachte verschiedene Wärmeleitfähigkeit ist in diesem Effekt verborgen.

Der Abfall der Kurven am Nachmittag vollzieht sich in ähnlicher Weise wie der vormittägliche Anstieg und ohne Überraschungen. Um 20.15 Uhr sinkt die Kurve des Diabas unter diejenige des Verrucano und diejenige des Granits unter diejenige des Sandsteins. Dies liegt für beide Fälle in der oben erwähnten Tatsache begründet, daß der Verrucano wohl 20 Minuten länger als der Diabas und der Granit um ebensoviel länger als der Sandstein sich im Genuß der abendlichen Sonnenstrahlung befinden. Harmonisch fallen alle Kurven einschließlich derjenigen der Luft ab und gleichen sich erst lange nach Mitternacht aus. Der kleine Unterschied von 0,2° zwischen der Temperatur der Luft und derjenigen der Gesteine liegt innerhalb der Fehlergrenzen der Methodik.

Eine Unterkühlung unter die Lufttemperatur trifft trotz des wolkenlosen Himmels in der Nacht nicht ein. Offenbar genügt die Wärmereserve, die aus dem Innern der Gesteine nach deren Oberfläche zu und vielleicht sogar aus der Unterlage an das Gestein abgegeben wird, um die ausgestrahlte Wärme so zu kompensieren, daß die Temperatur nicht unter diejenige der Luft sinkt.

Luft und Gestein kühlen sich stetig und gleichmäßig ab, bis sie um 4.30 Uhr in der Morgenfrühe bei —0,4° (Gestein), bzw. —0,6° (Luft) ihren tiefsten Punkt erreicht haben. Von da an zeigen sie mit dem Fortschreiten der Morgendämmerung einen langsamen Anstieg. Unterdessen hat sich ein Teil des Wasserdampfes der Luft als eine feine Eiskruste auf allen Gesteinen niedergesetzt.

Am 2. Meßtage, dem 2. April, fallen die Sonnenstrahlen um je etwa 3 Minuten früher, also von 7.45 bis 8.07 Uhr, aber natürlich wiederum in derselben Aufeinanderfolge wie am Tage zuvor auf das Gestein. Aber schon vorher, d. h. in der Zeit von 4.30 Uhr bis gegen 8.00 Uhr, erwärmen sich Luft und Gestein, dieses aber um 1,2° weniger als die Luft. Diese Erscheinung findet ihre Erklärung wiederum in dem Wärmeverlust, den die Gesteinsoberfläche beim Abschmelzen der Eiskruste und beim Verdampfen des dabei gebildeten Wassers erleidet. Um 8.20 Uhr haben sich Luft und Gestein wieder aneinander angeglichen, und nun wiederholen sich im allgemeinen und im einzelnen die Vorgänge des ersten Meßtages; nur ist der Tag noch klarer, der Himmel noch heller, so daß die Strahlung die Gesteine noch intensiver erwärmt.

Die Kurven gehen darum höher, diejenige der Luft um 1,5°, des Marmors um 1,9°, des Sandsteins um 3,0°, des Granits um 3,2° und diejenige des Diabas um 2,8° höher. Die Übererwärmung über die Lufttemperatur ist bei den verschiedenen Gesteinen ziemlich dieselbe wie am Vortage.

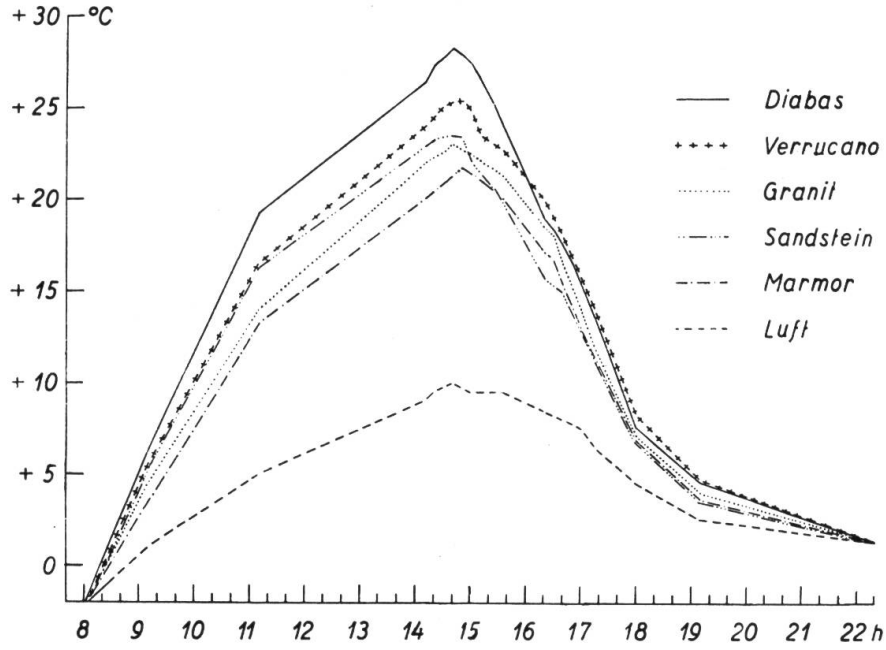


Abb. 11
Temperaturkurven, erhalten an verschiedenen Gesteinen in Zürich am 15. März 1940

Ähnliche Kurvenbilder hatten wir an einem ebenfalls klaren Strahlungstage bereits zwei Wochen früher, am 15. März 1940 erhalten.

Die diesbezüglichen Meßwerte sind in Tabelle 7 und die entsprechenden Kurven in Abb. 11 dargestellt. Sie bestätigen die Ergebnisse der Meßreihe vom 1./2. April und bedürfen keiner Einzelbeschreibung. Auffallend mag in den Kurvenbildern höchstens die Tatsache sein, daß am Nachmittage die Kurve des Diabas unter diejenige des Verrucano sinkt, indessen die Kurve des Sandsteins, die während des ganzen Vormittages über denjenigen des Granits und des weißen Marmors stand, am Nachmittag zeitweise erheblich unter diese abfällt. Die Erklärung für diese Erscheinung liegt darin, daß sich die direkte Sonnenstrahlung am Nachmittag zuerst vom Sandstein und erst zuletzt vom Granit und Verrucano zurückzieht (Tab. 6).

Tab. 7 Temperaturgang der Luft und der Oberfläche verschiedener Gesteine am 15. März 1940 in Zürich (vgl. Abb. 11)

1940 15. März	Diabas °C	Verrucano °C	Granit °C	Sandstein °C	Marmor °C	Luft °C
h						
8^{05}	**— 1,6**[1]	**— 2,0**	**— 2,0**	**— 1,6**	**— 2,0**	**— 2,0**
9^{10}	+ 6,3	+ 5,5	+ 4,5	+ 5,5	+ 3,5	+ 1,0
11^{10}	+19,3	+16,5	+14,0	+16,5	+13,2	+ 5,0
14^{10}	+26,3	+24,0	+22,0	+23,0	+20,0	+ 9,0
14^{20}	+27,3	+24,5	+22,3	+23,3	+20,5	+ 9,5
14^{30}	+27,7	+25,0	+22,5	+23,4	+20,8	+ 9,5
14^{40}	**+28,1**	+25,3	**+23,0**	**+23,5**	+21,3	**+10,0**
14^{50}	+27,8	**+25,4**	+22,7	+23,4	**+21,7**	+ 9,5
15^{00}	+27,4	+24,8	+22,5	+22,1	+21,4	+ 9,5
15^{10}	+26,6	+23,5	+22,1	+20,9	+21,0	+ 9,5
15^{25}	+25,2	+23,0	+21,7	+20,9	+20,5	+ 9,5
15^{35}	+24,0	+22,7	+21,3	+19,7	+20,0	+ 9,5
16^{20}	+18,9	+20,0	+18,5	+15,7	+17,1	+ 8,5
16^{30}	+18,3	+19,1	+18,0	+15,3	+16,7	+ 8,0
16^{40}	+17,5	+18,0	+16,5	+14,9	+15,3	+ 8,0
16^{50}	+16,5	+16,6	+15,3	+14,0	+14,3	+ 8,0
17^{00}	+15,3	+15,8	+14,0	+13,2	+13,1	+ 7,5
17^{15}	+13,6	+13,8	+12,0	+11,6	+11,5	+ 6,5
18^{00}	+ 7,5	+ 8,3	+ 7,1	+ 6,7	+ 6,8	+ 4,5
19^{10}	+ 4,5	+ 4,7	+ 4,0	+ 3,5	+ 3,6	+ 2,5
22^{20}	+ 1,3	+ 1,3	+ 1,3	+ 1,3	+ 1,3	+ 1,3

[1] Die Tagesmaxima und -minima sind fett gedruckt.

Ähnliche Meßreihen wie im Winter und im Frühjahr nahmen wir auch im Sommer in Davos und in Zürich auf. Wir setzten uns dabei zum Ziel, so weitgehend als möglich die maximale Erwärmung einer Gesteinsoberfläche zu ermitteln, um im Vergleich mit den tiefsten Temperaturen der kalten Jahreszeit die maximale Amplitude des Temperaturganges einer Gesteinsfläche im Laufe eines Jahres festzustellen.

ff) *Im Sommer in Davos*

Die Messungen wurden am 19. und 20. August 1940 an derselben Stelle wie im Frühjahr am anstehenden Dolomit im Guggerbachtobel durchgeführt. Bei klarem, wolkenlosem Himmel und kaum merkbarem Winde beginnen wir sie um 5 Uhr (Abb. 12, Tabelle 8). Mit +6,6° steht

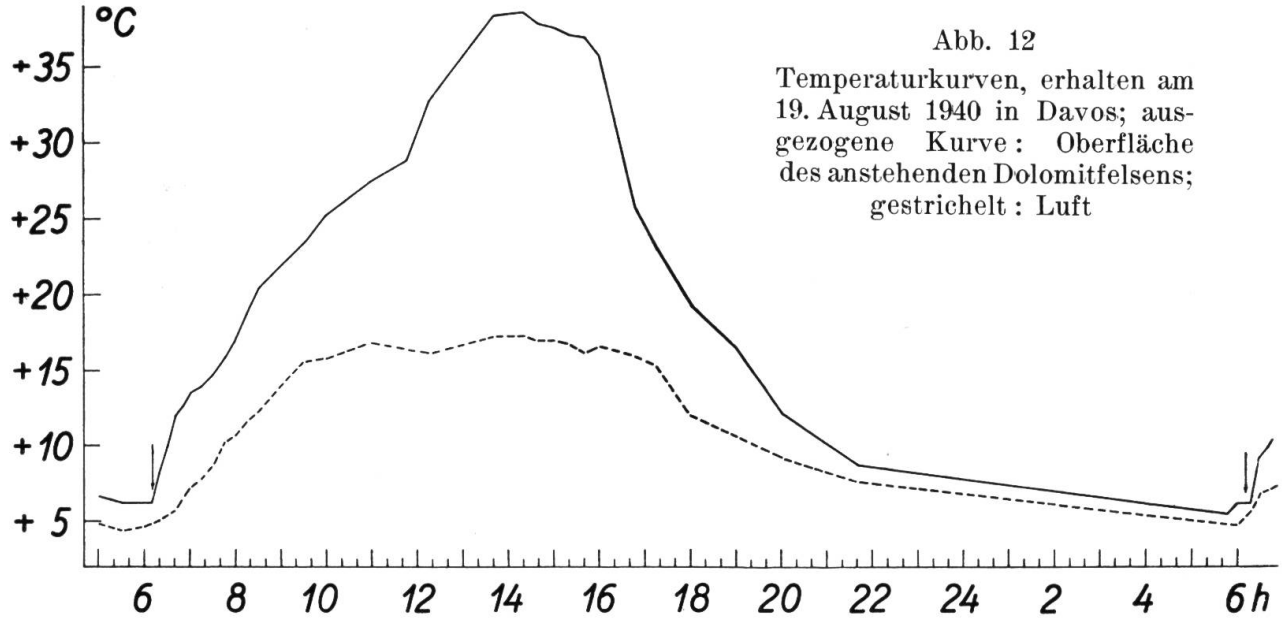


Abb. 12
Temperaturkurven, erhalten am 19. August 1940 in Davos; ausgezogene Kurve: Oberfläche des anstehenden Dolomitfelsens; gestrichelt: Luft

die Temperatur der Gesteinsoberfläche um 1,8° über derjenigen der Luft. Während einer halben Stunde kühlen sich beide noch ab; dann beginnt um 5.30 Uhr die Kurve der Lufttemperatur leicht anzusteigen, während diejenige der Gesteinsoberfläche eine halbe Stunde lang bei +6,2° verharrt. Um 6.10 Uhr fallen die ersten Sonnenstrahlen auf den Fels, und nun nehmen gleichzeitig beide Kurven einen verhältnismäßig raschen Anstieg, der bei der Gesteinstemperatur bis um 14.20 Uhr anhält. Zu dieser Zeit erreicht die Meßstelle mit +38,5° die höchste Temperatur des Untersuchungstages.

Der Erwärmungsvorgang hätte sich höchstwahrscheinlich noch um ein Beträchtliches fortgesetzt, wenn nicht von 10 Uhr an der Himmel sich immer dichter bewölkt hätte. Von 2 Zehnteln Himmelsbedeckung um 10 Uhr erreichte diese ihren höchsten Wert mit 6 Zehnteln um 14.20

Tab. 8 Temperaturgang der Luft und der Oberfläche anstehenden Dolomits am 19./20. August 1940 in Davos (vgl. Abb. 12)

Datum 1940		Dolomit °C	Luft °C	Himmelsbedeckung	Wind
19. Aug.	5^{00}	+ 6,6	+ 4,8	Himmel klar	windstill
	5^{30}	+ **6,2**[1]	+ **4,4**	» »	»
	6^{00}	+ 6,2	+ 4,6	» »	»
	6^{10}	+ 6,2	+ 4,8	6^{10} h Sonnenaufgang	»
	6^{20}	+ 8,2	+ 5,0	Himmel klar	»
	6^{30}	+ 9,8	+ 5,4	» »	»
	6^{40}	+11,9	+ 5,6	» »	»
	6^{50}	+12,7	+ 6,4	» »	»
	7^{00}	+13,5	+ 7,2	» »	»
	7^{15}	+13,9	+ 7,8	» »	»
	7^{30}	+14,7	+ 8,6	» »	»
	7^{45}	+15,9	+10,2	» »	»
	8^{00}	+17,2	+10,6	Luft dunstig	Wind
	8^{15}	+18,8	+11,7	» »	»
	8^{30}	+20,5	+12,2	» »	»
	9^{30}	+23,3	+15,6	» »	»
	10^{00}	+25,2	+15,8	Himmel bewölkt, $^{2}/_{10}$ oft Wolken vor Sonne	» ziemlich stark
	11^{00}	+27,6	+16,9	Himmel bewölkt, $^{3}/_{10}$	» » »
	11^{45}	+28,9	+15,5	» » $^{3}/_{10}$	» » »
	12^{15}	+32,7	+16,2	» » $^{4}/_{10}$	» » »
	13^{40}	+38,3	**+17,3**	» » $^{5}/_{10}$	» » »
	14^{20}	**+38,5**	+17,3	» » $^{6}/_{10}$ oft Wolken vor Sonne	» mittelstark
	14^{40}	+37,8	+17,0	Himmel bewölkt, $^{5}/_{10}$	» »
	15^{00}	+37,5	+17,0	» » $^{4}/_{10}$	» »
	15^{20}	+37,0	+16,8	» » $^{4}/_{10}$	» »
	15^{40}	+36,8	+16,2	» » $^{4}/_{10}$	» »
	16^{00}	+35,6	+16,6	» » $^{4}/_{10}$	» »
	16^{45}	+25,8	+16,0	Meßfläche seit 16^{15} h im Schatten	» »
	17^{15}	+23,0	+15,4	Himmel bewölkt, $^{5}/_{10}$	» »
	18^{00}	+19,3	+12,0	» » $^{5}/_{10}$	» »
	19^{00}	+16,5	+10,6	Himmel klar	» »
	20^{00}	+12,2	+ 9,2	» »	» schwach
	21^{40}	+ 8,8	+ 7,6	Nacht sternenklar	» »
20. Aug.	5^{45}	+ 5,5	+ 4,8	Himmel leicht bewölkt, $^{2}/_{10}$	» »
	6^{00}	+ 6,2	+ 4,8	» » » $^{2}/_{10}$	» »
	6^{10}	+ 6,2	+ 5,4	6^{11} h Sonnenaufgang	» »
	6^{18}	+ 6,2	+ 5,7	Himmel leicht bewölkt, $^{2}/_{10}$	» »
	6^{25}	+ 8,4	+ 6,4	» » » $^{2}/_{10}$	» »
	6^{30}	+ 9,2	+ 6,8	» » » $^{2}/_{10}$	» »
	6^{40}	+ 9,8	+ 7,0	» » » $^{2}/_{10}$	» »
	6^{55}	+11,0	+ 7,4	» » » $^{2}/_{10}$	» »

[1] Die Tagesmaxima und -minima sind fett gedruckt.

Uhr, und zeitweise war die Sonne durch Wolken verdeckt. Ab 14.40 Uhr ging die Wolkenbildung zurück, und um 19 Uhr war der Himmel wieder klar.

Hatte bereits die Himmelsbedeckung eine verringerte Einstrahlung zur Folge, so wirkte überdies der Wind, der schon um 8 Uhr einsetzte und zeitweise, namentlich in der Mittagszeit, eine hohe Geschwindigkeit annahm, temperaturausgleichend. Diese, hinsichtlich der Bewölkung und Windstärke veränderliche Wetterlage findet ihren Ausdruck in den beiden Kurven der Meßreihe, deren Verlauf weniger regelmäßig ist als derjenige der entsprechenden Kurven anderer Meßtage mit stabileren Witterungsbedingungen.

Der starken Luftbewegung ist wohl der flache Verlauf der Temperaturkurve der Luft in der Zeit von 10 bis 17 Uhr zuzuschreiben. Ohne den durch den Wind herbeigeführten raschen Austausch der Luftmassen würde diese Kurve wohl einen wesentlich höheren und stärker ausgeprägten Gipfel erhalten haben.

In ihren absteigenden Ästen gleichen unsere Kurven denjenigen anderer Meßtage, ebenso in ihrem Verlauf während der Nacht vom 19. zum 20. August. Wie am Morgen des ersten, so finden wir auch in der Morgenfrühe des zweiten Meßtages die Temperatur der Gesteinsoberfläche um ein geringes über derjenigen der Luft.

Der Temperaturanstieg des Gesteins betrug am 19. August 32,3°, der Abstieg vom Mittag des 19. zum Morgen des 20. August sogar 33,0°. Dies ist die höchste Tagesschwankung, die unsere Meßreihen im Gebirge zu ermitteln vermochten. Sie dürften aber, wie weiter oben ausgeführt wurde, nicht das Maximum dessen darstellen, was unter optimalen Bedingungen, insbesondere bei windstillem Wetter, erwartet werden kann (Tabelle 8).

gg) *Im Sommer in Zürich*

Der 9. August 1940 ist ein windstiller Strahlungstag. Um 5.40 Uhr zeigen die Luft und die Oberflächen sämtlicher geprüfter Gesteinsarten Temperaturen von 14,5—14,9° (Abb. 13, Tab. 9). Morgentau überzieht die Meßflächen mit einem feinen Film. Nach 8.30 Uhr fallen die ersten Sonnenstrahlen darauf. Bis der Tau weggedunstet ist, bleibt das Gestein während kurzer Zeit um 0,3° (Verrucano) bis 1,4° (weißer Marmor) in seiner Temperatur hinter derjenigen der Luft zurück. Dann aber steigen sämtliche Kurven rasch und kontinuierlich an, am raschesten und am höchsten gehend die Oberfläche des schwarzen Diabas, weniger steil und weit diejenige des Verrucano, des Granits, des Sandsteins und des Kalks, und am langsamsten erwärmt sich die Oberfläche des weißen Marmors, die bei 33,9° ihr Temperaturmaximum zeigt.

Diese verschieden rasche und verschieden starke Erwärmung ist in erster Linie auf die unterschiedliche Farbe der Gesteine zurückzuführen. Doch kommt daneben auch der Oberflächenbeschaffenheit, der Struktur und Textur, dem Wasser- und Luftgehalt und damit der verschiedenen Wärmeleitfähigkeit der einzelnen Gesteinsarten eine ebenso hohe Bedeutung zu.

Während mit 28,0° die Lufttemperatur erst um 16.45 Uhr, also im späten Nachmittag ihren höchsten Punkt erreicht, liegen diese Zeitpunkte höchster Erwärmung bei den Gesteinen früher am Tage, und zwar um so früher, je wärmer sie sind, beim Diabas schon um 14.45 Uhr. Kaum ist dieser Zustand erreicht, so fallen die Kurven alsbald ab, und zwar wiederum um so steiler, je höher ihr Gipfel liegt. So nähern sie sich und liegen kurz vor Mitternacht nur noch um 1,8°, in der Morgenfrühe des nachfolgenden Tages sogar nur noch um 0,8° auseinander.

Während der Dauer von 9—10 Stunden erwärmt sich

der schwarze Diabas	von	+ 14,5°	auf	49,1°,	also	um	34,6°,
der graue Granit	»	+ 14,5°	»	41,4°,	»	»	26,9°,
der rote Verrucano	»	+ 14,9°	»	41,4°,	»	»	26,5°,
der graue Sandstein	»	+ 14,5°	»	40,8°,	»	»	26,3°,
der gelb-graue Kalk	»	+ 14,5°	»	36,2°,	»	»	21,7°,
der weiße Marmor	»	+ 14,5°	»	33,9°,	»	»	19,4°,
die Luft (in 12 Std.)	»	+ 14,6°	»	28,0°,	»	»	13,4°.

Aus dieser Zusammenstellung geht hervor, wie weitgehend verschieden unter völlig einheitlichen Bedingungen des Makroklimas das Mikroklima an der Oberfläche verschiedenen Gesteins hinsichtlich des Temperaturganges sein kann.

In den von uns aufgenommenen, vollständigen Tagesmeßreihen stellt die auf dem Diabas festgestellte Temperatur von +49,1° das Maximum der Erwärmung dar. Drei Tage später zeigte in Einzelmessungen (also außerhalb vollständiger Tagesserien) dieselbe Beobachtungsstelle im frühen Nachmittag sogar 50,9°. Dies ist die absolut höchste Temperatur, die wir in unsern Untersuchungen ermittelten. Berührt man bei dieser Temperatur die Gesteinsoberfläche mit der Hand, so fühlt sie sich « heiß » an, und wer darauf nicht vorbereitet ist, zieht meist erschreckt die Hand zurück. Wenn uns also Bergsteiger erzählen, daß das Gestein oft « sehr heiß » werden könne, so mag es sich dabei um Temperaturen von um 50° herum handeln. Solche dürften aber im Gebirge verhältnismäßig selten vorkommen. Dort wirkt ja der Wind in viel höherem Maße temperaturausgleichend, als dies in unserer Versuchsanlage in Zürich und gar in Davos der Fall war.

Wenn wir während unserer Messungen gelegentlich Kollegen, Studierende, Gärtner usw. durch Auflegen der Hand auf eine « heiße » Gesteinsfläche die Temperatur abschätzen ließen, wurden uns fast immer zu hohe, manchmal sogar wesentlich zu hohe Werte genannt. Bei einer Temperatur der Gesteinsoberfläche von 48° wurden z. B. genannt :

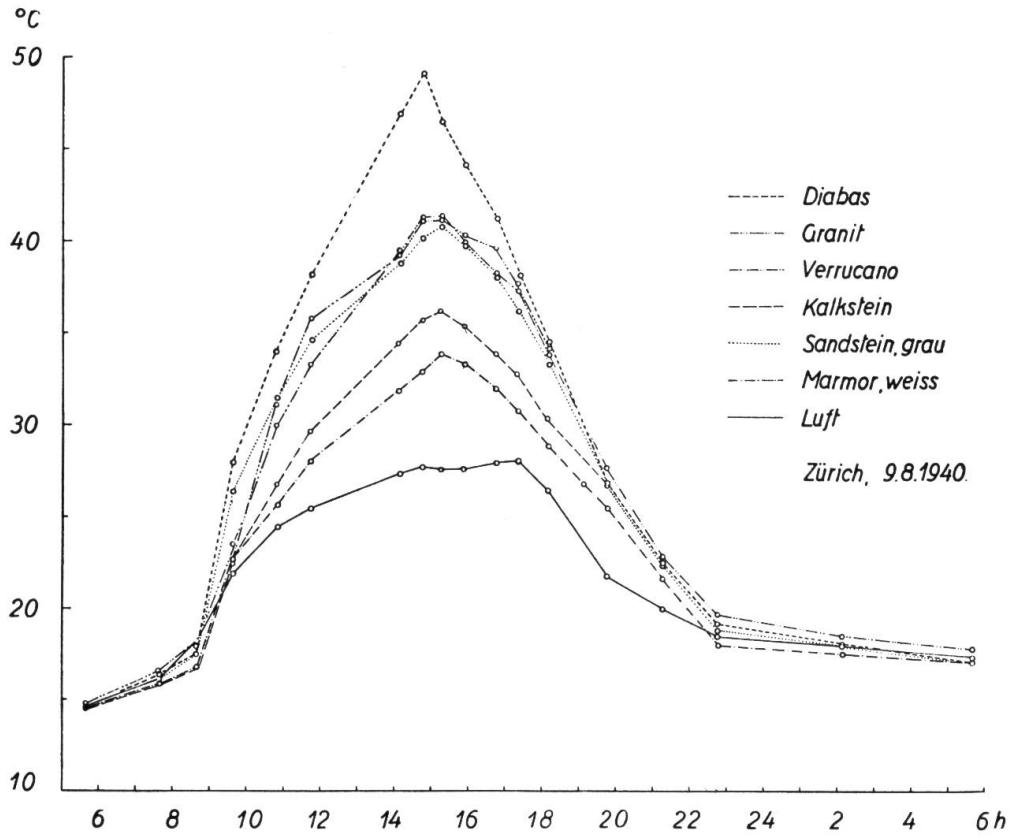


Abb. 13
Temperaturkurven, erhalten am 9. August 1940 an verschiedenen Gesteinen in Zürich

55°, 60°, ja sogar 70°. « Heißes » Gestein oder « heißer » Boden bedeutet für die Leute in unsern Breiten im allgemeinen eher eine Überraschung, und psychologisch ist es darum erklärlich, daß sie in einem solchen Falle die Höhe der Temperatur überschätzen.

Verglichen mit unsern Meßergebnissen scheinen uns auch die in die biologische Literatur eingegangenen Angaben über hohe Gesteinstemperaturen in der Natur eher zu hoch zu sein. 60° oder 70° oder gar noch höhere Werte dürften außerordentlich seltene Ausnahmefälle von Bodentemperaturen darstellen. Vielleicht wird eine Vervollkommnung der Meßtechnik in dieser Hinsicht zu einer Korrektur solcher Temperatur-Höchstwerte führen.

Ähnlich ging es ja auch mit den, Biologen und Physiologen immer etwas überraschenden Höchsttemperaturen von 80°, 90° C und mehr,

unter denen manche Pflanzen, insbesondere Algen und Bakterien, in Thermalgewässern zu leben imstande sein sollten. Die genauen Untersuchungen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition (Ruttner, Thienemann und Feuerborn) 1928/29 zeigten, daß die Temperaturen am wirklichen Wuchsort der betreffenden Algen wesentlich niedriger liegen, und daß « bei höheren Temperaturen als 66° weder Cyanophyceen noch andere Algen gefunden wurden » (Geitler und Ruttner, 1935, S. 682).

Tab. 9 Temperaturgang der Luft und der Oberfläche verschiedener Gesteine am 9. August 1940 in Zürich (vgl. Abb. 13)

1940 9. August	Diabas °C	Verrucano °C	Granit °C	Sandstein °C	Kalk °C	Marmor °C	Luft °C
5^{40}	**+14,5** [1]	**+14,9**	**+14,5**	**+14,5**	**+14,5**	**+14,5**	**+14,6**
7^{40}	+16,3	+16,7	+16,7	+16,3	+16,3	+16,0	+16,2
8^{40}	+17,4	+17,9	+17,4	+17,4	+17,4	+16,8	+18,2
9^{40}	+28,0	+23,5	+27,6	+26,4	+22,7	+22,7	+21,9
10^{50}	+34,0	+30,0	+31,2	+31,5	+26,8	+25,7	+24,5
11^{45}	+38,2	+33,3	+35,8	+34,6	+29,7	+28,1	+25,7
14^{10}	+46,9	+39,5	+39,4	+38,8	+34,5	+31,9	+27,4
14^{45}	**+49,1**	**+41,4**	**+41,4**	+40,2	+35,8	+33,0	+27,8
15^{15}	+46,5	+41,4	+41,4	**+40,8**	**+36,2**	**+33,9**	+27,6
15^{50}	+44,3	+39,8	+40,4	+39,8	+35,4	+33,3	+27,6
16^{45}	+41,2	+38,0	+39,6	+38,0	+33,9	+32,0	**+28,0**
17^{20}	+38,1	+37,3	+37,7	+36,1	+32,8	+30,8	+28,1
18^{10}	+34,5	+33,7	+34,5	+33,3	+31,3	+28,9	+26,5
19^{45}	+26,8	+27,7	+26,8	+26,8	+26,8	+25,5	+21,8
21^{15}	+22,5	+22,9	+22,5	+22,4	+22,5	+21,6	+20,0
22^{45}	+19,2	+19,7	+19,2	+18,8	+19,2	+18,0	+18,5
2^{10}	+18,1	+18,5	+18,0	+18,0	+18,1	+17,8	+18,0
5^{40}	+17,1	+17,9	+17,1	+17,1	+17,1	+17,1	+17,5

[1] Die Tagesmaxima und -minima sind fett gedruckt.

hh) *Höchst- und Tiefstwerte. Der Umfang des Temperaturganges an der Oberfläche des Gesteins und in der über ihr liegenden Luft*

In Tabelle 10 haben wir die in unseren Temperaturmessungen ermittelten Höchstwerte zusammengestellt. In der 1. senkrechten Zahlenreihe finden wir die tiefsten Temperaturen der einzelnen Meßserien eingetragen. Unter ihnen stehen die in Davos an der Gesteinsoberfläche und in der über ihr liegenden Luft gemessenen Werte von —22,5 bzw. —20,2° an erster Stelle. Sie stammen aus einer scharfen Kälteperiode und dürften an der Meßstelle nur selten noch tiefer gehen. Auf der Höhe des Davoser Talbodens oder anderswo in « Kältelöchern » dagegen können wohl gelegentlich noch wesentlich tiefere Temperaturen eintreten.

Die tiefsten in Zürich gemessenen Werte von —11,5° (Diabas) und —9,8° (Luft) dürften nur in ausgesprochenen Kälteperioden und darum nicht jedes Jahr eintreten. Die höchsten Ausgangstemperaturen unserer Meßreihen liegen naturgemäß im Sommer, und zwar in Zürich. Wir stellten sie mit +14,9 (Diabas) und +14,6° (Luft) am 9. August 1940 fest. In Davos sind die entsprechenden Werte +6,2 (Dolomit) und +4,4° (Luft). Auf dem Weißfluhjoch konnten leider in der kalten Jahreszeit keine Meßreihen durchgeführt werden, da alsdann der Serpentinblock, an dem wir im Frühjahr arbeiteten, unter Schneemassen vergraben liegt. Im Sommer aber überraschte uns zweimal, nachdem wir auf dem Weißfluhjoch die Arbeit begonnen hatten, ein Witterungsumschlag. So blieb uns nichts anderes übrig, als jeweils die Apparatur zusammenzupacken und unverrichteter Sache wieder zu Tal zu fahren.

In der zweiten vertikalen Zahlenreihe sind die Unterkühlungswerte unter die Temperatur der Luft, soweit solche festgestellt wurden, eingetragen. Sie liegen innerhalb einer Spanne von 0,3—2,3°, dürften aber unter besonders günstigen Bedingungen der Ausstrahlung wohl noch größere Beträge erreichen.

Die höchsten Gesteinstemperaturen wurden in Zürich festgestellt (siehe 3. Zahlenreihe). Unter den verschiedenen berücksichtigten Gesteinsarten erreichte der schwarze Diabas die Maximaltemperatur von 50,9°. Die übrigen blieben um ein Beträchtliches, der weiße Marmor gar um volle 17,0° hinter dieser Temperatur zurück.

In ihrer Fähigkeit, Strahlungsenergie zu absorbieren und dadurch die Temperatur ihrer Oberfläche über diejenige der Luft zu erhöhen, zeigen die einzelnen Gesteinsarten wesentliche Unterschiede (siehe 4. Zahlenreihe). Am weitesten geht in dieser Hinsicht die nach E exponierte Steilwand des Serpentinblocks auf dem Weißfluhjoch. Mit +14,3° steht sie um 23,7° über der Temperatur der Luft, die zu gleicher Zeit —16,0° zeigt. Annähernd so hohe Werte erreichte auch die nach S geneigte Scheitelfläche desselben Meßblocks mit 19,4° am 12. und mit 18,5° am 14. April 1941. Am 19. August 1940 erwärmte sich der im Guggerbachtobel bei Davos anstehende Dolomit um 21,2° über die an jenem Tage festgestellte Höchsttemperatur der Luft. Aber auch in unserer Meßanlage in Zürich wurden hohe Werte festgestellt, so am 9. August 1940 auf dem Diabas mit 21,2°. Die übrigen Meßgesteine blieben um nennenswerte Beträge hinter diesem Wert zurück.

Von besonderer Bedeutung für die Biologie der Lithophyten sind nun die in der 5. Zahlenreihe unserer Tabelle eingetragenen Werte der größten Tagesschwankungen der Temperatur. Für die Luft liegen sie zwischen 4,1° (Weißfluhjoch, 2700 m ü. M.) und 20,2° (in Zürich). Daß der erstgenannte Wert die höchstgelegene Meßstation im Gebirge be-

Tab. 10 Übersichtliche Zusammenstellung der in unseren Untersuchungen ermittelten Extremwerte des Temperaturganges an der Oberfläche verschiedener Gesteine und in verschiedenen Höhenlagen.

		Tag der Untersuchung	Tiefste Temperatur	Stärkste Unterkühlung unter die Temperatur der Luft	Höchste Temperatur	Höchste Erwärmung über die Temperatur der Luft	Größte Tagesschwankung	Jahresschwankung der Temperatur
	Winter							
in Zürich	Luft	12. 1. 1941	— 9,8		— 2,0		7,8	37,8
	Sandstein	12. 1. 1941	—11,0	1,2				51,8
	Diabas	12. 1. 1941	—11,5	1,7	+ 4,5	6,5	16,0	62,4
	Granit	12. 1. 1941	—10,6	0,8				52,0
	weißer Marmor	12. 1. 1941	—10,8	1,0				44,7
	Kalk	12. 1. 1941	—10,8	1,0				47,0
	Verrucano	12. 1. 1941	—10,2	0,4				51,6
in Davos	Luft	30. 12. 1939	—20,2		—13,2		7,0	37,5
	Diabas, senkrechte Wand	30. 12. 1939	—22,5	2,3	+ 0,8	14,0	23,3	
	Frühjahr							
in Zürich	Luft	1./2. 4. 1940	— 0,7		+19,5		20,2	
		15. 3. 1940	— 2,0		+10,0		12,0	
	Sandstein	1./2. 4. 1940	— 0,6		+29,4	9,9	30,0	
		15. 3. 1940	— 1,6		+23,5	13,5	25,1	
	Diabas	1./2. 4. 1940	— 0,6		+38,5	19,0	39,1	
		15. 3. 1940	— 1,6		+28,1	18,1	29,7	
	Granit	1./2. 4. 1940	— 0,6		+30,2	10,7	30,8	
		15. 3. 1940	— 2,0		+23,0	13,0	25,0	

	weißer Marmor	1./2. 4. 1940	— 0,6		+26,3	6,8	26,9
		15. 3. 1940	— 2,0		+21,7	11,7	23,7
	Kalk	1./2. 4. 1940	— 0,6		+28,8	9,3	29,4
		15. 3. 1940					
	Verrucano	1./2. 4. 1940	— 0,6		+32,0	12,5	32,6
		15. 3. 1940	— 2,0		+25,4	15,4	
in Davos	Luft	22. 3. 1940	— 2,3		+ 9,5		11,7
	Dolomit, S-exp., geneigte Fläche	22. 3. 1940	— 2,5	0,3	+25,0	15,5	27,5
		12. 4. 1941	—13,5		— 9,4		4,1
Weißfluhjoch	Luft	13./14. 4. 1941	— 4,8		+ 1,0		5,8
	Serpentin, nach S geneigte Scheitelfl. . . .	12. 4. 1941	—16,0	2,5	+10,0	19,4	26,0
		13./14. 4. 1941	— 6,0	1,2	+19,5	18,5	25,5
	E-exp. Stirnfläche . . .	12. 4. 1941	—16,0	2,5	+14,3	23,7	30,3
		13./14. 4. 1941	— 6,0	1,2	+16,8	15,8	22,8
	W-exp. Stirnfläche . .	12. 4. 1941	—16,0	2,5	— 3,4	6,0	12,6
		13./14. 4. 1941	— 6,0	1,2	+13,8	12,8	19,8
	Sommer						
in Zürich	Luft	9. 8. 1940	+14,6		+28,0		13,4
	Sandstein	9. 8. 1940	+14,5		+40,8	12,8	26,3
	Diabas	9. 8. 1940	+14,5		+49,1	21,2	34,6
		12. 8. 1940			+50,9		
	Granit	9. 8. 1940	+14,5		+41,4	13,4	26,9
	weißer Marmor	9. 8. 1940	+14,5		+33,9	5,9	19,4
	Kalk	9. 8. 1940	+14,5		+36,2	8,2	21,7
	Verrucano	9. 8. 1940	+14,9		+41,4	13,4	26,5
in Davos	Luft	19. 8. 1940	+ 4,4		+17,3		12,9
	Dolomit	19. 8. 1940	+ 6,2		+38,5	21,2	32,3

trifft, der zweite die tiefstgelegene, ist nicht verwunderlich. Die Abnahme der Tagesschwankung mit zunehmender Meereshöhe kennen wir ja schon aus der allgemeinen Klimalehre, und für die bodennahe Luftschicht ist diese Tatsache ebenfalls erwiesen.

Wesentlich und auffallend höhere Werte liefern uns in dieser Hinsicht alle unsere Gesteinsoberflächen. Die bei ihnen festgestellten maximalen täglichen Temperaturschwankungen liegen zwischen 12,6° (W-exponierte Steilwand des Serpentinblocks auf dem Weißfluhjoch) und 39,1° (Diabas am 2. April in Zürich). Die übrigen zwischen diesen Extremen liegenden Werte reihen sich näher an den höchsten unter ihnen als an den niedrigsten Wert an. Während nämlich nur ihrer 2 unter demjenigen von 20° liegen, sind es deren 7, die über dem Wert von 30° stehen.

Die Feststellung der Jahresschwankung der Temperatur (siehe 6. Zahlenreihe) hat nur einen Sinn für die einzelnen Orte der Untersuchungen. Standorte von Lithophyten sind ja auch an bestimmte Gegenden gebunden, an Zürich oder Davos, oder Weißfluhjoch usw. Soweit dies auf Grund unserer Untersuchungen möglich war, haben wir auch diesen Wert in unsere Tabelle (letzte Zahlenreihe) eingetragen.

Die Jahresschwankung erreicht für die Meßstelle in Zürich folgende Beträge: Luft 37,8°. Für Davos ermittelten wir beinahe denselben Wert: 37,5°. Wiederum ist es unter den verschiedenen Gesteinen der Diabas, der an der Spitze steht. An seiner Oberfläche unterliegt die Temperatur innerhalb eines Jahres einer Schwankung von 62,4°; dann folgen: Granit mit 52,0°, Sandstein mit 51,8°, Verrucano 51,6°, Kalkstein 47,0° und schließlich der weiße Marmor mit 44,7°, dessen Fähigkeit, die Strahlungsenergie in sich aufzunehmen, dank seiner hellen Farbe im Vergleich zu allen andern Gesteinen am geringsten ist.

Den im vorstehenden Kapitel genannten Temperaturen und Temperaturschwankungen ist die epilithische Vegetation, insbesondere diejenige der Algen und Flechten in der Ebene und im Gebirge ausgesetzt, und zwar nicht nur gelegentlich, sondern in einem immer wiederkehrenden Wechsel Jahr für Jahr. Daraus geht hervor, daß sie hinsichtlich des Temperaturganges an der Gesteinsoberfläche einem außerordentlich harten, extremen Klima ausgesetzt ist.

Damit ist auch schon gesagt, daß die Auslese der Organismen, die einen solchen Wuchsort zu besiedeln vermögen, sehr scharf sein muß, daß also nur eine ganz bestimmte biologische Gruppe von Pflanzen auf und in der Gesteinsoberfläche zu leben imstande sein wird; es kann sich dabei nur um solche Organismen handeln, die Temperaturen und Temperaturunterschiede im genannten Bereiche und Ausmaße zu ertragen vermögen, also ausgesprochen eurytherme Formen, unter denen in erster Linie Cyanophyceen erwartet werden dürfen.

ii) *Das Strahlungsklima und die Bedeutung der Hanglage*

In unseren Temperaturmessungen auf dem Weißfluhjoch vom 12. bis zum 14. April 1941 treten, hinsichtlich des Temperaturganges, die großen Unterschiede im Hangklima auf kleinem Raum deutlich in Erscheinung. Sie sind die Folge der zeitlich und in ihrer Tages- bzw. Jahressumme verschiedenen Strahlungsenergien, die auf unterschiedlich exponierten Oberflächen des in die Untersuchung einbezogenen Gesteinsblocks auffallen, bzw. von denselben absorbiert werden. Die festgestellten Temperaturen vermitteln uns auf indirektem Wege ein Bild vom Strahlungsklima, dem ein am Berghang frei liegender Felsblock von ungefähr der Form eines Würfels ausgesetzt ist. Solche Unterschiede zeigen sich am Gesteinssplitter, am Felskopf, am Felszahn und am Berg. Immer ist das Standortsklima der dort vorhandenen Vegetation in sehr weitgehendem Maße von der Hanglage, und zwar ebensowohl von der Hangneigung als auch von der Hangrichtung abhängig.

Auf einer horizontalen Fläche steht jeder Punkt, gleichgültig ob er im Süden, Osten, Norden oder Westen derselben liege, unter demselben Strahlungsgenuß. Die Lage des Meßpunktes spielt also keine Rolle. Anders liegen die Verhältnisse auf einer geneigten Fläche, einem Hang, der entsprechend seiner Neigung und Richtung gegenüber der Horizontalfläche bald begünstigt, bald benachteiligt ist. Während für den Wärmegewinn durch direkte Sonnenstrahlung Neigung und Richtung des Hanges maßgebend sind, ist für das diffuse Licht, die Himmelsstrahlung, die Hangrichtung von geringerem Belang. Bei trübem Wetter ist die Strahlung für alle Hangrichtungen praktisch gleich; ihre Intensität ändert nur mit der Hangneigung, und zwar mit dem cos-Wert des Einfallswinkels. Um so größere Bedeutung erlangt die Hangrichtung bei wolkenlosem Himmel. Je geringer der Anteil der diffusen Strahlung an der Gesamtstrahlung ist, um so größer werden im Lichtklima die Unterschiede der verschiedenen Hanglagen.

Bei solchen Vergleichen ist die geographische Breite ausschlaggebend. In den Tropen z. B., d. h. in denjenigen Gebieten, wo die Sonne im Zenit steht, spielt die Hangrichtung, besonders in der Mittagszeit, eine untergeordnete Rolle. Ähnlich verhält es sich in großen Breiten, wo der Anteil der direkten Sonnenstrahlung gegenüber der diffusen Strahlung gering ist. Es ist darum zu erwarten, daß der Hangrichtung eine ganz besondere Bedeutung zukommen muß in mittleren Breiten, innerhalb deren ja auch unser Untersuchungsgebiet liegt, und hier ganz besonders im Gebirge, wo mit zunehmender Meereshöhe die Temperatur ab-, die Strahlungsintensität aber gleichzeitig zunimmt. Das heißt also, daß kaum irgendwo auf der Erde die Hangrichtung, also die Expo-

sition, für die Vegetationsverhältnisse eine so große Rolle spielt wie in unserm Untersuchungsgebiet.

« In den Alpen sind Nord- und Südhang zwei grundverschiedene Standorte für alles, was lebt und auf die Sonne angewiesen ist. Während zur selben Frühjahrszeit am schneebedeckten Nordhang alles noch tot ist, blühen am Südhang zwischen dem abschmelzenden Schnee ja oft noch unter der Schneedecke schon die ersten Blumen. Es ist darum kein Wunder, daß man im Gebirge frühzeitig auf die hangklimatischen Unterschiede aufmerksam wurde und sie dort zuerst untersuchte. » (G e i g e r , l. c. S. 205.)

Wir kennen die Größe der Strahlungsenergien nicht, die die einzelnen Wuchsorte der von uns bearbeiteten Algen kennzeichnen. So wenig uns die von den meteorologischen Stationen für das Großklima einer Gegend ermittelten Daten des Temperaturganges und der Feuchtigkeit Auskunft zu geben vermögen über die wirklichen Verhältnisse am Wuchsort, z. B. einer Kartoffelpflanzung, eines Rebberges usw., so wenig vermögen die bisher durchgeführten Messungen uns zu orientieren über die Strahlungsverhältnisse an bestimmten Algenwuchsstellen des nackten Gesteins.

Das Lichtklima eines Ortes hängt ja von einer großen Zahl von Faktoren ab. Es sind dies in erster Linie : seine geographische Lage (insbesondere die Breite), die Höhe über Meer, seine Ausdehnung auf horizontaler, geneigter oder senkrechter Fläche, die Orientierung derselben nach den Himmelsrichtungen, offene Lage oder Lage z. B. am Grunde einer Talschlucht, Gestaltung der nächsten Umgebung (Beschattung durch Baum- und Strauchwerk oder durch Graswuchs) und schließlich die Feingestaltung der Oberfläche des Substrats. Die Gesteinsoberfläche ist ja im allgemeinen nicht eine glatte Fläche, sondern sie erweist sich, unter der Lupe betrachtet, als ein Relief mit Vertiefungen und Erhöhungen im kleinen bis kleinsten Ausmaß. Wäre also das Lichtklima der Felsoberfläche im ganzen bekannt, so spielte erst noch die Verteilung von Licht und Schatten am engstbegrenzten Mikro-Standort eine ausschlaggebende Rolle.

Das Lichtklima in dieser Weise für Kleinstandorte bis in die Einzelheiten zu ermitteln, vermag man noch in keinem Lande. Wir müssen uns also damit begnügen, zunächst einmal uns Rechenschaft zu verschaffen über die Strahlungsverhältnisse im Gebiete unserer Untersuchungen oder einzelner Beobachtungspunkte innerhalb desselben und zu versuchen, die dort gemachten Feststellungen so weitgehend als möglich für die einzelnen Wuchsorte sinngemäß anzuwenden. Dabei werden wir aber bald erkennen, daß auch diese Möglichkeiten beschränkt sind,

und als Biologe, der mit den Lebensbedingungen von Kleinpflanzen am Mikro-Standort dauernd zu tun hat, pflichten wir W. Kaempfert (1942) herzhaft bei, wenn er (S. 28) sagt: « Für alle genannten und zahlreiche weitere Anwendungsbereiche wäre die Herausgabe eines umfassenden Tabellenwerks von Nutzen, das Einzelwerte und Strahlungssummen über bestimmte Zeitabschnitte für sämtliche mittleren Breiten, alle Zeiten des Jahres, jede Hanglage und verschiedene Trübungszustände der Luft enthielte. Hier müßten sich auch Angaben über die Größenordnung der unter gegebenen Bedingungen möglichen Stärke von diffuser und reflektierter Strahlung sowie Hinweise auf die Abwandlung der Werte bei gekrümmten Flächen finden lassen. Schließlich käme noch eine Unterteilung in verschiedene Spektralbereiche in Frage. » Als Botaniker in einem Lande mit geringer horizontaler, aber um so größerer vertikaler Ausdehnung möchten wir ein solches Werk gerne ausgedehnt wissen auf alle für den Biologen interessanten Höhenlagen.

Was das Gebiet der Schweiz anbetrifft, so liegen wertvolle Strahlungsmessungen vor, die uns helfen können, wenigstens die Bedeutung der Hanglage lichtklimatisch zu werten. Diese betreffen aber beinahe ausschließlich das Hochgebirge, in erster Linie die Höhenorte Davos (Dorno, 1911) und Arosa (Götz, 1926), also Stationen auf 1560, bzw. 1800 m ü. M. Aber es fehlt vorläufig an einer diesbezüglichen Bearbeitung für verschiedene Landesgegenden und Höhenlagen, aus der wir die speziellen Verhältnisse für den einzelnen Wuchsort unserer Algen ableiten könnten.

Mörikofer [a) 1932, b) 1933] weist mit Nachdruck auf die Notwendigkeit hin, systematisch durchgeführte Strahlungsmessungen auch auf das tiefer gelegene Land auszudehnen und dabei neben der bisher beinahe ausschließlich berücksichtigten direkten Sonnenstrahlung, der Totalstrahlung, auch die diffuse Himmelsstrahlung in den Aufgabenkreis der Strahlungsforschung einzubeziehen, um dadurch allmählich ein Bild zu bekommen vom täglichen, jahreszeitlichen und jährlichen Gang der Gesamtstrahlung auf verschiedenen Höhenstufen.

Für Finnland liegt dank den Berechnungen von Lunelund [a) 1925, b) 1927 und c) 1939] eine derartige, einigermaßen ins einzelne gehende Bearbeitung vor. Dieser Autor ermittelte auf Grund der in den finnischen meteorologischen Stationen aufgenommenen Strahlungsmessungen die durch direkte Sonnenstrahlung für verschieden orientierte und verschieden geneigte Flächen charakteristischen täglichen, monatlichen und jährlichen Wärmesummen, und dies für jeden zweiten Breitengrad seines Landes (60—70° n. Br.). Neuerdings (Lunelund, 1939) wurden entsprechende Berechnungen auch für die Himmelsstrahlung durchgeführt. Auf Grund dieser Tabellen läßt sich für jede Gegend Finn-

lands, für jede irgendwie orientierte und geneigte Fläche (Horizontalfläche, geneigter Hang oder Steilwand) und für jeden Zeitpunkt das Lichtklima eines Ortes in seinen Hauptzügen ermitteln.

Für das kleinhügelige Finnland, dessen sämtliche klimatischen Beobachtungsstationen in Höhen von 0 bis höchstens 220 m ü. M. gelegen sind, war diese Aufgabe wohl etwas einfacher als für das Gebirgsland der Schweiz, in dem unser Untersuchungsgebiet Höhenlagen von 250 bis 4000 m ü. M. umfaßt.

Im folgenden möchten wir versuchen, aus den diesbezüglichen Mitteilungen von Dorno für Davos, von Götz für Arosa, von Mörikofer für Davos und Basel und von ausländischen Autoren, insbesondere von Lunelund (Finnland) und Schubert (Potsdam), soviel herauszuholen, als für das Verständnis des Lichtklimas unserer Algenstandorte möglich ist. Dabei betrachten wir zunächst nur die Strahlung der Sonne. Die diffuse Himmelsstrahlung vermögen wir leider nicht zu erfassen, da hierüber nicht genügende Unterlagen vorhanden sind. Es sei aber mit Mörikofer (1932, S. 27) betont, daß sie für den ganzen Naturhaushalt ein klimatischer und biologischer Faktor von nicht zu unterschätzender Bedeutung ist. Wie die direkte Sonnenstrahlung bringt sie uns Wärme, sichtbares und ultraviolettes Licht. Was ihre Wärmewirkung anbetrifft, so ist sie bei klarem Himmel gegenüber der Sonnenstrahlung gering. Sie erwärmt aber auch bei bedecktem Himmel, also Tag für Tag, die Erde und die Vegetation und erlangt durch diese viel größere Strahlungsdauer eine Bedeutung, die derjenigen der Sonnenstrahlung mindestens gleichkommt.

Unter den für das Gebiet der Schweiz veröffentlichten Ergebnissen der Strahlungsmessungen verwenden wir in erster Linie diejenigen von Arosa (Götz, 1926). Sie sind neueren Datums als die veröffentlichten Ergebnisse der Messungen von Davos (Dorno, 1911) und für unsere speziellen Belange auch etwas ausführlicher. Im allgemeinen aber haben die für Arosa angegebenen Werte in weitgehendem Maße auch für Davos und sämtliche ähnlich gelegenen Orte in den Tälern des rätischen Hochgebirges Geltung.

Zunächst interessieren uns die Strahlungssummen des Jahres, und zwar berücksichtigen wir die diesbezüglichen Werte sowohl für die Horizontalfläche als auch für Hänge verschiedener Neigung und für Steilwände, die in den vier Haupt-Himmelsrichtungen exponiert sind.

Die auf die horizontale Fläche im Laufe eines Jahres auffallende Wärmemenge beträgt für die Täler des Bündner Hochgebirges rund 80 kgcal/cm². Sie ist nicht geringer für die Südschweiz, also das Gebiet des Tessins (Untersuchungen von Süring in Agra bei Lugano, 555 m ü. M.). In diesem tiefer gelegenen Landesteil kompensiert die offenere

Tab. 11 Tägliche Wärmesummen (gcal/cm²) der Flächen eines Würfels sowie verschieden geneigter Süd- und Nordhänge in Arosa bei durchschnittlicher Sonnenscheindauer. Nach *F. W. P. Götz* (1926).

	Ost-wand	West-wand	Süd-wand	Südhang					Horiz. Ebene	Nordhang					Nord-wand	Maximum	
			90°	75°	60°	45°	30°	15°	0°	— 15°	— 30°	— 45°	— 60°	— 75°	— 90°		α°
15. Januar .	55	46	242	257	254	233	197	147	87	22						258	68°
15. Februar	88	85	300	239	338	324	290	231	159	77	1					339	62°
15. März .	119	112	268	318	346	357	331	290	226	151	63					370	56°
15. April .	142	121	183	248	296	324	330	314	277	220	149	67	8	2	1	333	34°
15. Mai . .	148	106	107	172	226	267	291	295	279	249	194	130	56	21	11	297	21°
15. Juni . .	157	109	86	154	217	266	300	314	306	280	233	171	96	38	20	315	13°
15. Juli . .	178	129	112	191	262	316	352	364	350	315	257	182	95	36	20	364	15°
15. August .	183	154	183	267	335	378	399	392	358	301	222	129	35	13	6	400	26°
15. September	137	128	250	312	353	367	359	325	289	197	110	15				367	45°
15. Oktober	90	90	270	302	322	316	288	240	176	101	19					323	56°
15. November	65	63	273	292	293	273	234	179	112	38						296	67°
15. Dezember	48	35	221	238	233	210	177	130	73	13						240	71°
Jahr . . .	43,000	35,900	75,800	93,500	106,100	110,700	107,900	98,000	**82,000**	59,900	38,200	21,300	8,900	3,400	1,700	110,700	45°

Lage, d. h. die längere Sonnenscheindauer, die geringere Strahlungsintensität der Sonne. Diese Werte stehen hoch über denjenigen vieler, namentlich tiefer gelegener Meßstationen. So ist z. B. Warschau mit nur 51, Potsdam mit 53 und Karlsruhe mit 55 kgcal/cm² ausgewiesen. Aber auch Beobachtungsstationen unter geringerer Breite stehen in ihren Strahlungssummen hinter Davos und Arosa zurück, so z. B. Montpellier, dessen jährliche Strahlungsmenge rund 72 kgcal ausmacht. Meßorte im Gebirge, deren Lage noch offener ist als diejenige von Davos und Arosa, also Orte mit größerer Sonnenscheindauer, würden zweifellos noch weit bedeutendere Wärmesummen an den Tag legen.

Im allgemeinen dürfte der geographischen Breite als variablem Faktor des Strahlungsklimas nur geringe Bedeutung zukommen, ganz besonders innerhalb der Schweiz, deren gesamte Ausdehnung sich über weniger als zwei Breitengrade erstreckt. Dagegen fällt die Höhenlage um so stärker ins Gewicht. Dabei ist zu erwarten, daß die Strahlungsintensität mit zunehmender Meereshöhe zunimmt. Die die Sonnenstrahlung schwächenden Einflüsse kommen ja um so stärker zur Geltung, je länger der Weg ist, den ein Strahl in der Atmosphäre zurücklegen muß, je dichter die Luft und je reicher sie an absorbierenden Medien (Staub, Dunst, Wasserdampf) ist. Die Strahlung ist deshalb morgens und abends schwächer als mittags, im Winter schwächer als im Sommer und im Tiefland schwächer als im Hochgebirge.

Über die Zunahme der Strahlungsintensität mit der Meereshöhe konnte M ö r i k o f e r bereits wertvolle orientierende Angaben machen. Aus ihnen geht hervor, daß beim Aufstieg aus der schweizerischen Niederung (300 m) in die Höhe von 1600 bis 1800 m die Totalstrahlung der Sonne im Sommer und Herbst um 15 % (bei hohen Sonnenständen) bis 35 % (bei niederen Sonnenständen), im Winter und Frühjahr aber um 40—70 % zunimmt. Durchschnittlich wächst die Intensität je 100 m Steigung um 2—4 %, oberhalb 1600 m nur noch um 1 %. Wesentlich stärker ausgeprägt sind die Unterschiede bei der ultravioletten Strahlung, auf die wir aber nicht näher eintreten möchten, weil wir ihre spezifische Wirkung auf die von uns untersuchten Algen ja nicht kennen. Die Niederung hat aber nicht nur geringere Strahlungsintensitäten, sondern auch eine viel größere Tagesschwankung als das Hochgebirge.

In welchem Verhältnis steht nun der Lichtgenuß verschieden orientierter und verschieden geneigter Hänge zu demjenigen der Horizontalfläche? Vergleichen wir, unter Berücksichtigung der wirklichen Verhältnisse der Himmelsbedeckung, in Arosa den Lichtgenuß der nach den Haupt-Himmelsrichtungen exponierten Steilwände, so sehen wir (G ö t z , 1926, S. 39), daß unter ihnen die Südwand mit 75 800 gcal/cm² jähr-

licher Wärmesumme an erster Stelle steht. Ihr folgt mit 43 000 Einheiten die Ostwand, mit dem Wert von 35 900 die Westwand und mit nur 1700 Einheiten die Nordwand. Diese empfängt rund 45mal weniger Strahlung als die Südwand. Alle Steilwände aber, selbst die warme Südwand, stehen in ihrer jährlichen Wärmesumme ungünstiger als die Horizontalfläche, die mit einer Jahressumme von 82 000 gcal/cm² rund 8 % über dem entsprechenden Wert der Südwand steht. Sie empfängt rund 48mal mehr Wärme als die Nordwand.

Wir haben die von Götz (l. c. S. 39) angegebenen Zahlenwerte zwecks besserer Anschaulichkeit graphisch dargestellt (Abb. 14). Aus

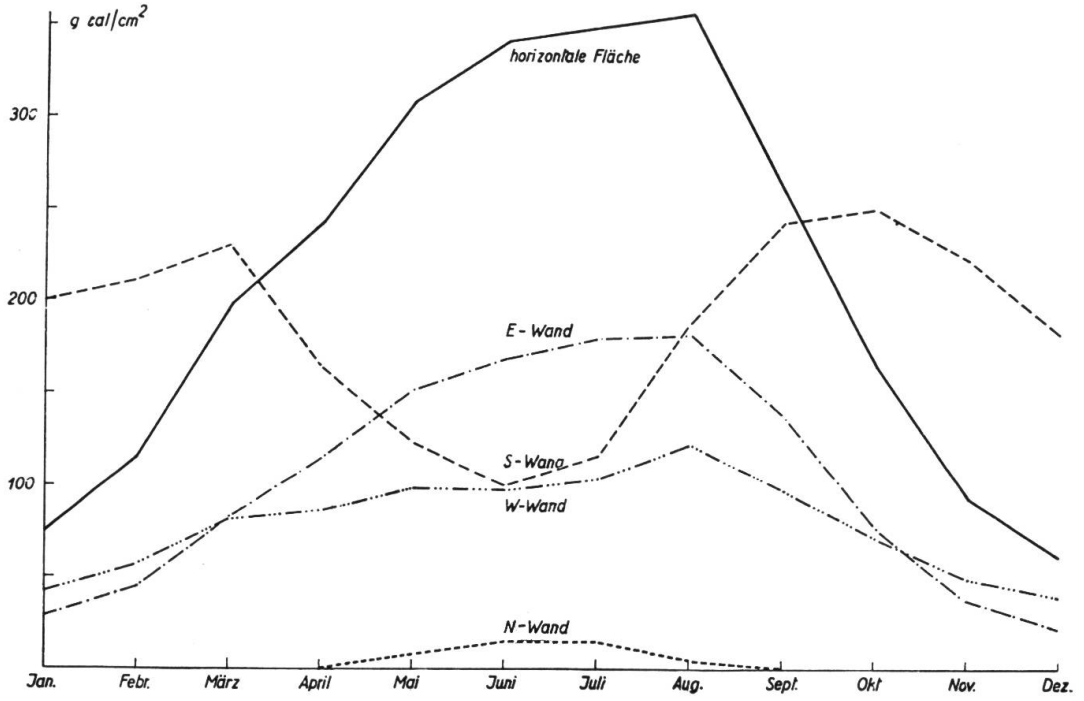


Abb. 14

Tägliche Wärmesummen der Sonnenstrahlung, jeweils am 15. des Monats auf eine horizontale Fläche und verschieden exponierte senkrechte Wände. Nach F. W. P. Götz (1926)

dem Größenverhältnis der zwischen Abszisse und Ordinate eingeschlossenen Flächen läßt sich der verschiedene Genuß an Strahlungsenergie erkennen.

Aus Abbildung 14 geht besonders anschaulich die Verteilung des Strahlungsgenusses der verschieden orientierten Flächen während der verschiedenen Jahreszeiten hervor. Mit Ausnahme der Südwand zeigen alle in Abbildung 14 berücksichtigten Flächen ihre größten Strahlungswerte während und gegen Ende des Sommers. Die Südwand dagegen weist in der warmen Jahreszeit ein ausgesprochenes und lange andauerndes Minimum auf, im Frühjahr und, besonders deutlich, im Herbst

dagegen je ein Maximum. Sie ist also im Sommer kälter als die Ost- und nur um ein ganz Geringes wärmer als die Westwand; während aller übrigen Jahreszeiten aber ist sie die wärmste.

Günstiger als die Steilwände liegen im allgemeinen mehr oder weniger geneigte Hänge. Unter ihnen sind es erwartungsgemäß die nach Süden exponierten Flächen, die mit den größten Strahlungssummen ausgewiesen sind.

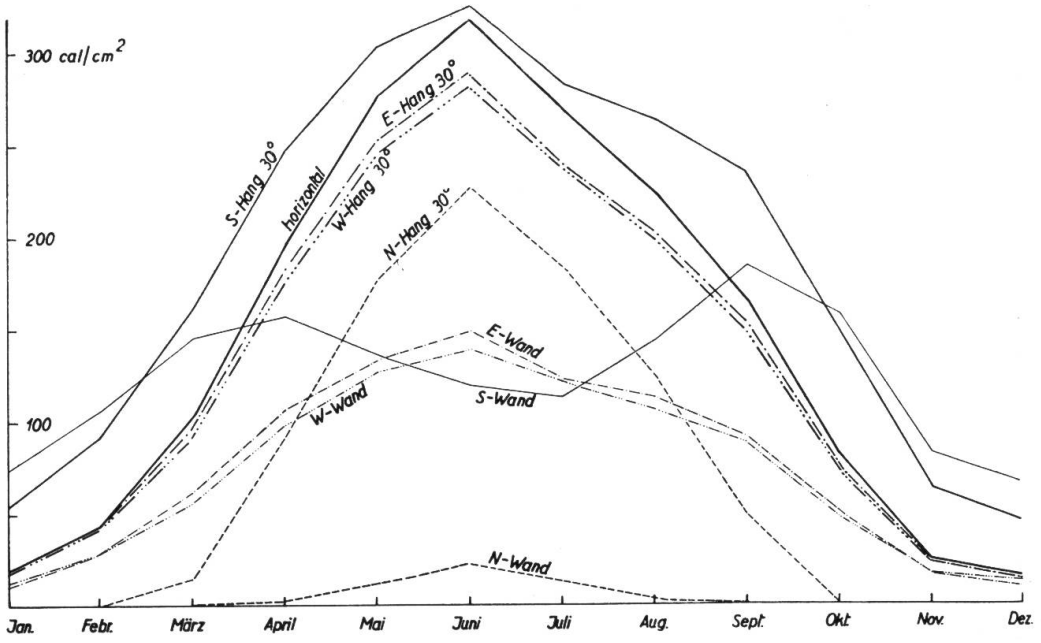


Abb. 15
Tägliche Wärmesummen der Sonnenstrahlung, jeweils am 15. des Monats auf eine horizontale Fläche und verschieden exponierte senkrechte Wände und geneigte Hänge in Potsdam. Nach J. Schubert (1928)

In Abb. 16 haben wir die von Götz gelieferten Werte für verschiedene Neigungswinkel des Südhanges sowie der horizontalen Fläche graphisch dargestellt. Die Kurven verschiedener Hangneigung zeigen darin einen weitgehend unter sich ähnlichen Verlauf. Sie weisen alle das sommerliche Minimum und die beiden Maxima im Frühjahr und im Herbst auf. Es springt aber weiterhin in die Augen, daß die Wärmesumme mit zunehmender Hangneigung zunächst ansteigt, bei 45° ein Maximum erreicht und bei noch größeren Neigungswinkeln wiederum regelmäßig abnimmt. Ähnliche Verhältnisse zeigt Abb. 17 für verschiedene Neigung des Nordhanges. Darin aber liegt ein wesentlicher Unterschied, daß seine jährliche Wärmesumme mit zunehmendem Neigungswinkel fortlaufend abnimmt, bis, ausgehend von einem Strahlungswert von 82 000 gcal/cm² auf der horizontalen Fläche, der minimale entsprechende Wert von 1700 Einheiten auf der senkrechten Nordwand erreicht ist.

Erweist sich der um 45° geneigte Südhang in seiner jährlichen Wärmesumme als der unter allen Hangrichtungen und -neigungen am meisten begünstigte, so wechselt im Laufe der Jahreszeiten die für die dannzumaligen Strahlungsverhältnisse günstigste Hangneigung. Die-

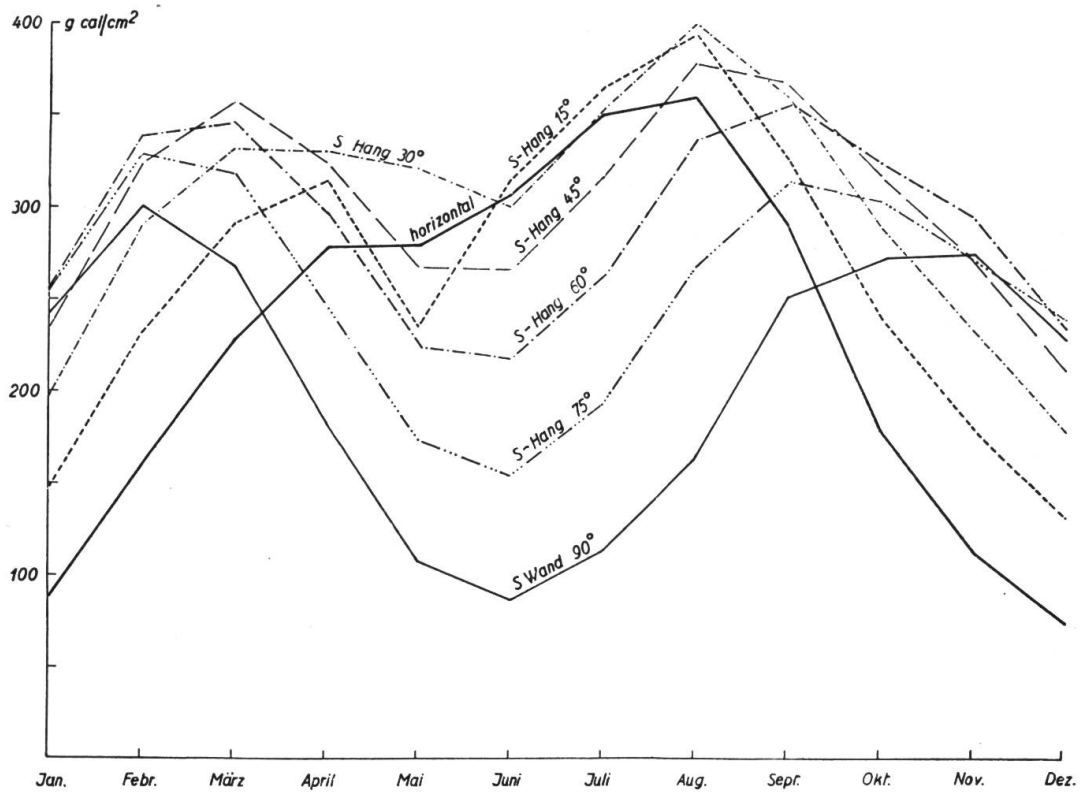


Abb. 16
Tägliche Wärmesummen der Sonnenstrahlung, jeweils am 15. des Monats auf eine horizontale Fläche und verschieden geneigte Südhänge in Arosa. Nach F. W. P. G ö t z (1926)

jenige von 45° steht zwar auch an der ersten Stelle für den Monat September. Doch kann die für sie gültige mittlere tägliche Wärmesumme (367 gcal/cm²) in andern Monaten mit anderen günstigsten Hangneigungen noch übertroffen werden. Im August z. B. weist der um 26° geneigte Südhang den für mittlere tägliche Wärmesummen höchsten Betrag von 400 Einheiten auf. Die günstigste Hangneigung wechselt also von Monat zu Monat, und zwar lehrt uns die diesbezügliche Zusammenstellung von G ö t z (Tab. 30, S. 39), daß in der ersten Jahreshälfte (Januar bis Juni) der günstigste Neigungswinkel von 68 bis auf 13° absinkt, während er von Juli bis Dezember in ungefähr derselben Weise wieder ansteigt. Wir haben diese Verhältnisse in Abb. 18 anschaulich dargestellt.

Die für Arosa gefundene günstigste Hanglage (Südhang 45°) hat auch für Finnland Geltung. Ist ihr Wärmegenuß aber in Arosa 65mal größer als derjenige der ungünstigsten Hanglage, also der senkrechten Nordwand, so ist dieses Verhältnis für Finnland nur 17 : 1.

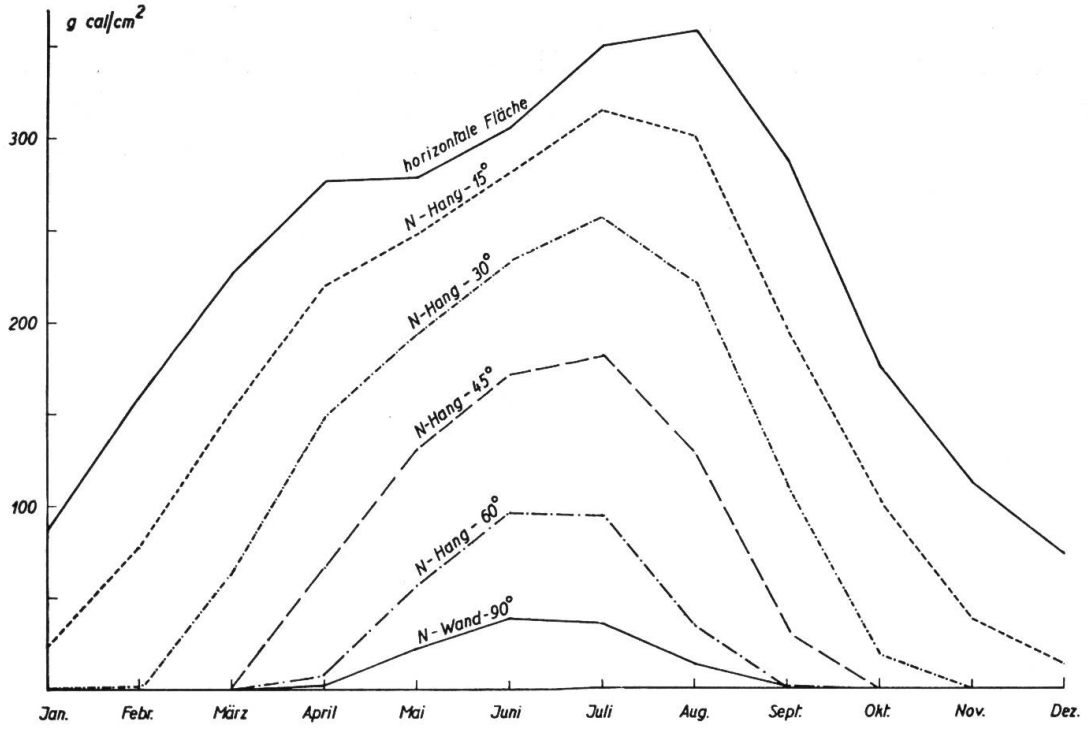


Abb. 17
Tägliche Wärmesummen der Sonnenstrahlung, jeweils am 15. des Monats auf eine horizontale Fläche und verschieden geneigte Nordhänge in Arosa. Nach F. W. P. Götz (1926)

In welcher Weise das Strahlungsklima auf der West- und Ostseite von der Hangneigung abhängt, geht aus den Mitteilungen von Götz nicht hervor. Aus den ähnlichen Berechnungen von Lunelund für Finnland dürfen wir aber schließen, daß auch im Gebiete der Schweiz auf den östlich und westlich exponierten Hängen im allgemeinen der

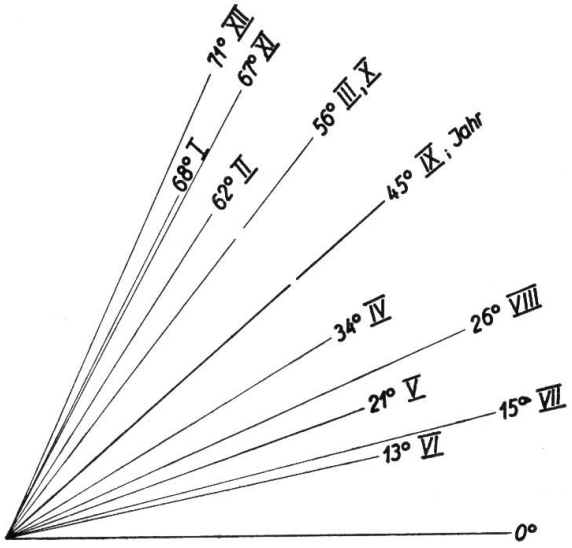


Abb. 18
Die hinsichtlich des Strahlungsgenusses günstigste Neigung eines Südhanges im Laufe des Jahres in Arosa. Die römischen Ziffern bedeuten die Monate. Nach F. W. P. Götz (1926)

Strahlungsgenuß größer ist als auf den entsprechend orientierten Steilwänden. Dabei spielt freilich die geographische Breite mit hinein, wie aus den Vergleichsmessungen verschiedener Breiten (60 bis 70° N) in Finnland hervorgeht.

L u n e l u n d gibt eine Tabelle (l. c., S. 33), in der die verschiedenen Hanglagen in der Reihenfolge ihres jährlichen Strahlungsgenusses angeordnet sind. Greifen wir dabei die den 60. Breitegrad betreffenden Werte heraus, so folgen die verschiedenen Expositionen mit abnehmendem Strahlungsgenuß in nachstehender Weise aufeinander. Die Jahressumme der Horizontalfläche ist dabei = 100 gesetzt. Das Zeichen $\perp\odot$ bedeutet die zur maximalen Strahlung um Mittag stets senkrechte Richtung.

1.		$\perp\odot$	239	12.	SW	(15°)	117	22.	W	(90°)	67.7
2.	S	(45°)	151	13.	SW	(90°)	105	23.	NW	(30°)	59.9
3.	S	(60°)	149	14.	**Horizont.**			24.	NW	(45°)	48.3
4.	S	(30°)	142		**Fläche**		**100**	25.	N	(30°)	45.6
5.	S	(75°)	137	15.	W	(15°)	98.7	26.	NW	(60°)	39.3
6.	SW	(45°)	135	16.	W	(30°)	97.6	27.	NW	(75°)	33.1
7.	SW	(60°)	132	17.	W	(45°)	93.0	28.	NW	(90°)	27.4
8.	SW	(30°)	129	18.	W	(60°)	88.0	29.	N	(45°)	25.3
9.	S	(15°)	125	19.	W	(75°)	79.1	30.	N	(60°)	14.6
10.	SW	(75°)	122	20.	NW	(15°)	79.0	31.	N	(75°)	10.9
11.	S	(90°)	118	21.	N	(15°)	71.8	32.	N	(90°)	8.8

Da die Mitteilung von G ö t z weniger ins Detail geht als die entsprechende Arbeit von L u n e l u n d, ist ein Vergleich der für Finnland einerseits und Arosa anderseits festgestellten Verhältnisse nicht in vollem Umfange möglich. Dagegen bieten eine Anzahl Werte hierfür eine willkommene Möglichkeit. Wir ordnen zu diesem Zwecke die Hanglagen, für die G ö t z Jahressummen angibt, nach dem Wert ihres Strahlungsgenusses und vergleichen diese Reihenfolge mit derjenigen der entsprechenden Werte für Finnland (60° n. Br.). Dabei ergibt sich folgendes Bild :

Arosa Exposition		Finnland Exposition
1. S (45°)		1. S (45°)
2. S (30°)	* ↑	2. S (60°)
3. S (60°)	↓	3. S (30°)
4. S (15°)	↑	4. S (75°)
5. S (75°)	↓	5. S (15°)
6. horizontal	↑	6. S (90°)
7. S (90°)	↓	7. horizontal
8. N (—15°)		8. N (—15°)
9. E (90°)		9. E (90°)
10. N (—30°)	↑	10. W (90°)
11. W (90°)	↓	11. N (—30°)
12. N (—45°)		12. N (—45°)
13. N (—60°)		13. N (—60°)
14. N (—75°)		14. N (—75°)
15. N (—90°)		15. N (—90°)

* Das ↑↓ Zeichen bedeutet, daß die beiden Hanglagen gegenüber der Reihenfolge in der Liste von Arosa vertauscht sind.

Es geht aus dieser Gegenüberstellung hervor, daß die Reihenfolge der verschiedenen Hanglagen, bzw. diejenige ihrer jährlichen Strahlungssummen für Arosa und Finnland weitgehend dieselbe ist. Zwar erweist sich, verglichen mit Arosa, für Finnland viermal eine Hanglage mit der ihr in der Liste unmittelbar folgenden vertauscht. Größere Unterschiede in der Reihenfolge aber finden wir nirgends. Daraus dürfen wir schließen, daß, wenn einmal die Werte für sämtliche in Finnland berücksichtigten Hanglagen auch für Arosa bearbeitet sein werden, die Reihenfolge der begünstigten und der weniger begünstigten Flächen auch für diese Station nicht wesentlich anders sein wird, als wie sie heute für Finnland vorliegt. Hierin aber bietet sich uns in Verbindung mit den Angaben Mörikofers über die Zunahme der Strahlung mit der Meereshöhe die Möglichkeit, den Wärmegenuß zahlreicher Hanglagen innerhalb unseres Untersuchungsgebietes, für welche Jahressummen der Sonnenstrahlung noch nicht vorliegen, wenigstens der Größenordnung nach gegeneinander abzuwägen.

Wir setzen nun zum Vergleich mit den Aroser Verhältnissen auch einige Werte hinzu, die Schubert (1928) unter Berücksichtigung der mittleren Bewölkung aus den Potsdamer Strahlungsmessungen von 1907 bis 1923 für verschiedene Hanglagen mitteilte (Abb. 15, Tab. 12). In der Arbeit dieses Autors finden wir keine Jahressummen. Summieren wir aber die je zwölf Werte, die für die Tage der Monatsmitte angegeben sind, für die berücksichtigten Hanglagen und die Horizontalfläche und vergleichen die Reihenfolge dieser abnehmenden Zahlenreihe, so weit dies möglich ist, mit derjenigen von Arosa und von Finnland, so sehen

Tab. 12 Tagessummen der Sonnenstrahlung in kgcal/cm² für den mittleren Monatstag für Potsdam, unter Berücksichtigung der vorhandenen mittleren Bewölkung, berechnet von J. Schubert (1928, S. 12)

Strahlungssumme für	Horizontal-Fläche	Südhang 30°	Südwand 90°	Osthang 30°	Ostwand 90°	Westhang 30°	Westwand 90°	Nordhang 30°	Nordwand 90°
15. Januar	20	54	74	18	13	19	14		
15. Februar	44	91	106	42	29	42	29		
15. März	102	161	146	96	61	92	56	15	
15. April	196	248	158	182	106	175	99	91	1
15. Mai	276	303	136	251	133	245	126	176	11
15. Juni	319	326	120	289	148	281	139	228	23
15. Juli	269	283	113	240	122	239	121	183	14
15. August	223	263	143	204	112	198	106	124	4
15. September	165	235	184	153	91	149	88	50	0
15. Oktober	81	149	157	76	49	76	49		
15. November	25	63	82	24	17	25	18		
15. Dezember	15	45	65	14	10	15	12		
Jahr (12 Werte der Monatsmitte)	1735	2221	1484	1589	891	1556	857	867	53
% der Horizontalfläche	100	128	86	91	51	89	49	50	3

wir, daß auch hier die Übereinstimmung (ein Vergleich ist freilich nur in geringem Maße möglich) eine beinahe vollständige ist. Mit der Aroser Reihe stimmt diejenige von Potsdam völlig überein; verglichen mit derjenigen von Finnland erscheinen einzig die Werte der Südwand und des um 30° geneigten Westhanges gegeneinander vertauscht.

Verglichen mit den Aroser und Davoser Strahlungswerten (maximale Jahressumme eines 45° geneigten Südhanges rund 111 kgcal/cm², minimaler entsprechender Wert auf der senkrechten Nordwand 1,7 Einheiten) ist der Wärmegenuß entsprechender Hanglagen in geringerer Meereshöhe kleiner, in höhern Lagen dagegen entsprechend größer. Abgesehen von Einzelmessungen und den generellen Angaben Mörikofers kennen wir aber die diesbezüglichen Werte für den einzelnen Ort unserer Untersuchungen nicht. Aber auch wenn wir sie für die verschiedenen Expositionen in der Ebene und auf den höchsten Berggipfeln kennen würden, so wäre damit, namentlich nach unten hin, die Stufenleiter im Strahlungsreichtum unserer Algenstandorte noch keineswegs erschöpft. Algen wachsen ja nicht nur an offenen Stellen, die gemäß ihrer Exposition ein Maximum an Strahlung empfangen, sondern vielfach sind sie beschattet von Baum- und Buschwerk oder durch überhängenden Fels in Nischen und Höhlen. Ihr Lichtgenuß kann alsdann tausend-, ja zehntausendmal geringer sein als derjenige selbst einer an sich schon ungünstig gelegenen Nordwand. Diesbezügliche Strahlungsmessungen sind von vielen Seiten ausgeführt worden (Wiesner, 1907 u. a.).

kk) *Die wärmste Hanglage*

Die Temperatur der Boden- oder Gesteinsoberfläche ist unmittelbar von der Menge der direkt oder indirekt zugestrahlten Energie abhängig, jedoch nicht ausschließlich. Da zu allen Jahreszeiten der um 13° (Juni) bis 71° (Dez.) geneigte Südhang die höchste Einstrahlung besitzt, müßte er, falls nicht noch andere Faktoren dabei ausschlaggebend wären, das ganze Jahr hindurch die höchsten Temperaturen der Boden- bzw. Gesteinsoberfläche, oder in entsprechender Weise auch der tieferen Schichten im Boden und Gestein, aufweisen.

Unsere Untersuchungen zeigten aber, daß dies nicht der Fall ist, fanden wir doch bei unsern Temperaturmessungen in Zürich, am Weißfluhjoch und in Davos immer wieder die höchsten Tagestemperaturen nicht am Süd-, sondern am Südwesthang. Diese Tatsache ist zwar aus den von uns mitgeteilten Meßreihen nicht ersichtlich. In Einzel-Vergleichsmessungen aber stellten wir sie immer fest. Worin liegt hierfür der Grund ?

Die Höhe der Temperatur, zu der eine Gesteinsoberfläche dank der Sonnen- und Himmelsstrahlung im Laufe eines Tages gelangen kann,

ist, abgesehen von der absorbierten Strahlungsgröße, zunächst abhängig von der Ausgangstemperatur des Gesteins. Liegt diese, wie dies in der Frühe eines Sommermorgens der Fall sein kann, schon ziemlich hoch (z. B. Dolomitgestein in Davos am 19. August 1940 bei +6,2°, oder Verrucano in Zürich am 9. August 1940 bei +14,9°), so wird naturgemäß die zugestrahlte Wärme zu höhern Gesteinstemperaturen führen, als dies der Fall sein kann, wenn der Stein von einer tiefern Temperatur aus erwärmt werden muß (Diabas in Davos am 30. Dezember 1939 bei —22,5°, oder Diabas in Zürich am 12. Januar 1941 bei —11,5°). Es entspricht darum durchaus unserer Erwartung, daß wir in tiefern Lagen höhere Gesteinstemperaturen feststellen als im Gebirge, obschon dort geringere Strahlungsmengen auf das Gestein fallen als hier.

Die Intensität der Strahlung kommt ja nicht in der Temperatur an sich zum Ausdruck, sondern in der Temperatur*erhöhung*, die eine Gesteins- oder Bodenfläche verschiedener Neigung und Richtung im Laufe eines Tages (oder Monats oder Jahres) aufweist. Vergleichen wir auf diesen Punkt hin die Ergebnisse unserer Messungen, so finden wir im Hochgebirge die größten Werte der Erhöhung über die Temperatur der Luft, nämlich am 12. April 1941 auf dem Weißfluhjoch. Damals erwärmte sich die Ostwand unseres Serpentinquaders von —16,0 auf +14,3° C, was einer Temperaturerhöhung im Laufe eines Tages von 30,3° oder einer Erwärmung über die Temperatur der Luft von 23,7° entspricht. Der Wärmegewinn hätte noch größer sein können auf der nach S geneigten Wand. Eine solche, mit zirka 10° Neigung hatten wir zwar berücksichtigt. Um eine maximale Einstrahlung zu erlangen, hätte sie im April aber stärker, nämlich um 34° nach S geneigt sein müssen. Für das Frühjahr war ihre Neigung also um zirka 25° zu gering.

Die größten Tagesschwankungen, die nicht ausschließlich das Ergebnis der Einstrahlung zu sein brauchen, sondern in denen auch Veränderungen im Großklima, zum Beispiel durch Heranschaffung höher oder tiefer temperierter Luftmassen mitspielen können, finden wir diesmal in Zürich, ebenfalls im Frühjahr. Daß diese tief gelegene Station die Meßorte im Gebirge in der maximalen Tages-Amplitude der Temperatur übertrifft, liegt an Zufälligkeiten. Einmal konnten wir hier die für die Messungen besonders günstigen Tage, das heißt namentlich windstille Strahlungstage auswählen, während dies in Davos und auf dem Weißfluhjoch in viel geringerem Maße möglich war. Setzten wir uns, wenn uns von Davos ein Strahlungstag gemeldet wurde, in den Zug, so konnte es vorkommen, daß mitten in den Messungen das Wetter umschlug, womit unsere Meßreihe im Hinblick auf Höchstwerte wertlos wurde. So erfolgten unsere Untersuchungen weder in Davos noch auf dem Weißfluhjoch (Ausnahme : Wintermessung in Davos am 30. Dezember 1939)

an derart ausgewählt günstigen Tagen, wie sie uns in Zürich zur Verfügung standen.

Die höchsten Maximaltemperaturen der Gesteinsoberfläche ermittelten wir in Zürich, geringere in Davos und die geringsten auf dem Weißfluhjoch. Die drei Meßstationen folgen aufeinander in der umgekehrten Reihenfolge, als sie der Intensität der Strahlung entsprechen würde. Dies liegt in erster Linie in der verschiedenen Ausgangstemperatur der Meßreihen, das heißt in der mit der Höhe abnehmenden Lufttemperatur begründet (mittlere Jahrestemperatur von Zürich +8,5°, von Davos +2,7°, des Weißfluhjochs —3,4° [nach freundlicher Ermittlung aus den bisher aufgenommenen Beobachtungen durch Herrn Dr. J. Florin] und des Jungfraujochs —7,0° [nach W. Mörikofer]).

Diese Abnahme der Maximal- und Mitteltemperatur mit der Meereshöhe gilt nicht nur für das Gestein, sondern auch für den bewachsenen Boden, wie dies aus den Untersuchungen Maurers (1916) hervorgeht. Dieser Autor berechnete die mittlere Bodentemperatur in 1,2 m Tiefe für Meereshöhen von 600 bis 3000 m für das Gebiet des Simplonmassivs (Westalpen). Er stellte dabei eine eindrucksvoll regelmäßige Abnahme um 0,43° (Mittel) je 100 m Höhendifferenz fest, während die Abnahme der Lufttemperatur in demselben Gebiet 0,56° (Mittel) je 100 m beträgt.

Diese Ausgangstemperatur, von der aus die Sonnen- und Himmelsstrahlung einen Berg, einen Felsblock oder Gesteinssplitter zu erwärmen hat, ist nun auch für die unterschiedlich exponierten Hanglagen oder Steilwände verschieden.

Wäre die Höchsttemperatur einer Gesteinsfläche ausschließlich von der Menge der zugestrahlten Wärme abhängig, so müßte der um 45° geneigte Südhang im Mittel des Jahres die höchste Temperatur erreichen. Wir haben weiter oben mitgeteilt, daß dies nicht der Fall ist. Unsere höchsten gemessenen Temperaturen liegen auf der nach SW exponierten Seite eines gerundeten Meßblocks (z. B. anstehender Dolomit in Davos oder Verrucano-Block in Zürich).

Wir führen diese Tatsache darauf zurück, daß sich vom frühen Morgen an, wenn zunächst nur die Osthänge von der aufgehenden Sonne beschienen werden, durch die diffuse Himmelsstrahlung, durch Leitung von der Ostwand her und durch Austausch der Luftmassen auch die Süd-, West- und Nordhänge erwärmen. Mit der Ostwand erwärmt sich ja auch die Lufttemperatur um den Meßblock, und kurze Zeit nach Sonnenaufgang nehmen, wie wir sahen, alle nicht direkt beschienenen Felsflächen die Temperatur der Luft an. Fällt nun die höher steigende Sonne mit größerer Strahlung auf den Südhang, so wird sie diesen auf eine höhere Temperatur bringen als sie den Osthang brachte (höhere Ausgangstemperatur und intensivere Strahlung), und wenn sie am frühen

Nachmittag auch den Südwesthang mit ihren Strahlen bestreicht, hat auch dieser mit der höheren Temperatur der Luft und dank der bereits seit dem Morgen empfangenen Himmelsstrahlung und wohl auch der Wärmeleitung im Gestein eine höhere Temperatur angenommen, als sie der Südhang zur Zeit, da die ersten direkten Sonnenstrahlen auf ihn fielen, aufweist. Die Strahlungskraft der Sonne ist aber noch stark genug, um den Südwesthang noch weiterhin zu erwärmen, und so nimmt dieser schließlich eine noch höhere Temperatur an als der Südhang.

Dieser Befund ist in Übereinstimmung mit Beobachtungen anderer Forscher, zum Beispiel Kerners, trotzdem dieser Autor seine Messungen nicht an der Gesteinsoberfläche, sondern in der Erde, und zwar in 70 bis 80 cm Tiefe durchführte. Er fand die größten Temperaturunterschiede zwischen den einzelnen Hanglagen im Sommer. Die kälteste Hangrichtung ist, wie erwartet werden kann, die nördliche. Die Lage der wärmsten aber wechselt im Laufe des Jahres.

Vom Januar bis März liegt das Temperaturmaximum im Südwesten, wandert dann rasch nach Südosten, und im Laufe des Sommers und Herbstes vollzieht sich die Rückwanderung nach Südwesten.

Geiger erklärt diese Wanderung des Temperaturmaximums von einer Hangrichtung zur andern durch den Wärmeverlust, den der Boden erleidet durch die Verdunstung des am Morgen an seiner Oberfläche vorhandenen Wassers. Dieser Verlust ist geringer, wenn nachmittags die Sonne ihre stärkste Wirkung auf die Südwesthänge ausübt.

Bei unsern Temperaturmessungen auf dem Gestein konnten wir zu verschiedenen Malen eine Verzögerung der vormittäglichen Erwärmung durch Verdunstung des an der Gesteinsoberfläche haftenden Wassers (Tau) nachweisen. Wir denken aber nicht, daß diese Erklärung für sich allein für die maximale Erwärmung in Südwestlage ausreichen kann. Der höheren Ausgangstemperatur, von der aus die Erwärmung durch direkte Sonnenstrahlung erfolgt, dürfte, wie weiter oben ausgeführt wurde, dabei die erste Bedeutung zukommen.

Ein durchaus ähnliches Bild ergaben auch die Messungen E. Gerlachs (1929). Dieser Autor bestimmte in elf Meßreihen im Sommer 1926 den Temperaturgang im Kambium auf den verschieden exponierten Seiten eines alten Fichtenstammes und teilt über den Eintrittsort und die Eintrittszeit des täglichen Temperaturmaximums folgende Daten mit:

Tagesstunde	14½	15	15½	16	16½
Ort des Tagesmaximums . . .	SE	S	Luft	SW	N
Betrag des Maximums	31°	31°	24°	**32°**	24°

Das absolute Tagesmaximum liegt also wiederum auf der südwestexponierten Seite des Stammes. Auch hier dürften, ähnlich den Verhält-

nissen auf unseren Gesteinsoberflächen, nicht in erster Linie die Feuchtigkeitsverhältnisse den Ausschlag geben, sondern vielmehr die Erklärung Geltung haben, mit der wir die maximale Erwärmung auf der Südwestseite der Gesteinsoberfläche zu erläutern suchten.

In welcher Weise die lebende Pflanze auf diese Wärmeverteilung in verschiedenen Expositionslagen reagiert, zeigt besonders eindrücklich A. Scamoni an der Aufblühfolge der Blütenstände einer 15jährigen freistehenden Kiefer. Der Baum brachte in vier Astquirlen insgesamt 181 männliche Blütenstände zur Entwicklung. Von diesen blühte ein Teil auf bis zum 15. Mai, ein anderer bis zum 16. Mai, mittags, ein weiterer Teil bis zum Abend des gleichen Tages und die restlichen Blütenstände bis zum 17. Mai. Die ersten offenen Blüten erschienen nicht in Süd-, sondern in Südwestlage an der Baumkrone.

Als Algenwuchsorte kommen Horizontalflächen nur in seltenen Fällen in Frage. Wir begegnen ihnen am ehesten etwa in der Aufprallzone vor Wasserfällen oder auf dem breiten Rücken größerer Rundhöckermassive. Sonst aber sind ebene Flächen Stellen extremer Trockenheit und darum meist der Vegetation der Flechten vorbehalten. Dagegen finden wir von der Ebene bis ins Hochgebirge in jeder möglichen Hangrichtung und -neigung Algenwuchsorte in größter Zahl. Das Expositionsklima spielt daher in der Biologie der Algen eine ausschlaggebende Rolle. Was im besonderen das Lichtklima eines Wuchsortes anbetrifft, so werden wir bei der Besprechung der Vegetation in Abhängigkeit von den Gegebenheiten des Lebensraumes sehen, daß ihm für die Art und Zusammensetzung einer Vegetation grundlegende Bedeutung zukommt. Im einzelnen werden wir uns auch mit den Fragen des Lichtgenusses zu beschäftigen haben bei der Besprechung der Außenbedingungen, unter denen die Lichenisation der Algen, d. h. die Flechtenbildung erfolgen kann.

ll) *Jahressummen der Sonnenstrahlung auf verschieden exponierten Flächen und in verschiedenen Höhenlagen unseres Untersuchungsgebietes*

Da es außer allem Zweifel steht, daß die Zusammensetzung der Algenvegetation und die Ausbildungsweise der Lager mancher ihrer Vertreter (*Gloeocapsa* u. a.) in weitgehendem Maße vom Lichtreichtum ihres Wuchsortes abhängt, so obliegt uns auch die Aufgabe, die Ansprüche der einzelnen Arten und Vegetationseinheiten an das Lichtklima mengenmäßig zu erfassen. Da uns aber für den einzelnen Wuchsort keine diesbezüglichen Messungsergebnisse zur Verfügung stehen, sind wir gezwungen, auf Grund der Unterlagen, die uns die lichtklimatische Forschung bisher lieferte, den Lichtgenuß einer Algen-Sammelstelle abzuschätzen. Dies ist tatsächlich weitgehend möglich, wenn wir nur nicht zu große

Ansprüche an die Genauigkeit der dabei ermittelten Werte stellen und nicht der Versuchung erliegen, aus einer solchen Betrachtung weitgehendere Schlüsse zu ziehen, als solche wirklich gesichert sind.

Wir gehen dabei aus von den für Arosa und Davos mitgeteilten jährlichen Wärmesummen für die horizontale Fläche sowie verschieden exponierte und unterschiedlich geneigte Hänge (Tab. 11 und 11 a). Sodann berücksichtigen wir die Änderung, die die diesbezüglichen Zahlen in tiefern bzw. höhern Lagen erfahren, und zwar setzen wir für tiefe und mittlere Höhenlagen je 100 m Höhendifferenz eine Abnahme dieser Zahl um 3% ein (Mörikofer, l. c., nennt für Lagen unter 1600 m im jährlichen Durchschnitt 2—4 %) und, entsprechend der weiteren Angabe Mörikofers, für Lagen über 1600 m eine Zunahme von 1% je 100 m Vertikaldistanz. Im weiteren legen wir unsern Berechnungen die Zahlen zugrunde, die Götz (Arosa, Tab. 11 und 11 a), Lunelund (Finnland) und Schubert (Potsdam, Tab. 12) angeben für das Verhältnis des Lichtreichtums verschiedener Hanglagen im Vergleich mit demjenigen der horizontalen Fläche. Unter Berücksichtigung aller dieser Grundlagen können wir also den Lichtgenuß unserer Algenwuchsorte, soweit sie offen dem Licht ausgesetzt sind, in grober Annäherung berechnen.

Dabei möchten wir aber nicht das Gewicht auf den einzelnen Wert legen. Der eine oder andere mag in unserer Tabelle etwas zu hoch oder zu niedrig sein. Darauf kommt es uns aber nicht an. Vielmehr sollen uns diese Zahlen als Grundlage dienen, um Typen aufzustellen, eine kleine Zahl von Stufen, von denen jede eine verhältnismäßig breite Skala des Strahlungsgenusses umfaßt.

In Tabelle 12 a finden wir unser Untersuchungsgebiet in sechs Höhenstufen eingeteilt. Diese umfassen in den Lagen von 500—2000 m über Meer eine Vertikaldistanz von je 500 m. Die ganz großen Höhen, von 2000 bis 4000 m, in denen die jährliche Wärmesumme nur noch in einem verhältnismäßig geringen Maße zunimmt, faßten wir in einer einzigen Stufe zusammen.

Ausgehend von dem von Arosa und Davos für die horizontale Fläche angegebenen Wert von 82 kgcal/cm² berechneten wir nun die jährliche Wärmesumme für die verschiedenen Höhenstufen. Diese betragen, in stark abgerundeten Zahlen ausgedrückt: 90 Einheiten für Stufe 6, 80 für Stufe 5, 67 für Stufe 4, 55 für Stufe 3, 50 für Stufe 2 und unter 50 kgcal/cm² für Stufe 1.

Von der Horizontalfläche aus wurde nun auf Grund der diesbezüglichen Zahlen von Arosa und unter Herbeiziehung derjenigen von Davos (Dorno, Mörikofer), von Finnland (Lunelund) und von Potsdam (Schubert) die jährliche Wärmesumme für die unterschied-

Tab. 12a Jährliche Summen der Sonnenstrahlung unterschiedlicher Hanglagen in verschiedenen Höhenstufen unseres Untersuchungsgebietes in kgcal/cm²

Höhenstufe	Horizontalfläche	S 75°	S 60°	S 45°	S 30°	S 15°	S 90°	E 90°	W 90°	N – 15°	N – 30°	N – 45°	N – 60°	N – 75°	N – 90°
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
2001—4000 m ü. M. . . .	90	103	116	122	118	108	83	47	40	66 IV	43	23	10	4	2
1501—2000 m ü. M. . . .	80	91	103	108 VI	105	96	74	42	35	58	38	21	9	3	2
1001—1500 m ü. M. . . .	67	76	86	90	88	80	62	35	30	49	32	17	7	3 II	1
501—1000 m ü. M. . . .	55	63	71	74 V	72	66	51	29	24	40 III	26	14	6	2	1
bis 500 m ü. M.	50	57	65	67 IV	66	60	46	26	22	37	24	13	6	2	1
% der Horizontalfläche .	100	114	129	135	131	120	92	52	44	73	48	26	11	4	2

Die Ziffern I—VI bezeichnen die Stufen des Strahlungsgenusses.

lichen Hanglagen in den sechs Höhenstufen berechnet. Diese Werte finden wir in den vertikalen Zahlenreihen 2—15 unserer Tabelle 12 a dargestellt.

Wir ersehen daraus, daß die höchste Wärmesumme mit 122 Einheiten für den um 45° geneigten Südhang in zirka 3000 m Meereshöhe errechnet wurde, während die lichtärmste Nordwand in der Ebene mit einer 122mal kleineren Wärmesumme, nämlich mit nur einer Einheit ausgewiesen ist. Und zwischen diesen extremen Werten liegen diejenigen aller übrigen Hanglagen. Sie betreffen offene Flächen, auf die die Sonnenstrahlung ungehindert einfallen kann.

Nun sind wir uns wohl bewußt, daß alle in unserer Tabelle genannten Werte zu klein sind, um den wahren Lichtgenuß der in Betracht gezogenen Flächen auszudrücken. Sie betreffen ja nur die Sonnenstrahlung und lassen die Himmelsstrahlung unberücksichtigt. Nur aus Mangel an Unterlagen haben wir die Himmelsstrahlung nicht mit in unsere Berechnungen einbezogen. Wenn einmal entsprechende Untersuchungen über die Gesamtstrahlung vorliegen, werden sich alle Strahlungssummen etwas erhöhen. Wir dürfen aber annehmen, daß diese Erhöhung innerhalb der für unsere Werte gültigen Genauigkeitsgrenze keine unregelmäßigen Verschiebungen hervorbringen wird; mit zunehmender Meereshöhe nimmt die diffuse Strahlung ab, so daß die Unterschiede zwischen Hochgebirge und Niederung durch Einbezug der diffusen Himmelsstrahlung eher geringer werden.

Nun kommt es aber, wie wir bereits mitteilten, nicht auf den Einzelwert an, sondern auf seine Größenordnung. Wir haben darum die errechneten Wärmesummen wiederum in sechs Stufen eingeteilt und möchten nun alle von uns untersuchten Algenwuchsorte, entsprechend ihrer Lage im Gebiet und ihrem besonderen Expositionsklima, in diese Stufen einordnen. Es liegt ihnen folgende Wertegruppierung zugrunde :

Jährliche Summe der Sonnenstrahlung

Stufe 6	über 100	kgcal/cm²
» 5	71—100	kgcal/cm²
» 4	41— 70	kgcal/cm²
» 3	11— 40	kgcal/cm²
» 2	1— 10	kgcal/cm²
» 1	unter 1	kgcal/cm²

In Tabelle 12 a haben wir die entsprechend ihrer Wärmesumme in die sechs Stufen gehörenden Hanglagen durch ausgezogene Linien gegeneinander abgegrenzt und finden dabei folgende Gruppierung der Hanglagen. Stufe 6 umfaßt die lichtreichsten Süd-, Südwest- und Südosthänge in höchsten Lagen (1500—4000 m). Stufe 5 : Horizontalfläche und

Südwand in hohen und höchsten Lagen, sodann Südhänge mittlerer Neigung, namentlich in mittleren Höhen (500—2000 m). Stufe 4 : Horizontalfläche sowie Südhänge starker (75°) und schwacher (15°) Neigung in mittleren Höhen, Ostwand und schwach geneigte Nordhänge in hohen und höchsten Lagen, sodann Südwand und alle Südhänge in tiefern Lagen. Stufe 3 : Ost- und Westwand sowie schwach geneigte Nordhänge (—30 bis —45°) durch alle Höhenstufen des Untersuchungsgebietes. Stufe 2 : alle offenen Nordhänge von —60 und mehr Grad Neigung. Stufe 1 : Höhlen, Grotten und beschattete Orte in allen Höhenstufen.

E. Der Wasserhaushalt der Gesteinsoberfläche

Für die Feuchtigkeitsverhältnisse der Gesteinsoberfläche einer Gegend ist in erster Linie die Gesamtmenge und Verteilung der Niederschläge im Ablauf eines Jahres maßgebend. Regen und Schnee benetzen nicht nur den Fels zur Zeit ihres Niederfallens bzw. Abschmelzens, sondern sie bilden auch die Quelle und Reserve des Riesel- und Sickerwassers, das während der Zwischenregenzeiten bestimmte Stellen des Gesteins naß oder feucht erhält.

Die von uns untersuchten Standorte von Gesteinsalgen erstrecken sich über alle Klimagebiete der Schweiz, liegen also in klimatischen Zonen, deren Niederschläge im jährlichen Mittel einer 25jährigen Periode (1901 bis 1925) zwischen 55 cm (Grächen im Wallis) und 290 cm (Säntisgipfel) liegen. Wie weiter oben bereits erwähnt wurde (S. 28), ergaben neuere Niederschlagsmessungen mittelst Totalisatoren für manche Hochgebirgsstationen wesentlich höhere Werte, für den Säntisgipfel z. B. volle 4 m, für den Mönchsgrat im Gebiet der Jungfrau sogar noch mehr.

Es ist zu erwarten, daß so große Unterschiede im Wasserreichtum einer Gegend, ähnlich wie in der Vegetation der höhern Pflanzen, auch in derjenigen der Algen und Flechten zum Ausdruck kommen. Wir werden bei der Beschreibung dieser Vegetation sehen, daß dies tatsächlich der Fall ist. Von ungleich größerer Bedeutung als der Niederschlagsreichtum aber ist die Menge und zeitliche Verteilung, in der dieses Wasser der Algenvegetation zur Verfügung steht. Die Niederschläge kommen ja auf dem Gestein in ganz anderer Weise zur Auswirkung als auf dem bewachsenen oder nackten Boden, auf der senkrechten Wand wiederum anders als auf dem waagrecht liegenden Gestein oder an der mehr oder weniger geneigten Felslehne.

Fällt Regen auf eine Fläche horizontal liegenden oder geneigten, bewachsenen oder unbewachsenen Bodens, so wird das Wasser zum mindesten eine Zeitlang im Erdreich aufgesogen. Es dringt in die Tiefe, ver-

teilt sich in feinsten Bahnen, erfüllt Hohlräume, benetzt kleinste Erdkrümchen und bleibt, durch starke Oberflächenkräfte festgehalten, an ihnen haften. Erst wenn die wasserhaltende Kraft gemäß der Kapazität des Bodens voll beansprucht ist, bleibt Wasser über dem Boden stehen oder beginnt abzufließen. In derselben Weise wie auf großen Flächen vollzieht sich dieser Vorgang auch in kleinen und kleinsten Ansammlungen von feinem Detritus, Rohhumus und gereiftem Boden. Auch hier versickert ein Teil der Niederschläge und wird dabei festgehalten. Anders verhält sich das Wasser auf dem nackten Gestein. Je kompakter dieses ist, um so weniger wird es durch Adhäsions- und Kapillarkräfte an ihm festgehalten. Sofern nicht Vertiefungen vorhanden sind, wird es zum allergrößten Teil alsbald abfließen, und schon wenige Minuten, nachdem es zu regnen aufgehört hat, kann die Gesteinsoberfläche wieder trocken sein. Je steiler der Fels ansteht, um so länger wird es überdies dauern, bis seine Oberfläche benetzt ist; der Alpenwanderer weiß gut genug, daß es unter bestimmten Windverhältnissen recht ansehnlicher Regenmengen und einer langen Regendauer bedarf, bis eine senkrechte Wand naß ist. Sie steht damit unter ganz anderen Feuchtigkeitsverhältnissen als eine weniger geneigte oder gar waagrechte Gesteinsfläche unweit daneben. Solche Verhältnisse liegen auch in anderen Gebirgen vor. So berichtet D i e h l s (l. c. S. 506) : « Die Feuchtigkeit des Standortes (einer Steilwand in den Südtiroler Dolomiten) ist sehr eigentümlich. Regen trifft diese 85° und mehr geneigten Felswände nur ausnahmsweise. Ich habe sie bei heftigem Regen genau beobachtet und nur selten einen Tropfen an die Wand fallen sehen. »

Tritt eine Felswand in ihrer ganzen Ausdehnung oder an einzelnen Stellen unter überhängendem Gestein mehr oder weniger zurück, wie dies in den Alpen, im Jura und im Mittelland vielerorts der Fall ist, so kann sie von den Niederschlägen jahraus jahrein völlig unberührt bleiben. Der Benetzungsgrad solcher Flächen steht dann ausschließlich unter dem Einfluß des Wassergehaltes der Luft, der Bergfeuchtigkeit und gegebenenfalls mehr oder weniger reichlichen Kondensationswassers. Aus diesen Überlegungen geht hervor, daß eine Gesteinsoberfläche in der Ausnützung des meteorischen Wassers ungleich ungünstiger dasteht als bewachsener oder kahler Boden, eine senkrecht anstehende Wand ungünstiger als eine waagrechte oder geneigte und die unter überhängendem Gestein zurücktretende wiederum ungünstiger als die Steilwand. Solche verschiedenartigen Verhältnisse können in der Natur auf engstem Raum, z. B. im Umkreis eines Quadratmeters, verwirklicht sein. Die von den meteorologischen Stationen ermittelten Niederschlagsmengen einer Lokalität sind darum ein durchaus ungenügender Maßstab für die wirklichen Feuchtigkeitsverhältnisse eines Algen- oder Flechtenstandortes

auf dem Gestein. Eine ganze Reihe von Faktoren (Oberflächenbeschaffenheit, Hangneigung, Dichte oder Zerrissenheit des Gesteins usw.) sind in der ökologischen Beurteilung eines Felsstandortes von ebenso hoher Bedeutung.

a) Riesel- und Sickerwasser

Einer Felsfläche stehen neben dem an einer bestimmten Stelle auffallenden Regenwasser noch andere Reserven zur Verfügung. Ist sie geneigt, so erhält sie, namentlich in Mulden oder abwärts verlaufenden Rinnen nicht nur das Wasser, das während des Regens unmittelbar darauf fällt, sondern überdies noch dasjenige, das von höher gelegenen Flächen abfließt. Solches oberflächlich abfließende Rieselwasser kann in einem kleinen Bergbach, in einem von Stufe zu Stufe über den Fels fallenden Rinnsal oder in einem mehr oder weniger dünnen und dünnsten Film das Gestein benetzen. Führt eine solche Rinne nur Regenwasser ab, so wird sie während kürzerer oder längerer Schönwetterperioden versiegen; wird sie aber von Schmelzwasser gespeist, so kann sie die ganze warme Jahreszeit über und dazu noch im Winter während der Mittags- und Nachmittagsstunden Wasser führen.

Ein anderer Teil des niedergehenden Wassers fließt nicht oberflächlich ab, sondern versickert in dem den Fels bedeckenden Schutt, in Erdansammlungen in Wannen, Trögen und Felsterrassen, im Wurzelwerk höherer Pflanzen, in Gras- und Moospolstern, oder es dringt durch Spalten, Klüfte, Ritzen und feinste Haarrisse ins Innere des Gesteins ein. Dieses Wasser wird auf und im Fels während längerer oder kürzerer Zeit zurückbehalten. Aber an manchen Stellen sammelt es sich und tritt, wenigstens zum Teil, als Sickerwasser an der Gesteinsoberfläche später wieder zutage.

Wie die Rieselwasserrinnen sind die Austrittstellen von Sickerwasser und die ganzen von ihnen benetzten Areale hinsichtlich der Feuchtigkeit *begünstigte* Stellen, die der Besiedelung durch eine Lithophytenvegetation ganz andere Bedingungen darbieten als die Gesteinsflächen, die nur von dem an Ort und Stelle niedergehenden Regen und abschmelzenden Schnee benetzt werden.

Im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit werden wir sehen, daß der Wasserhaushalt eines Standortes darüber entscheidet, ob eine Vegetation sich darauf anzusiedeln vermag oder nicht. Findet eine solche ihre Existenzmöglichkeit, so ist es wiederum der Benetzungsgrad, der die Artenzusammensetzung weitgehend bestimmt.

Um die Vegetation des Gesteins zu verstehen, müssen wir in erster Linie seine Feuchtigkeitsverhältnisse kennen. Es erwächst uns darum

zunächst die Aufgabe, diese in ihrer Vielgestaltigkeit zu erfassen und zu typisieren, um darüber diskutieren und auf dieser Grundlage die Vegetationseinheiten umgrenzen und charakterisieren zu können.

b) Versuche über die Durchsickerung von Regenwasser durch Erdschichten gleichen Volumens, aber verschiedener Zusammensetzung und verschiedenartiger Bewachsung

Es konnte uns nicht genügen, festzustellen, daß auf der Felswand Biotope, die hinsichtlich des verfügbaren Wassers als « begünstigt » oder « nicht begünstigt » genannt werden müssen, dicht nebeneinander liegen können. Wie bereits erwähnt, sind Art und Dauer der Benetzung für den Typus und die Zusammensetzung einer Vegetation von entscheidender Bedeutung; viele Exkursionen mußten wir darum, über die Jahreszeiten verteilt, ein oder mehrere Male wiederholen, um über die Abhängigkeit einer Algen- oder Flechtengemeinschaft vom Benetzungsgrad des Standortes ein einigermaßen klares Bild zu gewinnen.

Aber alle Beobachtungen in der Natur vermochten nicht deutlich genug Auskunft zu geben über die Fragen : wie lange kann eine größere oder kleinere Erdansammlung nach einem Regenfall Sickerwasser an die unter ihr abfallende Felswand abgeben ? Wieviel Wasser ist notwendig, um eine Oberfläche von bestimmter Größe dauernd oder während einer bestimmten Zeit naß zu erhalten ? Innerhalb welcher Grenzen variiert die hierfür notwendige Wassermenge auf einer S- oder N-exponierten Wand ? Um diese Fragen wenigstens in ihrer Größenordnung quantitativ erfassen zu können, führten wir unter Verhältnissen, die den in der Natur vorhandenen weitgehend ähnlich sind, Versuche durch, unter klimatischen Bedingungen, die mehr oder weniger genau festgestellt werden konnten.

Die Nordterrasse des Land- und Forstwirtschaftsgebäudes der Eidgenössischen Technischen Hochschule an der Universitätsstraße 2 in Zürich schien uns als Versuchsfeld geeignet. Sie trägt einen Dachgarten von 250 m^2 Fläche und ist auf der West-, Süd-, Ost- und Nordseite von einer Kunststeineinfassung umrahmt. In dieser letzteren sind 14 Tröge ausgespart, die alle dieselbe Form und Größe haben. Sie sind 0,68 m tief, an ihrem obern Rande 2,4 m lang und 0,45 m breit; am Grunde sind sie 2,3 m lang und 0,35 m breit; sie verengern sich also nach unten etwas und fassen einen Raum von je 0,64 m^3. Je ein Rohr von 3 cm Durchmesser durchstößt am Grunde die der Terrasse zugekehrte Wand dieser Tröge, um das nach Regengüssen die Kapazität der Erdmasse übersteigende Wasser seitlich abzuleiten (Tafel 2, b). Vor ungefähr 25 Jahren wurden diese 14 Tröge mit Erde verschiedener Art und Mischung (Ge-

steinssplitter, Sand, Humus usw.) gefüllt und mit Sträuchern und Kräutern verschiedener Art bepflanzt. Seither wurden Erdfüllung und Vegetation in ihrer natürlichen Entwicklung kaum gestört. Während der vergangenen 2½ Jahrzehnte entwickelte sich in jedem dieser Tröge eine reiche Vegetation, die heute die Erde in mehr oder weniger geschlossenen Beständen bedeckt. Trog Nr. 1 liegt auf der S-Seite der Terrasse. Er ist mit Wildrebe und einem lockern Bestand von Gras, Klee und Wegerich bewachsen. Die Tröge Nrn. 2, 3 und 4 liegen auf der W-Seite. In ihnen wurzeln üppige, 1—2 m hohe *Forsythia*-Sträucher, deren Laub die Tröge beinahe auf ihrer ganzen Fläche überwölbt. Der Boden ist mit dichtem Gras, insbesondere mit *Poa pratensis* ssp. *angustifolia*, bewachsen. In den auf der N-Seite gelegenen Trögen Nrn. 5—11 haben sich verschiedene Wolfsmilcharten, die vor rund 25 Jahren angepflanzt wurden, erhalten und zu mehr oder weniger dichten Beständen entwickelt. In Nr. 5 bestreitet der Bastard *Euphorbia cyparissias* × *E. virgata* ungefähr die Hälfte des Bestandes, die andere Hälfte entfällt auf Knaulgras, Fromental und Weißdorn. In Nr. 6 herrscht *Euphorbia cyparissias* fast unumschränkt. Nur ein junger Kirschbaum und ein Weißdorn vermochten sich einzunisten. In Nr. 7 wurzeln eine Weinrebe und ein Weißdorn; im übrigen aber ist er von dichtstehenden *Euphorbia*-Bastarden bedeckt. Auf Trog Nr. 8 wurde die gepflanzte *Euphorbia cyparissias* durch Hopfenschneckenklee, Rotklee, Hahnenfuß und verschiedene Gräser bis auf etwa die Hälfte des Bestandes zurückgedrängt. Nr. 9 trägt hochragende, ziemlich dichtstehende *Euphorbia* und als Unterwuchs Sauerklee. Nr. 10 zeigt einen gemischten Bestand von Zypressenwolfsmilch, Hopfenschneckenklee, Wicke, Glockenblume und Gräsern, in dem sich ein Vogelbeerbaum von 2 m Höhe entwickelte. Nr. 11 trägt Wildrebe, Weinrebe, Spitzahorn, Wicke und Hopfenschneckenklee, Nr. 12 Holzpflanzen wie Wildrebe, Hornstrauch, Spitzahorn, Weißdorn. Dazwischen gelangen Gräser, Wicke, Fettkraut und Hopfenschneckenklee zur Entfaltung.

Fällt Regen, so wird er in den mit niedriger und locker stehender Vegetation bedeckten Trögen Nrn. 1, 8, 9, 10 rasch und leicht an die Oberfläche der Erdfüllung, d. h. auf den bewachsenen Boden gelangen. Diese Tröge werden während einer bestimmten Regendauer am meisten Wasser aufnehmen. Weniger Regenwasser gelangt dagegen auf die Füllung der Tröge Nrn. 7, 11 und 12, weil ein Teil davon vom mehr oder weniger dicht geschlossenen Blätterdach der Holzpflanzen außerhalb der Trogeinfassung abgeleitet wird.

Am geringsten wird die Menge des im Boden versickernden Wassers in den Trögen 2—4 sein, bei denen das ausgebreitete Laubdach der *Forsythia*-Sträucher den größten Teil auffängt und über die Innen- und

Außenseite der Terrasseneinfassung ableitet, also wiederum der Trogfüllung entzieht.

Untereinander verschieden sind also die 14 Tröge durch die Wassermenge, die während einer Regenzeit von bestimmter Dauer aufgenommen wird. Verschieden sind sie auch infolge der unterschiedlichen Art ihrer Füllung durch ihre wasserhaltende Kraft und den verschiedenen Filtrationswiderstand, dem das aufgenommene Wasser beim Durchsickern des Bodens begegnet. Überdies ist der beim Einsetzen des Regens vorhandene Wassergehalt der Füllungen in den Trögen nicht derselbe, und die Menge des an Stengeln und Blättern der Trogvegetation haftenden Wassers, das verdunstet, bevor es mit dem Boden in Berührung kommt. Noch eine Reihe anderer Faktoren ist von Trog zu Trog verschieden. Aus der Zusammenwirkung aller dieser Verhältnisse ergibt sich als Resultante eine längere oder kürzere Dauer, die es braucht, bis Sickerwasser aus den einzelnen Trögen abfließt. Verschieden ist auch seine Gesamtmenge.

Ähnliche, bewachsene und unbewachsene Erdansammlungen in natürlichen Mulden und Trögen, auf Terrassen und Zinnen auf und über der Felswand sind es, die in unsern Untersuchungsgebieten die Niederschläge auffangen, diese eine Zeitlang aufgespeichert halten und erst nach kürzerer oder längerer Zeit, nachdem der Regen aufgehört hat, einen Teil dieses Wassers in geringen Mengen, meist tropfenweise, aber auf eine längere Dauer mehr oder weniger regelmäßig verteilt, in Form von Sickerwasser wieder abgeben und dadurch den Algen die benetzten Stellen der Felswand bewohnbar machen.

Unsere ersten Versuchsfragen lauten : Wie lange dauert es, bis nach einsetzendem Regen Sickerwasser aus den 14 Versuchströgen von gleicher Dimension, aber verschiedener Füllung und Bewachsung abfließt ? Wie lange hält diese Wasserabgabe an, nachdem es zu regnen aufgehört hat, und welches sind ihre Mengen in der Zeiteinheit ?

Dabei war es uns nicht darum zu tun, die Mechanik der Durchsickerung des Wassers durch verschiedene Erde und Böden oder gar den Einfluß ihrer Zusammensetzung und Struktur und ihrer Pflanzendecke auf die Wasserdurchlässigkeit einzeln zu prüfen. Hierzu hätten wir je Versuch stets nur einen einzigen Faktor, z. B. die Zusammensetzung oder die Struktur der Füllung oder die Art und Dichte der Vegetation verändern dürfen. Auch hätte jeder Versuch in einer größeren Anzahl von Wiederholungen durchgeführt werden müssen. Dies aber ist die Aufgabe des Bodenkundlers oder des Physikers. Uns lag es ausschließlich daran, an einem Versuchsbeispiel zu zeigen, daß tatsächlich Schutt-, Erd- und Humusansammlungen und deren Pflanzendecke, wie sie auf der natürlichen Felswand vom kleinsten bis zum größten Ausmaß in reichster

Variation vorkommen, für den Wasserhaushalt einer tiefer liegenden Gesteinsoberfläche und ihre Vegetation von höchster Bedeutung sind. Überdies wollten wir die Größenordnung dieser Wasserabgabe feststellen, um zu sehen, von wie großen Wassermengen ein « Tintenstrich » auf einer Felswand unterhalten werden kann. Dadurch, daß wir 13 Tröge von gleicher Größe und Form, jedoch mit verschiedener Erdfüllung und Vegetationsdecke gleichzeitig prüften, wollten wir zeigen, wie mannigfaltig verschieden die Wasserabgabe am natürlichen Standorte sich gestalten kann.

Nach einigen Vorversuchen warteten wir im Frühjahr 1940 nach einer Reihe sonnenklarer, warmer Tage, während deren unsere Tröge durch Verdunstung an ihrer Oberfläche und durch die Transpirationstätigkeit ihrer Pflanzendecke von ihrem Wasservorrat einen beträchtlichen Teil abgegeben hatten, auf den Regen.

Dieser setzte am 26. Mai um 19.00 Uhr ein, und es regnete bis um Mitternacht. Während dieser vier Stunden fielen 6,3 mm Niederschlagsmenge. Der darauffolgende Tag war regenfrei. Am 28. Mai begann ein heftiger Regen, der, wenn auch zeitweise nur sehr schwach, mit kurzen Unterbrüchen bis zum 30. Mai um 21.00 Uhr anhielt. Während dieser Zeit fielen insgesamt 68 mm. Dann folgte eine Schönwetterperiode von zehntägiger Dauer. Insgesamt waren also 74,5 mm Regen gefallen.

Die geringe Niederschlagsmenge des 26. Mai wurde von den Trögen verschluckt, ohne daß Wasser durch die Rohre abfloß. Denselben Zustand fanden wir am 28. Mai um 24.00 Uhr vor, nachdem also während fast 11 Stunden bereits 11 mm Regen gefallen waren. Erst am 29. Mai, um 8.00 Uhr, floß Wasser aus acht Trögen (Nrn. 1, 5, 6, 7, 8, 10, 11 und 12), während die Rohre von fünf Trögen (Nrn. 2, 3, 4, 9 und 13) zu diesem Zeitpunkt noch trocken waren. Schließlich begann auch aus diesen Wasser abzutropfen, nämlich ab 5.15 Uhr aus Nr. 13, ab 15.15 Uhr aus Nr. 2, ab 16.45 Uhr aus Nr. 9, und in der Morgenfrühe des 30. Mai, um 7.30 Uhr, folgten auch die letzten Tröge Nrn. 3 und 4. In diese war also während 42½ Stunden Wasser gefallen, ohne daß sie davon auch nur einen Tropfen durch das Abflußrohr abgegeben hätten. Von 7.45 Uhr bis um 7.30 Uhr des folgenden Tages, also während rund 24 Stunden, floß Wasser aus sämtlichen Rohren. Seit 23.00 Uhr am 31. Mai hatte es zu regnen aufgehört, und die Sonne schien wieder. Die Außenwände der Tröge waren bereits wieder trocken; das Sickerwasser aber floß oder tropfte weiter und hätte die Steilwand der Trogeinfassung unterhalb der Abzugstelle benetzt, wenn das Wasser nicht durch die etwas vorstehenden Rohre abgeleitet worden wäre. Die Verhältnisse sind also ähnlich wie diejenigen einer Felswand, die unterhalb ähnlicher natürlicher Mulden und Tröge abfällt.

Wie die 13 Tröge zu verschiedenen Zeiten mit der Wasserableitung begonnen hatten, so hörten sie damit auch zu verschiedenen Zeitpunkten wieder auf. Zunächst setzte das Wasser bei denjenigen Trögen aus, die als letzte zu tropfen begonnen hatten, nämlich den mit dichtem Gebüsch bedeckten Nrn. 3, 2 und 5, dann 4 und 1; die übrigen folgten, und um 24.00 Uhr des 31. Mai floß Wasser nur noch aus Trog Nr. 12. Am kommenden Morgen, dem 1. Juni, war auch in seinem Abflußrohr das Wasser versiegt. Von 21.00 Uhr am 30. Mai war kein Regen mehr gefallen.

Wir haben die Ergebnisse dieses Versuchs in Tabelle 13 zahlenmäßig und einen Teil davon in Abb. 19 graphisch dargestellt. Diese Figur besteht aus zwei Koordinatensystemen : Auf der Abszissenachse des obern finden wir die Versuchsdauer mit Tag und Stunden eingetragen; auf der dazugehörigen Ordinate ist die durch die Rohre ab-

Tab. 13 Versuche über die Durchsickerung von Regenwasser durch Erdschichten gleichen Volumens, aber verschiedener Art und Bewachsung auf der N-Terrasse des Land- und Forstwirtschaftlichen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule. Abflußmengen in cm^3/min. Abb. 19)

Datum 1940		Trog Nr.												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	h													
28. Mai	24^{00}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29. Mai	8^{30}	31,8	0	0	0	10,8	27,9	36,6	43,0	0	6,6	23,8	52,5	0
	10^{15}	39,5	0	0	0	15,0	30,1	35,8	35,0	0	11,9	32,0	47,0	5,9
	11^{30}	31,5	0	0	0	14,3	24,5	27,5	27,6	0	13,0	25,0	38,5	8,7
	15^{15}	153,0	80,0	0	0	98,0	106,5	110,0	114,0	0	93,0	109,0	122,0	113,0
	16^{45}	70,0	42,0	0	0	53,5	57,0	58,5	57,0	3,4	56,5	53,0	59,0	45,0
	18^{00}	48,0	17,5	0	0	29,0	34,0	38,0	33,0	6,0	33,0	33,5	37,5	26,5
30. Mai	7^{45}	20,0	12,0	15,0	18,0	18,0	24,0	27,0	24,0	25,5	26,0	24,0	28,0	23,0
	9^{45}	11,5	4,0	6,0	9,5	11,0	15,0	17,0	15,0	13,5	16,0	14,5	18,5	15,0
	12^{00}	8,0	1,1	3,5	6,0	6,5	10,5	13,0	10,5	9,0	11,0	10,0	11,5	9,5
31. Mai	7^{30}	2,5	0	0,6	1,5	1,0	2,5	3,5	3,0	3,2	4,0	3,5	5,0	4,5
	10^{00}	1,9	0	0	0,5	0	2,0	2,5	2,0	2,0	2,8	2,0	3,3	2,3
	12^{00}	0,05	0	0	0	0	1,0	1,0	1,5	1,4	1,6	1,0	3,0	1,4
	14^{00}	0	0	0	0	0	0,4	0,3	0,7	0,4	0,8	0,3	2,0	0,4
	16^{00}	0	0	0	0	0	0,2	0,1	0,4	0	0,4	0,1	1,5	0,1
	18^{00}	0	0	0	0	0	0	0,1	0,3	0	0,3	0	1,2	0,05
	24^{00}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,3	0
1. Juni	8^{30}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abflußdauer in Stunden		53,5	40,3	26,8	27,8	49,5	57,5	63,5	63,5	47,3	63,5	57,5	72,0	57,8

fließende oder abtropfende Menge des Sickerwassers in Kubikzentimeter/Minuten dargestellt. Die Abszissenachse des untenstehenden Koordinatensystems gibt ebenfalls die Zeit an, und die Beschriftung der darüberliegenden Abszissenachse gilt auch für sie. Auf der dazugehörigen Ordinate sind die Niederschlagsmengen während der einzelnen Stunden eingetragen. Die Höhe der aufrechtstehenden Rechtecke stellt also die Niederschlagsmenge in Millimetern der betreffenden Stunde dar, wie sie von den Pluviometerstreifen der kaum 300 m von der Meßstelle entfernten Schweizerischen Meteorologischen Zentralanstalt in Zürich abgenommen wurden. Um das Bild (Abb. 19) nicht allzu unübersichtlich zu gestalten, haben wir nicht die Kurven sämtlicher dreizehn Tröge eingetragen, sondern unter ihnen nur sechs ausgewählt, und zwar in der Weise, daß daraus ein Bild von dem spezifischen Verhalten einzelner Tröge und von der Verschiedenartigkeit ihrer Wasserabgabe ersichtlich ist.

Trog Nr. 12 ist derjenige, der während der längsten Dauer Sickerwasser abgibt, der also einen Tropfen empfangener Regenmenge am längsten zurückbehält und am gleichmäßigsten wieder abgibt. Er gehört mit zu jenen Trögen, bei denen schon 19½ Stunden nach dem Beginn des Regens Sickerwasser abfloß. Diese Wasserabgabe dauert 72 Stunden, also noch 35½ Stunden über das Ende des Regenfalls hinaus. Nehmen wir, wie dies im groben Mittel etwa zutreffen mag, an, daß die Steilwände unserer Trogeinfassung nach dem Aussetzen des Regens jedesmal noch je eine Stunde lang naß bleiben, so sind sie in unserer Regenperiode vom 26. Mai bis zum Ende des Versuchs, d. h. bis am 1. Juni, 9.00 Uhr, 49 Stunden lang naß. Während dieser Zeit wären es auch die supponierten Flächen unterhalb der Abflußrohre; während die ersteren aber rasch trocknen, bleiben die letzteren noch so lange benetzt, als Sickerwasser abfließt. Das macht für Trog Nr. 12 insgesamt 84 Stunden aus. Das bedeutet aber für die ins Auge gefaßte Regenperiode eine Verlängerung der Benetzung um das 1,7fache, also annähernd das Doppelte. Bei jedem Regenfall, der in der Niederschlagsmenge und Verteilung dem von uns betrachteten Fall gleich oder ähnlich ist, werden im großen ganzen die Verhältnisse innerhalb derselben Größenordnung verlaufen, d. h. daß die durch Sickerwasser benetzte Wand um das 1,5- bis 2fache länger naß ist als die übrigen Steilwände der Trogeinfassung. Diese Verhältnisse lassen sich in ihrem Wesen unschwer auf die Felswand in der Natur übertragen. Wie verhalten sich nun hinsichtlich der Abgabe von Sickerwasser die andern Tröge ? Am nächsten kommen dem Trog Nr. 12 diejenigen Nrn. 7, 8 und 10, dann 13 mit Benetzungszeiten der Sickerwasserflächen, die das 1,6fache der nur regenbenetzten Flächen ausmachen. Dann folgen Nrn. 6, 11, 9 und 1 mit der je 1,4fachen

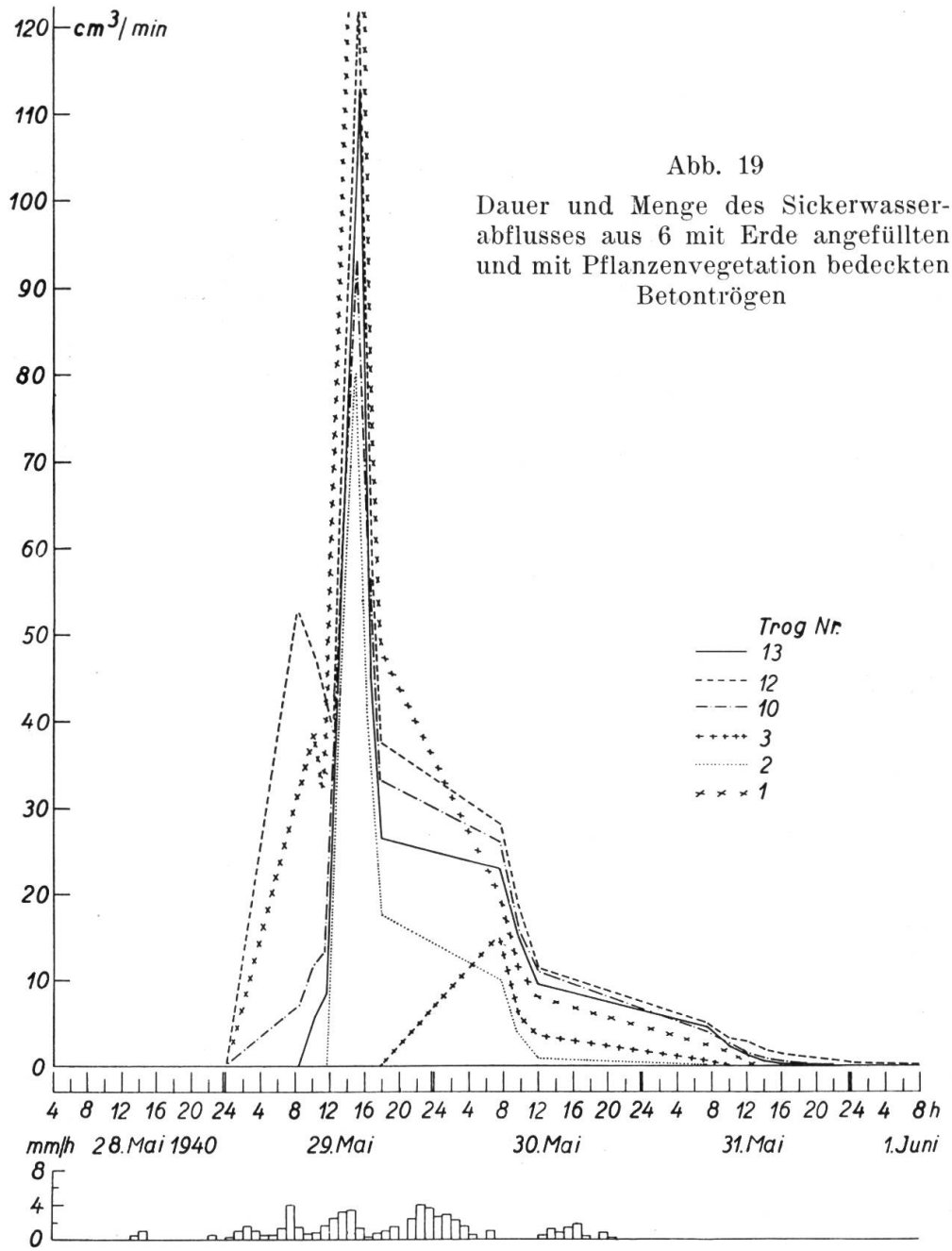


Abb. 19
Dauer und Menge des Sickerwasserabflusses aus 6 mit Erde angefüllten und mit Pflanzenvegetation bedeckten Betontrögen

und schließlich die übrigen Tröge mit der 1,3fachen Benetzungsdauer. Wir sehen also, daß, falls das Sickerwasser nicht durch ein vorstehendes Rohr abgeleitet, sondern an einer unterhalb der Austrittstelle des Wassers abfallenden Steilwand abfließen würde, diese in jedem Fall gegenüber den anderen Steilflächen, die nur vom fallenden Regen direkt benetzt werden, eine Vorzugsstellung einnimmt. Am wenigsten wirksam in der Verlängerung der Benetzungsdauer zeigen sich die Tröge Nrn. 3 und 4. Das ist nicht zu verwundern. Sie empfangen viel weniger Regenwasser als die übrigen; denn das Laubwerk ihres üppig entwickelten,

dichten Gesträuches (*Forsythia,* Wildrebe usw.) leiteten einen beträchtlichen Teil des fallenden Regens nach allen Seiten, also außerhalb des Troges ab, so daß nur ein geringer Teil des Wassers vom Erdreich aufgenommen wird. Solche, durch Art und Dichte der Bewachsung geschaffenen unterschiedlichen Verhältnisse spielen ja auch an der Felswand eine bedeutende Rolle. Es ließe sich nun versuchen, das verschiedene Verhalten unserer Tröge durch die Verschiedenheit der die Durchsickerung des Wassers bestimmenden Faktoren, Art der Erdfüllung, Bewachsung usw. im einzelnen zu erklären. Das liegt nicht in unserer Absicht. Dazu sind unsere Messungen zu grob, und namentlich liegen die Zeitpunkte, an denen die Bestimmung der Abflußmengen bestimmt wurde, zu ungleich und vielfach zu weit auseinander. Uns interessiert einzig das Wesen der Erscheinung und die Größenordnung ihres Ausmaßes, eben so weit, als sie uns helfen, die Sickerwasserstreifen und damit die « Tintenstriche » als vielgestaltige Standorte der Algenvegetation des nackten Gesteins zu erklären.

Tab. 14 Versuche über die Durchsickerung von Regenwasser durch Erdschichten gleichen Volumens, aber verschiedener Art und Bewachsung auf der Nord-Terrasse des Land- und Forstwirtschaftlichen Institutes der Eidg. Techn. Hochschule. Abflußmengen in cm^3/min. (Abb. 20)

Datum 1940		Trog Nr.												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
	h													
10. Sept.	8^{00}	0	0	0	0	0	38,5	60,0	18,6	0	0	0	34,6	18,0
	10^{00}	0	0	0	0	7,0	22,0	31,0	20,5	0	0	0	22,5	15,5
	14^{30}	0	0	0	0	53,0	62,0	66,0	59,0	27,0	0	0	47,0	49,0
	18^{00}	77,0	85,0	37,0	69,0	86,0	97,0	96,0	96,0	98,0	81,0	91,0	124,0	140,0
11. Sept.	8^{00}	6,0	2,0	3,0	6,0	6,0	11,0	14,0	12,0	13,0	13,0	10,5	11,5	10,0
	18^{00}	8,0	1,0	2,5	6,5	7,0	10,5	13,0	11,0	12,0	12,0	11,0	12,0	11,5
12. Sept.	8^{00}	5,7	0	2,0	4,5	4,0	7,0	8,5	8,0	8,5	8,5	7,0	8,9	8,6
	11^{00}	2,7	0	0,5	1,7	1,4	5,0	5,6	5,0	5,8	5,4	3,5	6,0	6,0
	15^{00}	0	0	0	0	0	2,5	2,6	2,4	3,0	2,8	0,7	3,3	3,2
	18^{00}	0	0	0	0	0	1,4	1,6	1,6	2,1	1,8	0,2	2,5	2,3
	21^{45}	0	0	0	0	0	1,5	1,2	1,2	1,7	1,4	0,3	2,0	2,0
13. Sept.	8^{00}	0	0	0	0	0	0,5	0,5	0,5	1,2	0,6	0,1	1,3	1,0
	12^{00}	0	0	0	0	0	0	0	0	0,7	0	0	0,9	0,6
	18^{00}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0
	21^{00}	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Abflußdauer in Stunden		45	38	45	45	53	76	76	82	75,5	64	64	85	82

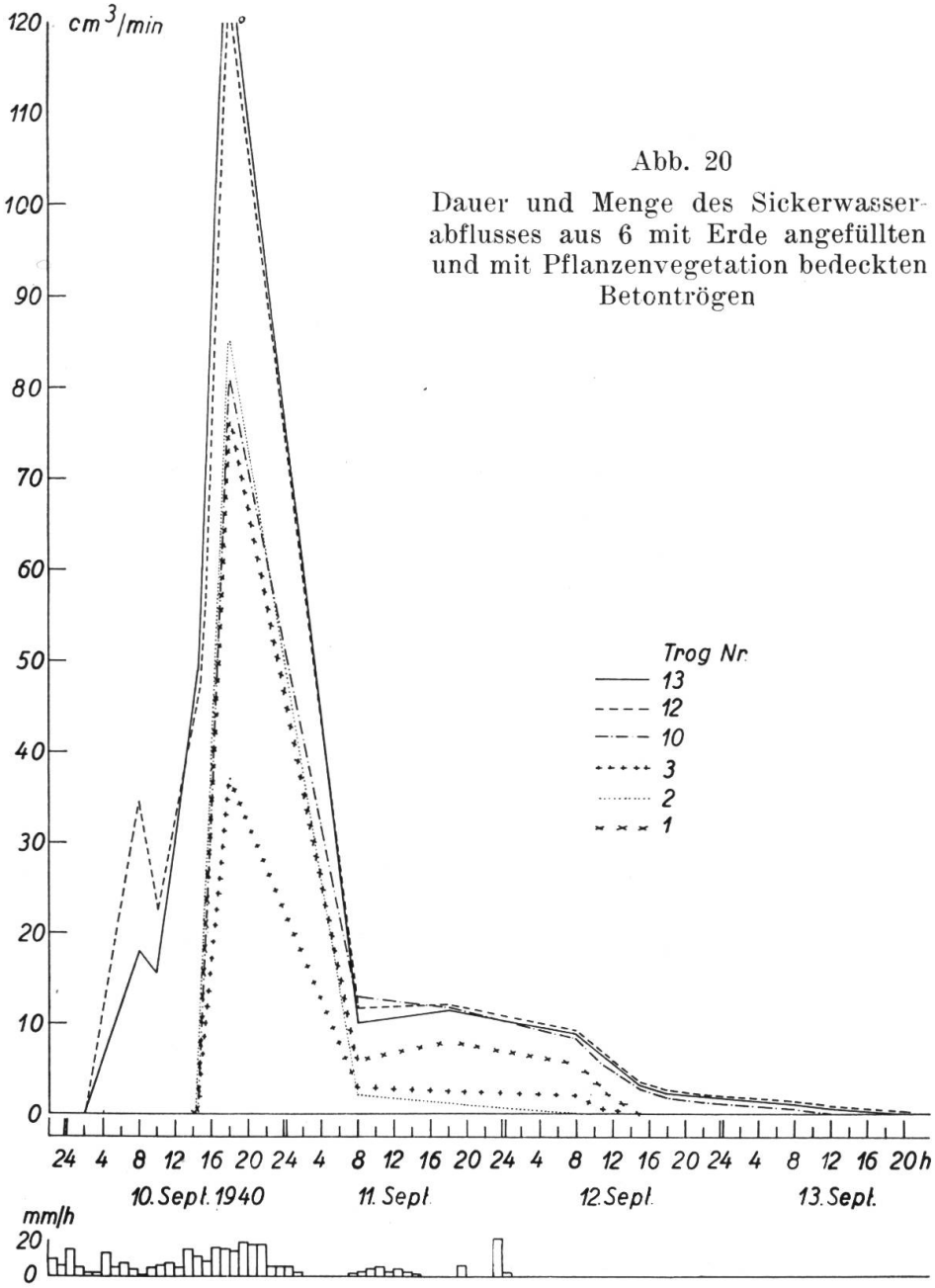


Abb. 20
Dauer und Menge des Sickerwasserabflusses aus 6 mit Erde angefüllten und mit Pflanzenvegetation bedeckten Betontrögen

Eine ähnliche Meßreihe unternahmen wir gegen Ende des Sommers vom 9. bis 13. September des gleichen Jahres. Am 9. des Monats um 6.10 Uhr begann ein recht beträchtlicher Regenfall, und dieser dauerte in wechselnder Stärke und mit nur kurzen Unterbrüchen bis um 1.00 Uhr des 12. September, also während insgesamt 67 Stunden, an. Während dieser Zeit fielen 87 mm. In Tabelle Nr. 14 sind wiederum die Ergebnisse dieser Meßreihe zahlenmäßig und in Abb. 20 ein Teil davon graphisch dargestellt. Die Koordinatensysteme entsprechen denjenigen der Abbildung 19. Um Platz zu sparen, haben wir wiederum nur einen Teil

der Tröge in die Abbildung aufgenommen; überdies wurden die Regenstunden und Regenmengen erst vom 9. September, 22.00 Uhr an, eingetragen. Bis zu diesem Zeitpunkt waren während 18 Stunden in ungefähr gleichmäßiger Stärke bereits 22 mm Regen gefallen. Morgens 2.00 Uhr des 10. September, also 20 Stunden nach dem Beginn des Regenfalles, waren noch sämtliche Abflußrohre trocken. Um 8.00 Uhr dagegen floß Wasser bereits aus fünf Trögen (Nrn. 6, 7, 8, 12 und 13). Um 10.00 Uhr folgte Trog Nr. 5, um 14.30 Uhr Nr. 9 und um 18.00 Uhr auch die übrigen, so daß von diesem Zeitpunkt an Sickerwasser aus allen Rohren floß.

Die Reihenfolge, in der die verschiedenen Tröge die Wasserabgabe wieder einstellten, ist im allgemeinen dieselbe wie im Mai-Versuch. Namentlich die Tröge mit kurzer Abflußdauer (Nrn. 1—5), diejenigen mit langer Dauer (Nrn. 8 und 13) und Trog Nr. 12 mit der längsten Dauer des Abflusses reihen sich in genau derselben Weise ein wie im Frühjahr. Die Tröge mit mittellanger Dauer stehen teilweise in derselben Reihenfolge. So verhalten sich Nrn. 6 und 11 wie im Mai, während sich Nrn. 8 und 10 um ein geringes verändert in die Reihe einordnen. Tatsächlich zeigt nur Trog 9 ein etwas mehr verändertes Verhalten, indem er im Frühjahr als sechster Trog, im September dagegen erst als zehnter die Abgabe von Sickerwasser einstellte. So geht aus dieser Zusammenstellung deutlich hervor, daß die Abflußdauer in sehr weitgehendem Maße von der Art der Erdfüllung und deren Bewachsung bestimmt wird.

Das größte Interesse, das unser Versuch bietet, liegt wiederum in der Frage, wie lange nach dem Ende des Regenfalles Sickerwasser aus den verschiedenen Röhren abfließt und um das Wievielfache eine supponierte Steilwand unter der Austrittstelle des Sickerwassers länger benetzt ist, als eine nur von Regenwasser benetzte Steilfläche.

In dieser Hinsicht führt der zweite Versuch zu Ergebnissen, die recht nahe an diejenigen des ersten herankommen. So dauert die Benetzung der Sickerwasserfläche bei Trog Nr. 12 um 1,7mal länger als bei einer nur regenbenetzten Fläche, ein Ergebnis, das mit dem des Mai-Versuchs vollkommen übereinstimmt. Genau stimmen auch die Tröge Nrn. 8 und 13 mit der je 1,6fachen Dauer überein. Die übrigen Werte differieren in den beiden Versuchsreihen um 6,2 % (Nrn. 7, 10 und 11), um 7,1 % (Nr. 6), um 7,7 % (Nrn. 3, 4 und 5), um 14,3 % (Nrn. 1 und 9) und um 15,3 % bei Nr. 2.

Nun wollen wir aus dieser Übereinstimmung nicht mehr herauslesen, als daraus wirklich gelesen werden darf. Nicht nach jedem Regenfall braucht die zusätzliche Benetzungsdauer, die das Sickerwasser bewirkt, der 1,1- bis 1,7fache Betrag der Regendauer zu sein. Bei geringem Regenfall fließt ja kein Sickerwasser ab, weil die gesamte aufgenom-

mene Regenmenge die Kapazität der Erdfüllung der Tröge nicht übersteigt oder nicht einmal erreicht. Bei ansehnlichen Regenfällen, wie sie unsere beiden Versuchsperioden darstellen, dagegen können Dauer und Menge der Niederschläge doch beträchtliche Schwankungen aufweisen, ohne daß das Endresultat, das für unsere Problemstellung ausschlaggebend ist, sich wesentlich verändert. Eine sehr lange Regendauer oder eine wesentlich höhere Niederschlagsmenge vermögen die Dauer des Sickerwasser-Abflusses nicht mehr stark zu beeinflussen; denn die Kapazität eines Troges, die durch die Art seiner Erdfüllung und Bewachsung bedingt ist, ist ja unter unveränderten Außen- und Innenbedingungen konstant und kann ein bestimmtes Maß nicht übersteigen.

Durch unser gesamtes Untersuchungsgebiet finden wir in nackten oder verschiedenartig bewachsenen Ansammlungen von Erde oder Detritusmaterial über steil abfallenden Felswänden, aber auch in Nischen, Trögen und auf Vorsprüngen der Steilwände selbst, Verhältnisse, die hinsichtlich der Speicherfähigkeit für das Wasser denjenigen unserer Versuchströge weitgehend entsprechen. An ihrer tiefsten Stelle fließt das Wasser ab und benetzt je nach der Menge des Sickerwassers eine größere oder kleinere Fläche der darunter abfallenden Wand.

c) Versuche zur Bestimmung der Wassermenge, die nötig ist, um eine Gesteinsoberfläche von bestimmter Größe dauernd zu benetzen

Hatten uns die im vorigen Kapitel beschriebenen Versuche und einige weitere Meßreihen, die aus Gründen der Raumersparnis hier nicht dargestellt werden sollen, die aber in ihren Ergebnissen sehr weitgehend mit jenen übereinstimmten, ein Bild verschafft über die Dauer der Sickerwasserabgabe aus Erdmassen von gleichem Rauminhalt (0,64 m^3), aber mit verschiedener Erdfüllung und verschiedener Bewachsung, so galt es nun zu prüfen, welche Mengen des Sickerwassers notwendig sind, um eine Gesteinsfläche von bestimmter Größe und unter verschiedenen Außenbedingungen dauernd naß zu halten. Zu diesem Zwecke unternahmen wir auf derselben Terrasseneinfassung einige Versuche. Wir wählten dazu die nach N exponierte und später auch die nach S exponierte der Terrasse zugekehrte Wand der Tröge Nr. 1 bzw. Nr. 11.

Aus Glasbüretten ließen wir tropfenweise und in bestimmter zeitlicher Folge Wasser auf die rauhe Oberfläche der Kunssteinfassung fallen. Die Bürettenöffnung wurde so eingestellt, daß die Wassertropfen bei ihrer Loslösung vom Glasrand durch den Stein angezogen wurden und sich ohne zu große Fallbeschleunigung in einem feinsten Film auf der Gesteinsoberfläche verteilten. Im Laufe des Versuchs, während dessen sich das Wasser im Behälter (einer 5-Liter-Weithalsflasche) mit fort-

schreitender Tageszeit erwärmte oder abkühlte, wurde die Zahl der je Minute abgegebenen Tropfen dauernd geprüft, da die durch die Temperaturerhöhung veränderte Viskosität des Wassers eine leichte Veränderung in der Abtropfgeschwindigkeit verursachte. Diese wurde nach Ablauf von je einer halben Stunde neu reguliert, so daß sie während der gesamten Versuchsdauer weitgehend konstant blieb (Tafel 3 a).

Ein erster Versuch wurde am 25. Mai 1940, einem sonnig-warmen Tage durchgeführt.

Morgens um 8.15 Uhr ließen wir auf unsere nach N exponierte, also nicht direkt besonnte Gesteinsfläche in Intervallen von je 4½ Minuten je einen Tropfen aus der Bürette fallen. Dieser Wassernachschub genügte, um unter gleichbleibenden Verhältnissen eine 1,9 dm^2 große Fläche dauernd naß zu erhalten. Natürlich wurde die Ausmessung dieser letzteren erst begonnen, nachdem sich auf der Wand zwischen benetzter und unbenetzter Fläche ein Gleichgewicht eingestellt hatte. Zu Beginn der Benetzung wurden ja auf dem mehr oder weniger porösen Gestein die Wassertropfen eine Zeitlang aufgesaugt, und zwar so lange, bis die Fläche, für die der Wassernachschub genügte, wirklich benetzt war und das nachfließende Wasser in der Hauptsache nur noch die andauernd verdunstende Wassermenge zu ersetzen hatte.

Die Verdunstungsgeschwindigkeit ist abhängig von der Porosität des Gesteins und der Beschaffenheit seiner Oberfläche und geht je Flächeneinheit um so rascher vor sich, je höher ihre Temperatur und je größer der Unterschied zwischen der Dampfspannung an der Oberfläche der Flüssigkeit und in der umgebenden Luft ist, je rascher ferner die Luftbewegung über der nassen Oberfläche, je kleiner diese selbst und je geringer schließlich der herrschende Luftdruck ist. Zahlenmäßig genau hat sich aber die Beziehung dieser Größen untereinander bisher noch nicht völlig einwandfrei feststellen lassen; vor allem fehlt es noch an einer voll befriedigenden Formel für die Zunahme der Verdunstungsmenge mit der Zunahme der Windgeschwindigkeit (*Bongards,* 1926, S. 118).

Unsere, in einem früheren Kapitel beschriebenen Temperaturmessungen haben gezeigt, daß eine Gesteinsoberfläche, die von der Sonne nicht direkt beschienen wird, die Temperatur der Luft aufweist. Sie betrug während der Dauer unseres Versuchs 14,4° C, die relative Luftfeuchtigkeit 70%; die Windgeschwindigkeit mochte ungefähr 1 m/sek betragen.

1 Tropfen entsprach (Mittel aus 100 Tropfen) 0,06 cm^3. Die Benetzung der Wand erfolgte also durch einen dauernden Strom von 0,013 cm^3/min. Dies entspricht einem Wassernachschub von 1 cm^3 in

77 Min. Diese Menge genügt also, um unter den gegebenen Bedingungen auf der Gesteinsoberfläche 1,9 dm² zu benetzen.

Zu derselben Zeit ließen wir aus einer anderen Bürette in langsamerem Rhythmus, nämlich in Intervallen von je 8½ Minuten, Wasser abtropfen. Dies entsprach einer Benetzung von 0,007 cm³/min oder einem Wassernachschub von je 1,0 cm³ in 143 Minuten. Diese Menge ist unter den gegebenen Verhältnissen imstande, eine Fläche von 0,75 dm² naß zu erhalten. Der rund halben Wassermenge entspricht also eine ungefähr halb so große Benetzungsfläche (das Verhältnis zwischen den Wassermengen und den Größen der Verdunstungsflächen ist um ein geringes verschieden, weil die Windwirkung auf verschieden großen Verdunstungsflächen nicht genau gleich ins Gewicht fällt).

Um 10.20 Uhr desselben Tages, bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von 56% und einer Temperatur der Gesteinsoberfläche von 18,5° ließen wir Tropfen in kürzeren Intervallen, nämlich aus den Büretten Nr. I : 1 Tr./24″, Nr. II : 1 Tr./50″, Nr. III : 1 Tr./214″ und Nr. IV : 1 Tr./490″ (8 1/6 Min.) auf die Terrassenwand fallen. Die Tropfgeschwindigkeiten aus den Büretten I—IV standen also im Verhältnis von 20,5 : 9,8 : 2,3 : 1. Die entsprechenden benetzten Flächen I—IV maßen 10,0 dm², 5,0 dm², 1,5 dm² und 0,5 dm². Sie standen also im Verhältnis von 20 : 10 : 3 : 1; dieses kommt damit dem Verhältnis der vier Tropfgeschwindigkeiten nahe genug, um die Gesetzmäßigkeit, nach der die Gesteinsbenetzung durch bestimmte Wassermengen erfolgt, zu veranschaulichen.

Reduzieren wir die Wassermengen, mit denen wir um 8.15 Uhr den Stein benetzten, auf die ihnen entsprechenden Werte um 10.20 Uhr, so sehen wir, daß die um 10.20 Uhr durch eine bestimmte Wassermenge benetzte Fläche kleiner ist als um 8.15 Uhr.

Auf eine Tropfenfolge nach je 214″ zurückgerechnet, ergibt sich für Bürette III um 8.15 Uhr eine Fläche von 2,4 dm², gegenüber einer solchen von 1,5 dm² um 10.20 Uhr; und bei Bürette IV eine Fläche von 0,8 dm² gegenüber 0,5 dm² um 10.20 Uhr. In beiden Fällen ist das Größenverhältnis der benetzten Flächen von 8.15 Uhr und 10.20 Uhr 1,6 : 1, d. h. also, daß derselbe Wassernachschub um 8.15 Uhr eine 1,6mal größere Fläche zu benetzen vermag als um 10.20 Uhr. Mit fortschreitender Tageszeit wird die benetzte Fläche immer kleiner, bis sie gegen Abend, wenn die Temperatur der Gesteinsoberfläche sinkt, die relative Luftfeuchtigkeit dagegen ansteigt, wieder größer wird. Eine ganze Reihe von ähnlichen Messungen an verschiedenen Sommertagen haben zu weitgehend denselben Ergebnissen geführt.

Solche Untersuchungen wiederholten und erweiterten wir anfangs desselben Jahres an derselben Meßstelle. Wir gingen dabei in erster Linie

darauf aus, zu ermitteln, innerhalb welcher Grenzen bei gleichmäßigem Wassernachschub der Schwankungsbereich der Größe der benetzten Fläche im Laufe eines Tages liegen kann. Auf der Höhe der Büretten-öffnungen stellten wir einen Thermo-Hygrographen auf, durch den wir während der Versuchsdauer (vom 2. bis zum 8. September 1940) den Gang der relativen Feuchtigkeit und der Temperatur der Luft registrierten. Die dabei erhaltenen Kurven sind in Abb. 21 wiedergegeben. Die Versuche fielen in eine ausgesprochene sommerliche Schönwetterperiode.

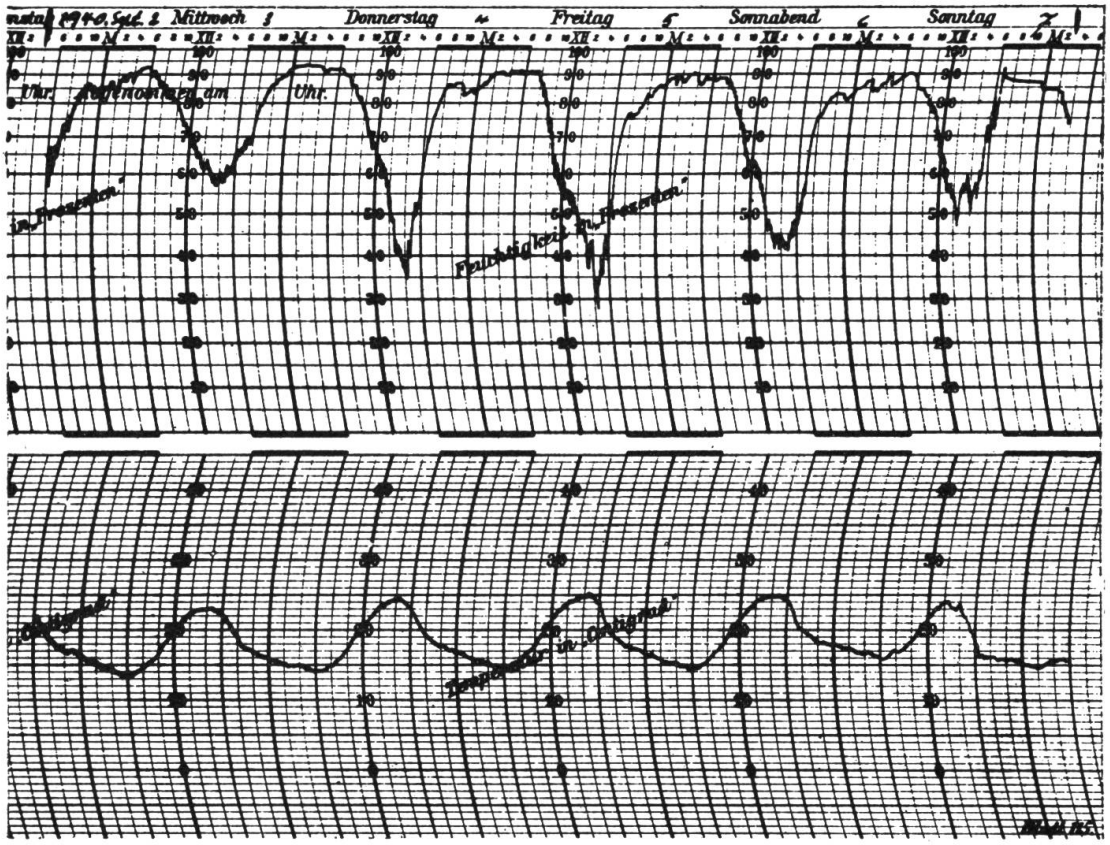


Abb. 21
Gang der Temperatur und der relativen Feuchtigkeit der Luft während der Dauer der Wandbenetzungsversuche vom 3. bis zum 8. September 1940

Versuchsbedingungen und -ergebnisse des 4. September sind in Tabelle 15 dargestellt. Es geht aus ihr in erster Linie die Tatsache hervor, daß eine Wassermenge von 0,14 cm^3/min (d. h. 2,3 Tropfen/min) zur Zeit der intensivsten Verdunstung (um 16.45 Uhr) eine Fläche zu benetzen vermag, die nicht ganz den dritten Teil derjenigen Fläche ausmacht, die in der Morgenfrühe (um 7.30 Uhr) von derselben Wassermenge benetzt wurde.

Tab. 15 Benetzungsversuch einer Steilfläche am 4. September 1940 auf der nach N exponierten Wand der Gartenterrasse

Tageszeit	Wasserabgabe in cm³/min	Rel. Luftfeuchtigkeit in %	Lufttemperatur[1] in °C	Sättigungsdefizit in mm	Größe der benetzten Fläche in dm²
7^{30}	0,14	85	14,5	1,8	15,0
9^{00}	0,14	81	16,0	2,6	11,0
12^{00}	0,14	70	20,0	5,2	9,2
14^{00}	0,14	63	22,5	7,6	5,5
16^{15}	0,14	60	23,0	8,5	4,8
16^{45}	0,14	60	23,5	8,8	4,1
18^{15}	0,14	66	21,5	6,6	6,2

[1] Da die Terrassenwand nicht besonnt war (N-Exposition), hatte sie während der gesamten Versuchsdauer die Temperatur der Luft.

Ein ähnliches Ergebnis lieferte ein Versuch, der am 7. September unter vergleichbaren Verhältnissen auf derselben N-exponierten Wand durchgeführt wurde (Tab. 16).

Tab. 16

Tageszeit	Wasserabgabe in cm³/min	Rel. Luftfeuchtigkeit in %	Lufttemperatur in °C	Sättigungsdefizit in mm	Größe der benetzten Fläche in dm²
7^{00}	0,03	88	15,0	1,6	2,03
8^{30}	0,03	80	16,5	2,8	2,00
10^{00}	0,03	68	19,0	5,3	1,15
11^{40}	0,03	62	21,5	7,4	0,81
12^{40}	0,03	58	22,5	8,7	0,60
14^{15}	0,03	47	24,5	12,2	0,50
14^{45}	0,03	42	25,0	13,8	0,48
15^{15}	0,03	42	25,0	13,8	0,48
15^{30}	0,03	43	25,0	13,5	0,55
16^{00}	0,03	43	25,0	13,5	0,53

Die Verringerung der benetzten Fläche in der Zeit von 7.00 bis 16.00 Uhr auf den rund vierten Teil ist in erster Linie dem größeren Sättigungsdefizit der Luft und der höheren Erwärmung der Verdunstungsfläche zuzuschreiben.

Viel bedeutender sind die Schwankungen in der Größe der benetzten Fläche, wenn die Sonne darauf scheint und die Wand sich um einen

namhaften Betrag über die Temperatur der Luft hinaus erwärmt. Über die Größenordnung dieser Schwankung gibt ein Versuch Auskunft, den wir am 5. September 1940, einem sonnenklaren Tage, auf der nach S exponierten Wand der Versuchsterrasse (Trog Nr. 11) durchführten.

Tab. 17 Benetzungsversuch einer nach S exponierten Wand am 5. September 1940

Tageszeit	Wasserabgabe in cm³/min	Rel. Luftfeuchtigkeit in %	Lufttemperatur in ° C	Sättigungsdefizit in mm	Größe der benetzten Fläche in dm²
7^{00}	1,16	90	14,0	1,2	53,0
8^{00}	1,16	85	15,0	2,2	51,5
9^{00}	1,16	79	16,5	2,9	36,6
10^{00}	1,16	73	18,0	4,2	24,0
11^{00}	1,16	68	19,5	5,5	11,0
12^{00}	1,16	65	21,0	6,4	10,0
13^{00}	1,16	62	22,0	7,5	9,0

Aus Tabelle 17 geht hervor, daß die benetzte Fläche, die um 7.00 Uhr 53 dm² groß war, am frühen Nachmittag nur noch 9 dm², also rund sechsmal kleiner war.

Im Interesse einer besseren Anschaulichkeit haben wir die Zahlenwerte der Tabelle 17 in Abb. 22 graphisch dargestellt. Unten rechts im Bilde finden wir in senkrechten, schraffierten Kolonnen für die Zeit von 7.00 bis 13.00 Uhr die Temperatur (14—22° C) und unmittelbar daneben die gleichzeitige relative Luftfeuchtigkeit eingetragen. Die gegenläufige Bewegung dieser beiden Klimafaktoren, die bereits in Abb. 21 zum Ausdruck kommt, tritt auch in diesem Versuch in Erscheinung. Rechts oben ist in schwarz ausgefüllten Kolonnen der Dampfhunger, das Sättigungsdefizit der Luft eingetragen. Dieses steigt von 1,2 mm um 7.00 Uhr bis auf 7,5 mm um 13.00 Uhr. Auf der rechten Seite der Abbildung sind sieben Kreise mit verschiedenem Durchmesser und einem gemeinsamen Punkt aufgezeichnet. Diese Kreise schließen die Flächen ein, die um 7.00 Uhr (größter), um 8.00 Uhr (zweitgrößter Kreis) und zu den übrigen berücksichtigten Tageszeiten bis 13.00 Uhr (kleinste Kreisfläche) durch einen andauernden, tropfenweisen Wassernachschub von 1,2 cm³/min feucht gehalten wurden. Denken wir uns also an dem allen Kreislinien gemeinsamen Punkt eine andauernd 1,2 cm³/min liefernde Sickerwasserstelle auf einer senkrechten Felswand, so werden an einem Sommertage (unter Verhältnissen, wie sie an unserm Versuchstage

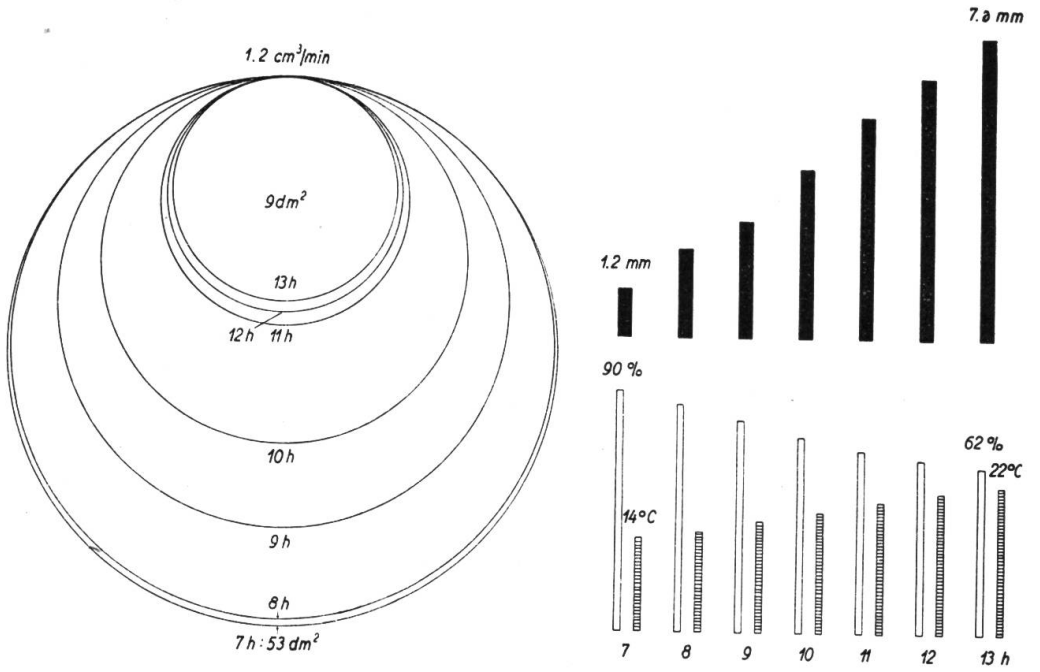


Abb. 22

Größe der benetzten Fläche auf einer nach Süden exponierten, senkrechten Kunststeinwand, die mit einer Wassermenge von 1,2 cm³/min. andauernd feucht gehalten wird, im Laufe eines Vormittages im Sommer. Auf der rechten Seite der Abbildung, unten: Temperatur (zunehmend) und relative Luftfeuchtigkeit (abnehmend); oben: Sättigungsdefizit der Luft (zunehmend)

vorlagen) Flächen benetzt werden, deren Größe (nicht Form) derjenigen unserer Kreisflächen entspricht.

Am natürlichen Standort im Gebirge mit noch geringerer relativer Luftfeuchtigkeit, größerem Sättigungsdefizit, stärkerer Erwärmung der Gesteinsoberfläche und höherer Windgeschwindigkeit dürfte die Verkleinerung, die die am Morgen benetzte Fläche im Laufe des Tages erfährt, noch wesentlich bedeutender sein.

Dieser Versuch vom 5. September 1940 zeigt, daß eine kontinuierlich nachgeschobene, tropfenweise abgegebene Wassermenge von 1,16 cm³/min genügt, um in der Ebene (zirka 400 m ü. M.) zur Zeit der intensivsten Sonnenstrahlung eine Fläche von 9,0 dm² naß zu erhalten. Diese Stelle ist bei gleichbleibender Wasserabgabe also andauernd, Tag und Nacht, benetzt und wird unter ähnlichen Verhältnissen in der Natur der Wuchsort einer üppigen Algenvegetation sein.

Unmittelbar außerhalb dieses Areals dagegen tritt im Laufe des Nachmittages während kurzer Zeit Trockenheit ein. Die betreffende Stelle ist an einem Tage wie demjenigen, an dem unsere Messungen vorgenommen wurden, von 12.00 Uhr bis in den Nachmittag hinein trocken. Eine andere, von der Tropfstelle etwas weiter entfernt liegende Fläche ist wiederum etwas länger trocken, und schließlich gelangen wir, nur

zirka einen halben Meter von der Tropfstelle entfernt, in ein Gebiet. das nur des Nachts benetzt wird. In noch größerer Entfernung erreichen wir Felsflächen, die vom Sickerwasser nicht berührt und nur von Niederschlägen befeuchtet werden.

Aus diesen Überlegungen geht mit aller Deutlichkeit hervor, wie außerordentlich stark die Feuchtigkeitsverhältnisse an der Felswand in geringer Entfernung variieren können, d. h. wie dauernd benetzte Flächen und solche, die nur durch Niederschläge befeuchtet werden, dicht nebeneinander liegen können. Was wir, von einer kleinen Wassermenge ausgehend, zeigten, läßt sich unschwer auf Verhältnisse mit größeren Sickerwassermengen übertragen.

d) Untersuchungen über den Taufall in Zürich

Für den Wasserhaushalt der Algen- und Flechtenvegetation der Gesteinsoberfläche ist der Taufall von ungleich größerer Bedeutung als für die höheren Pflanzen. Diese sind in einem Boden verwurzelt, der für das Wasser der Niederschläge ein um ein Vielfaches wirkungsvolleres Reservoir darstellt als die nackte Gesteinsoberfläche. Von dieser fließen Regen und Schmelzwasser rasch ab, und kurze Zeit (oft wenige Stunden oder gar Minuten), nachdem es zu regnen aufgehört hat, ist der Wuchsort der epilithischen Vegetation wieder trocken. Noch ungünstiger liegen die Verhältnisse in dieser Hinsicht für Steilwände, die bei schwächeren Niederschlägen nicht oder in nur sehr geringem Maße benetzt werden. In der Erde dagegen, in der die höheren Pflanzen verwurzelt sind, bleibt auch während langer Trockenperioden ein gewisser Wasservorrat erhalten.

Um einen ausgetrockneten Boden von nennenswerter Mächtigkeit gemäß seiner Kapazität mit Wasser zu versorgen, also die Lebensbedingungen der in ihm wurzelnden höheren Pflanzen hinsichtlich ihres Wasserhaushalts merklich zu verbessern, bedarf es beträchtlicher Wassermengen; dagegen kann schon eine verhältnismäßig sehr geringe Menge genügen, um die dünne Vegetationsschicht der Algen und Flechten auf der Oberfläche und die peripheren Schichten des Gesteins selbst optimal mit Wasser zu versorgen. In den meisten Fällen reicht ja schon eine Niederschlagshöhe von Bruchteilen eines Millimeters aus, um die gesamte Vegetation der Gesteinsalgen völlig unter Wasser zu setzen, ihren Wuchsort also maximal zu durchtränken. Jede zusätzliche Niederschlagsmenge vermag ihren Wasserhaushalt in keiner Weise zu verbessern.

Aus dieser Überlegung geht hervor, daß dem Taufall für die niedere Vegetation auf dem trockenen Substrat der Gesteinsoberfläche eine ausschlaggebende Bedeutung zukommen muß, ganz besonders an Wuchsorten mit lange andauernden Trockenzeiten.

Sinkt infolge der nächtlichen Ausstrahlung die Temperatur der Gesteinsoberfläche unter den Taupunkt der Luft, so wird sich ein Teil des in ihr enthaltenen Wasserdampfes auf dem Gestein bzw. auf der ihm anliegenden Vegetation kondensieren, bei Temperaturen über 0° als Tau, bei Werten genügend unter 0° als Reif.

Da aber zur Zeit der Ausstrahlung (bei Nacht) die Gesteinsoberfläche nicht nur gegenüber der darüberliegenden Luft, sondern auch mit Bezug auf die unter der Oberfläche liegenden Gesteinsschichten eine Unterkühlung aufweist, so führt dieses Temperaturgefälle nach der Oberfläche zu zu einer Kondensation auch eines Teils des im Gesteinsinnern enthaltenen Wassers, und nach der Grenzfläche zu muß die Menge dieses Kondenswassers zunehmen. L. D i e l s (1914, S. 512) beobachtete anläßlich seiner Temperaturmessungen im Gestein der Südtiroler Dolomitriffe diese Kondensation, indem sich am Fuß der Thermometer, die er 0,2—2,2 cm ins Gestein gesteckt hatte, am Morgen Wasser niedergeschlagen hatte.

Um nun die Bedeutung des Taufalls für unsere Felsvegetation mengenmäßig einschätzen zu können, sollten wir die Zahl der Tautage im Jahr und die Mengen des täglichen Taufalls kennen. Solche Erhebungen wurden aber weder in der Schweiz noch in irgendeinem anderen Lande in genügendem Umfange durchgeführt. Wohl wird von manchen meteorologischen Stationen der Taufall registriert. Aber das dabei gewonnene Material ist lückenhaft und scheint zur statistischen Verarbeitung wenig geeignet zu sein. Überdies ist ja der Taufall eine Angelegenheit insbesondere der bodennahen Luftschicht, die die Meteorologen bisher als eine Störungszone betrachteten und deshalb aus dem Bereiche ihrer Registrierungen absichtlich ausschlossen.

Sind also die Erhebungen über den Taufall schon im Gebiete der meteorologischen Stationen des Tief- und Mittellandes nur äußerst spärlich und nie über eine längere Zeitdauer ausgeführt worden, so ist es nicht verwunderlich, daß für das nackte Gestein im Gebirge überhaupt keine derartigen Angaben vorliegen.

Indessen lassen die wenigen diesbezüglichen Messungen, die in der Literatur verarbeitet worden sind, erkennen, daß der Tau in der warmen Jahreshälfte am häufigsten ist (in gemäßigten Breiten erreicht er im Herbst bei noch hohem Wassergehalt der Luft und starker nächtlicher Ausstrahlung sein Maximum) und daß seine Häufigkeit mit wachsender geographischer Breite und Meereshöhe abnimmt. Für das mittlere Norddeutschland wurden z. B. 96,6 (Wasserleben, 152 m ü. M.) bzw. 117,8 (Hochheim, 217 m), für Upsala 72,0, für Nordspanien 124,3 und für Korea 113,2 Taunächte im Jahr ermittelt (nach C o n r a d , 1936, S. B. 454).

Etwas besser sind wir unterrichtet über die Größenordnung der Taumengen je Taunacht. Diese liegen bei 0,06 mm in Ungarn (Parchinger), 0,10 in Bukowina (Parchinger), 0,08 in Montpellier (Houdaille), 0,11 in Greifswald (Mittel aus 25 Nächten, nach Leick). F. Houdaille errechnete als Mittel von 109 Taunächten des Jahres 1893 0,08 mm oder eine Gesamt-Ergiebigkeit des Taufalls von 8,31 mm Höhe im Jahr. Für den Zeitraum der Jahre 1893—1895 verteilte sich diese Menge wie folgt auf die vier Jahreszeiten, Winter 1,40, Frühjahr 1,88, Sommer 1,90, Herbst 2,49. Für das trockene Klima von Montpellier beträgt die Taumenge ungefähr 1% der jährlichen Niederschlagsmenge (nach Conrad, 1936, S. B. 453). Die größte überhaupt gemessene Ergiebigkeit des Taufalls beträgt 0,3—0,4 mm je Taunacht.

Für das Gebiet der Schweiz liegen nach freundlicher Mitteilung des Direktors der Meteorologischen Zentralanstalt in Zürich keinerlei Angaben über Taumessungen vor. Wir haben darum versucht, durch eigene Beobachtungen für unser Untersuchungsgebiet wenigstens einige Anhaltspunkte zu erlangen über die Häufigkeit des Taufalls innerhalb kurzer Zeitspannen und über die Mengen des durch Kondensation verflüssigten Wasserdampfes der Luft. Wir zeichneten also vom Frühjahr bis zum Herbst die Tage auf, an denen sich um 7.00 Uhr vormittags Taubildung feststellen ließ. Dabei berücksichtigten wir einerseits die Pflanzen im Institutsgarten und anderseits die im Garten nebeneinander ausgelegten Gesteinsblöcke, an denen wir in früheren Jahren die Temperaturmessungen durchgeführt hatten (Sandstein, Diabas, Granit, Marmor, Kalkstein und Verrucano). Leider waren die Witterungsverhältnisse im Jahre 1944 für Beobachtungen dieser Art wenig günstig, indem die Zahl der klaren Nächte verhältnismäßig gering war und immer wieder nach einer kurzen Reihe sonniger Tage mehr oder weniger lange andauernde Regenperioden eintraten.

Will man die Zahl der Taunächte für eine Gegend oder einen Ort angeben, so muß man sich bewußt sein, daß diese Zahl abhängig ist von der Natur und Beschaffenheit der Oberfläche, auf der der Taufall registriert wird.

Die Kondensation des in der Luft enthaltenen Wasserdampfes ist ja in erster Linie abhängig von der Temperatur des Taufängers bzw. seiner Unterkühlung unter die Temperatur der Luft. Nun haben wir aber bei unsern Temperaturmessungen an der Gesteinsoberfläche gesehen, daß diese Unterkühlung eine Funktion der Ausstrahlung und damit abhängig ist vom Wärmegehalt und vom Wärmeleitvermögen des Substrats. Die Natur des Taufängers spielt also neben dem Wassergehalt der Luft die Hauptrolle bei der Taubildung.

Schon aus dieser Überlegung heraus ist zu erwarten, daß die Taubildung in der Natur auf geringe Entfernung hin stark verschieden sein kann. Dies beobachten wir tatsächlich an vielen Taumorgen beim Gang zur Arbeitsstätte. Unmittelbar vor der Hausfront ist der Gartenkies trocken. In einiger Entfernung aber sind die Kieselsteine naß, was an ihrer dunkleren Färbung schon von weitem erkennbar ist. Das Straßenpflaster ist wiederum trocken, aber die asphaltierte Nebenstraße ist so naß, daß man sich unwillkürlich frägt, ob in der Nacht Regen gefallen sei. Nur unter den Bäumen blieb eine Kreisfläche, die der Projektion der Laubkrone entspricht, trocken.

Treten wir in den offenen Garten, in dem wir unsere Taumessungen durchführen, so finden wir die Blätter der Kulturpflanzen, des Grases, der Sträucher und Bäume naß, bei manchen Arten, wie z. B. bei *Hypericum calycinum,* sind sie mit dicht aneinanderschließenden, glitzernden Tautropfen bedeckt.

Ein Blick auf unsere zur Temperaturmessung ausgelegten Gesteinsklötze zeigt uns ein verschiedenartiges Bild. Bei mittelstarkem Taufall ist der obere Teil des Kalksteinblocks naß. Er hebt sich durch etwas dunklere Färbung deutlich vom trocken gebliebenen unteren Teil ab. Naß ist auch die Kuppe des Granitblocks und diejenige des Verrucano. Beim Marmor läßt sich kaum entscheiden, ob er naß geworden oder trocken geblieben ist, denn die Benetzung hat bei ihm keine Änderung der Oberflächenfärbung zur Folge. Am stärksten benetzt erscheint der schwarze Diabas, auf dessen geschliffener, geneigter Fläche kleine Bächlein die geringen Taumengen nach unten ableiten.

Vergleichen wir verschiedene ebene horizontale Flächen untereinander, wie sie in der Natur der Vegetation zur Verfügung stehen, auf die einzelnen Faktoren hin, die bei ihnen die Taubildung begünstigen, so werden wir große Unterschiede feststellen. Kompaktes Gestein von heller Farbe wird für die Kondensation des Wasserdampfes in der Luft weniger geeignet sein als ein dunkler Felsgrund, dessen Ausstrahlung unter sonst gleichen Bedingungen ja größer ist. Ackererde, Gartenkies oder gar lockerer Moorboden von dunkler Farbe werden sich abermals günstiger erweisen, weil bei ihnen der Wärmenachschub aus der Tiefe geringer ist als im kompakten Gestein, wodurch die Oberfläche sich stärker unterkühlen muß.

Blätter lebender Pflanzen aber stellen wohl die wirksamsten Taufänger dar. Bei ihnen sind die hauptsächlichsten Faktoren vereinigt, die die Kondensation des Wasserdampfes begünstigen : große Oberfläche im Verhältnis zum Volumen, geringe Wärmekapazität, oft zerschlitzte Form (große Randlänge), vielfach versehen mit Zähnen, Stacheln usw. (günstige Ansatzstellen des Kondenswassers), und zu alledem wirkt noch die

andauernd vor sich gehende Transpiration temperaturerniedrigend, so daß die Unterkühlung unter die Temperatur der Luft noch höhere Werte erreichen kann, als dies auf einer sonst gleichen, aber toten Oberfläche der Fall ist.

Zunächst werden wir die Häufigkeit des Taufalls und die Menge des kondensierten Wassers auf lebenden Pflanzenblättern ins Auge fassen. In unserm Versuchsgarten in Zürich notierten wir vom Frühjahr bis zum Herbst 1944 (Mai bis Oktober) insgesamt 83 Taunächte, nämlich deren 17 im Mai, 12 im Juni, 14 im Juli, 17 im August, 15 im September und 8 im Oktober. Diese Verteilung auf die einzelnen Monate und auch die Gesamtzahl steht in engstem Zusammenhang mit der Zahl der Regentage bzw. der Nächte mit bedecktem Himmel und dürfte in Jahren mit beständigeren Schönwetterperioden erheblich höhere Werte erreichen. Während unserer Beobachtungsperiode zeigte es sich, daß die Zahl der Taunächte im Laufe eines Jahres nicht wesentlich geringer ist als diejenige der klaren Nächte. Dieselbe Beobachtung machten wir auch anläßlich eines zweieinhalbwöchigen Aufenthaltes in Arosa vom 9. bis zum 26. August 1944, während dessen sich mit Ausnahme zweier Regentage auf der offenen Wiesenfläche jeden Morgen Tau nachweisen ließ.

Taufall auf lebenden Laubblättern

Die Stärke der Wasserkondensation in einer Taunacht bestimmten wir einerseits auf den Blättern eines Apfelbaumes von strauchartigem Wuchs und anderseits auf denjenigen einer dichten Pflanzung von *Hypericum calycinum*.

Die Bestimmung der in einer Nacht gefallenen Taumenge ist auf Laubblättern nicht ganz leicht. Auf denjenigen des Apfelbaums, des Kürbis, des Tabaks und vieler andern Pflanzen wird das Blatt auf seiner ganzen Oberfläche, bei manchen Arten sogar beidseitig (Apfelbaum, Johanniskraut u. a.) benetzt. Die Tröpfchen kondensierten Wassers vereinigen sich rasch und fließen über den Blattrand oder am Blattstiel herunter. Nur wenn die Blattspreite konkav, in der Mitte also etwas niedergedrückt ist, sammelt sich der Tau der Oberseite, und so kann das Blatt zur Messung verwendet werden. Auf der Unterseite ist bei horizontaler Stellung des Blattes die Taubildung geringer. Das Wasser bleibt darum ohne weiteres haften. Bei den Untersuchungen am Apfelbaum wurden darum derart ausgebildete Blätter mit konkav eingewölbter Spreite, die in horizontaler Lage am Zweige standen und von Nachbarblättern in ihrer Ausstrahlung nicht gehindert wurden, ausgewählt.

An vier aufeinanderfolgenden Tagen wurde die auf den Apfelblättern gefallene Taumenge bestimmt. Vormittags gegen 7.00 Uhr, also kurz bevor die Sonnenstrahlen hinter einer Baumgruppe hervor in den Obst-

garten fielen, wurden einige Dutzend Blätter, die den oben beschriebenen Anforderungen genügten, mit einer gut schneidenden Schere unter ihrer Spreite abgeschnitten und mitsamt dem an ihnen haftenden Tau in ein weites Glasgefäß fallen gelassen. Am Grunde desselben sammelte sich ein Teil des Wassers, während ein anderer Teil an der Blattoberfläche haften blieb. Im verschlossenen Behälter wurde das Wasser vom gesammelten Blattmaterial abgeschüttelt. Dieses Wasser wurde gewogen. Die Blätter aber wurden zwischen Filtrierpapier getrocknet, und aus der Gewichtsdifferenz des Papiers vor und nach der Trocknung vermochten wir auch die Menge des durch Adhäsion festgehaltenen Wassers zu erfassen. Nun planimetrierten wir die Flächen der verwendeten Apfelblätter aus und konnten somit die Gewichtsmenge Wassers errechnen, die in der betreffenden Taunacht auf die Flächeneinheit der Blätter gefallen war.

Etwas einfacher gestaltete sich die Arbeit mit den Blättern von *Hypericum calycinum*. Auf ihrer Oberfläche vereinigen sich die einzelnen Tautröpfchen weit weniger leicht untereinander; auch haften sie auffallend stark am Blatt. Die Gefahr des Abfließens ist also weit geringer. Die Auswahl der im Versuch zu verwendenden Blätter war damit etwas leichter.

Versuchsergebnisse

Am 22. September, einem Tag mit verhältnismäßig starkem Taufall, sammelten wir 42 Blätter des Apfelbaums, die zusammen eine Fläche von 0,166 m² bedeckten (Blattfläche einfach gerechnet). Auf ihnen gewannen wir eine Taumenge von 25,5 g. Dies entspricht einer gleichmäßig über eine Fläche verteilten Schicht von 0,154 mm Höhe, also einer Niederschlagshöhe von demselben Ausmaß.

Am 23., 29. und 30. September wiederholten wir solche Messungen und erhielten dabei auf den Apfelblättern Taumengen, die einer Niederschlagshöhe von 0,101 mm (23. September; Blattfläche 0,192 m²), 0,182 mm (29. September, Blattfläche 0,186 m²) und 0,048 mm (30. September, Blattfläche 0,176 m²) entsprachen. Aus diesen Zahlen ergibt sich ein Mittelwert von 0,137 mm.

An denselben Tagen bestimmten wir auch die Taumengen auf je einigen hundert Blättern von *Hypericum*. Dabei ermittelten wir folgende Werte :

am	22.	September	0,143 mm	(315	Blätter	von	zusammen	0,293 m²)
»	23.	»	0,098 mm	(466	»	»	»	0,351 m²)
»	29.	»	0,167 mm	(312	»	»	»	0,287 m²)
»	30.	»	0,078 mm	(650	»	»	»	0,469 m²)

Mittelwert aus vier Taunächten 0,122 mm.

An den einzelnen Tagen zeigt sich die je Flächeneinheit kondensierte Wassermenge ziemlich verschieden. Auf den Apfelblättern ist diejenige des taureichsten Tages 3,8mal, auf den *Hypericum*-Blättern dagegen 2,1mal größer als der entsprechende Wert der tauärmsten Nacht. Auch die beiden Versuchspflanzen erweisen sich in ihrer Fähigkeit, Tau niederzuschlagen, verschieden; doch liegen die unter ihnen vergleichbaren Werte (Mittelwerte 0,137 : 0,122) innerhalb derselben Größenordnung.

Aus den Mitteilungen einer großen Zahl von Physiologen geht hervor, daß dem Taufall im Wasserhaushalt der höhern Pflanzen nach verschiedenen Richtungen hin eine nicht zu unterschätzende Bedeutung zukommt. Dabei spielen der Zeitpunkt und die Zeitdauer, während deren das kondensierte Wasser auf den Blättern liegt, eine größere Rolle als die Menge desselben. Die Dauer der Blattbenetzung aber ist von einer so großen Zahl verschiedener Faktoren abhängig, daß diesbezügliche Werte von allgemeiner Gültigkeit kaum angegeben werden können.

Der Landwirt zieht zur Zeit der Heuernte morgens 4 Uhr aus, um sein Gras taufrisch zu mähen, denn er weiß, daß vom Zeitpunkt des Sonnenaufgangs an der Tau rasch wegdunstet und daß eine halbe oder eine ganze Stunde später das auf dem Osthang stehende Gras schon trocken sein kann. Länger bleibt der Tau auf dem West- oder gar auf dem Nordhang liegen. Anders verhält es sich im Spätherbst. Gehen wir in dieser Jahreszeit durch einen auf einer horizontalen Fläche gelegenen Kleeacker, so können wir gegen Ende eines sonnenklaren Tages wohl die am höchsten gelegenen Blätter und Stengel trocken finden; an den nassen Schuhen aber erkennen wir, daß das Innere des Rasens noch beinahe ebenso naß ist, wie es am frühen Vormittag war. Ja im Herbst kann man vielfach beobachten, wie sich wenige Minuten, nachdem sich die Strahlen der untergehenden Sonne von einer Wiese zurückgezogen haben, schon Abendtau auf den Blättern niederschlägt. Bei unsern Taumessungen in der *Hypericum*-Pflanzung konnten wir oft feststellen, daß gegen Ende eines sonnigen Herbsttages wohl die oberflächlich gelegenen Schosse trocken, das Innere des dichten Bestandes aber vom Tau des vorangegangenen Morgens noch völlig durchnäßt war. In manchen Hanglagen kann es vorkommen, daß die taubenetzten Pflanzen an der Oberfläche ihrer Blätter während einer Reihe von Tagen nicht trocken werden, trotzdem jeden Tag die Sonne scheint, und viele Stunden lang kann der Tau liegen bleiben, wenn sich nach Sonnenaufgang der Himmel bedeckt.

Die Raschheit, mit der der Tau wegdunstet, hängt in erster Linie von der Wetterlage ab (wolkenloser oder bedeckter Himmel, Windstärke), von der Jahreszeit (Lufttemperatur, Intensität der Sonnen- und

Himmelsstrahlung), von der Lage des Blattes (horizontale Fläche oder Richtung und Neigung des Hanges, Stellung der Blätter am Baum, am Zweig oder Stengel), sodann von der Beschaffenheit des Blattes selbst (Größe, Form, Farbe und Bau des Gewebes), also von einer großen Zahl von Faktoren, die mit Hinsicht auf die Verdunstung des Taus in komplizierter Weise ineinanderspielen.

Nun ist für unsere Algenvegetation nicht diejenige Taumenge ausschlaggebend, die sich auf Gras und Laub niederschlägt; für sie spielt vielmehr jene Wassermenge eine Rolle, die als Tau auf eine nackte bzw. von einer sehr dünnen Vegetationskruste bewachsene Gesteinsoberfläche fällt. Der Versuch, diese Menge zu ermitteln, begegnet aber nicht geringen Schwierigkeiten.

Fragen wir bei Bergleuten, Bergsteigern, Jägern usw. nach taunassem Gestein, so wollen sie solches nicht beobachtet haben. Tatsächlich ist es keineswegs leicht, festzustellen, ob eine Fläche anstehenden Gesteins vom Tau benetzt ist oder nicht. Dies steht offenbar damit im Zusammenhang, daß ein in seinen oberflächlichen Schichten trockener Fels nennenswerte Wassermengen zu verschlucken vermag, ohne daß dies an seiner Oberfläche sichtbar in Erscheinung treten würde. Da nun die verhältnismäßig geringen Taumengen in kleinsten Quantitäten sich auf dem Gestein niederschlagen, so werden diese andauernd ins Innere des Substrats gezogen. Erst wenn das für eine bestimmte Gesteinsart charakteristische Fassungsvermögen erschöpft ist, bleibt der Tau an der Oberfläche haften oder fließt, wenn die Fläche geneigt ist, in kleinsten Bahnen ab.

Natürlich verhalten sich in dieser Hinsicht verschiedenartige Gesteine unterschiedlich. Dies beobachteten wir auch an unsern im Garten ausgelegten Blöcken. Am leichtesten läßt sich der Tauniederschlag auf der geschliffenen Oberfläche des harten und kompakten Diabas feststellen, ebenso auf dem Verrucano. Von einer bestimmten Menge aufgenommenen Wassers an macht sich am Kalkstein ein Farbumschlag bemerkbar, woraus ein Taufall von nennenswertem Ausmaße abgelesen werden kann. Weniger deutlich zeigt er sich auf dem Granit, und erst nach einer verhältnismäßig starken Durchtränkung des Gesteins läßt sich beim weißen Marmor entscheiden, ob seine Oberfläche wirklich benetzt sei.

Auf der glänzenden Oberfläche des horizontal ausgelegten Diabas schlägt sich der Tau als eine aus feinsten Tröpfchen zusammengesetzte Schicht von mattem Aussehen zunächst in den Ecken nieder, folgt dann den vier Kanten und dringt von hier aus in Form einer nach innen ellipsoidisch begrenzten Fläche, deren Achsen den Mittellinien der Länge

und Breite entsprechen, nach dem Mittelpunkt der Platte vor. Ist dieser erreicht, so hat die weitere Kondensation eine Vergrößerung der Tautröpfchen zur Folge. Diese vereinigen sich immer mehr untereinander, so daß schließlich (bei starkem Taufall) eine mehr oder weniger kontinuierliche Wasserschicht auf der Gesteinsfläche liegt. In derselben Richtung, d. h. von den Ecken und Kanten her gegen das Zentrum der Platte zu fortschreitend, erfolgt mit dem Höhersteigen der Sonne auch die Trocknung. Die im Verhältnis zu den mittleren Partien an den Ecken und am Rande der Platte rascher vor sich gehende Abkühlung zur Zeit der Ausstrahlung und die raschere Erwärmung zur Zeit der Einstrahlung tritt in dieser Erscheinung sichtbar zutage.

Beim Kalksteinblock (siehe Tafel 2 a) benetzen sich zuerst die Zacken, Kämme und Kuppen seines am höchsten gelegenen Teils. Bei schwachem Taufall werden überhaupt nur sie benetzt. Je stärker aber die Kondensation ist, um so tiefer greift die Zone der Benetzung in die unteren Partien hinab, und immer läßt sich in der Farbänderung, die der Kalkstein durch die Benetzung erleidet, die Grenzlinie zwischen benetzter und trockener Oberfläche deutlich erkennen.

Ein Blick auf den Diabas- oder Kalkblock kann uns in der Morgenfrühe sofort darüber orientieren, ob wenig oder viel Tau gefallen sei, und bei nicht zu starkem Taufall würde sich die Ermittlung der benetzten Fläche als ein ziemlich gutes Maß für die Stärke der erfolgten Kondensation erweisen.

Es interessierte uns nun, zu ermitteln, welche Mengen kondensierten Wassers sich innerhalb eines eng begrenzten Versuchsfeldes auf der Oberfläche verschiedenen Materials absetzen und in welchem Verhältnis dieselben zueinander und zu den auf Laubblättern festgestellten Taumengen stünden. So bestimmten wir an einer Reihe von Tagen den Tau, der sich einerseits auf zwei in Form und Größe gleichen Flächen eines geneigten Glasdaches und fünf horizontal ausgelegten Glasscheiben und anderseits auf einer Eisenblechplatte und auf der geschliffenen Oberfläche unseres Diabasblocks niederschlugen.

Tauniederschlag auf Glasplatten

Einen Teil der Versuchshausanlagen des Institutes für spezielle Botanik unserer Hochschule bildet die Vegetationshalle, ein Glasbau von 100 m² Bodenfläche und 5 m Firsthöhe mit einem Satteldach, dessen eine Fläche mit 30° Neigung nach Westen abfällt. Das Dach ist gefügt aus Glasplatten von je 50 cm Breite, die oben und unten übereinander greifen, während sie seitlich in Metallrahmen eingekittet sind. Diese verlaufen also vom First bis an den unteren Rand und teilen jede der beiden

Dachflächen in eine größere Anzahl parallel abwärts verlaufender Glasfelder (Tafel 4 b). Durch fünf offenstehende Glasportale — die Flügeltüren sind beseitigt — steht der Innenraum dieser Glashalle mit der Außenluft in Verbindung, so daß im Innern des Hauses, namentlich nachts, praktisch dieselbe Temperatur herrscht wie in der Atmosphäre außerhalb desselben.

Fällt nun Tau, so setzt sich dieser in feinsten Tröpfchen auf dem Glas des Daches nieder. Je mehr Wasser kondensiert wird, um so mehr vereinigen sich die Tautröpfchen untereinander, und schließlich fließt das Wasser unter der Wirkung seiner Schwere in vielen kleinsten Bächlein nach unten. Am untern Rande des Glasdaches wurden nun zwei Paar von Auffangrinnen aus Schwarzblech in der Weise aufgehängt, daß sie das vom Rand des Glasdaches in Tropfen abfallende Wasser auffingen und in einen Trichter leiteten, durch den es in eine, durch einen aufgelegten Karton verschlossene Sammelflasche floß. Der größte Teil des kondensierten Wassers wurde in dieser Weise erfaßt, nicht dagegen dasjenige Wasser, das durch Adhäsion am Glas festgehalten blieb und nicht abfloß, sondern unter normalen Verhältnissen zunächst langsam, mit höher steigender Sonne aber immer rascher wegdunstete.

Um nun in unserm Versuch auch diese Menge des kondensierten Wassers möglichst vollständig zu erfassen, ließen wir es nicht abdunsten, sondern nahmen es, bevor die Sonnenstrahlen auf das Glasdach zu fallen begannen, in getrocknetem und gewogenem Filtrierpapier, das wir auf die nasse Glasfläche legten, auf, und aus der Gewichtszunahme, die das Filtrierpapier dabei erfuhr, bestimmten wir die Menge des aufgenommenen Wassers. So entging unserer Messung tatsächlich nur derjenige Teil, der, entsprechend den gegebenen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen, am Ort der Untersuchung, vom Beginn der Taubildung bis zum Zeitpunkt der Abtrocknung des Glases verdunstet war.

Wählen wir zur Besprechung eines Beispiels das Ergebnis des 2. Oktober 1942. Der Thermo-Hygrograph, der in 12 cm über dem Boden aufgestellt war, verzeichnete morgens 7.00 Uhr den Tiefstpunkt der Temperatur bei + 12,2° und eine gleichzeitige relative Luftfeuchtigkeit von 98 %. Um diese Zeit war bereits eine beträchtliche Taumenge in die Flasche abgeflossen; aber am Dachrand tropfte es noch weiter; das Dach war auf seiner ganzen Fläche naß. Um 8.30 Uhr, als die Sonne hinter einer dicht belaubten, mächtigen Blutbuche des nachbarlichen Gartens heraufstieg, bevor also die Sonnenstrahlen auf das nach Westen abfallende Dach fielen, trockneten wir das Glas ab und gewannen dabei auf der im Versuch berücksichtigten, 5,7 m² messenden Fläche I 130 g Wasser. In die Sammelflasche waren 790 g abgeflossen; von einer Glasfläche von 5,7 m² hatten wir also insgesamt 920 g oder cm³ gewonnen. Dies

entspricht, auf die in Betracht gezogene Fläche gleichmäßig verteilt, einer Schicht flüssigen Wassers von 0,161 mm Höhe, d. h. einer Niederschlagsmenge von zirka $^1/_6$ mm. Diese Menge genügt, um das Glasdach bis um 11 Uhr naß zu erhalten. Auf einer nach E exponierten Fläche wird natürlich der Tau rascher, auf einer N-exponierten Fläche dagegen noch langsamer abdunsten als auf unserem nach Westen abfallenden Dach.

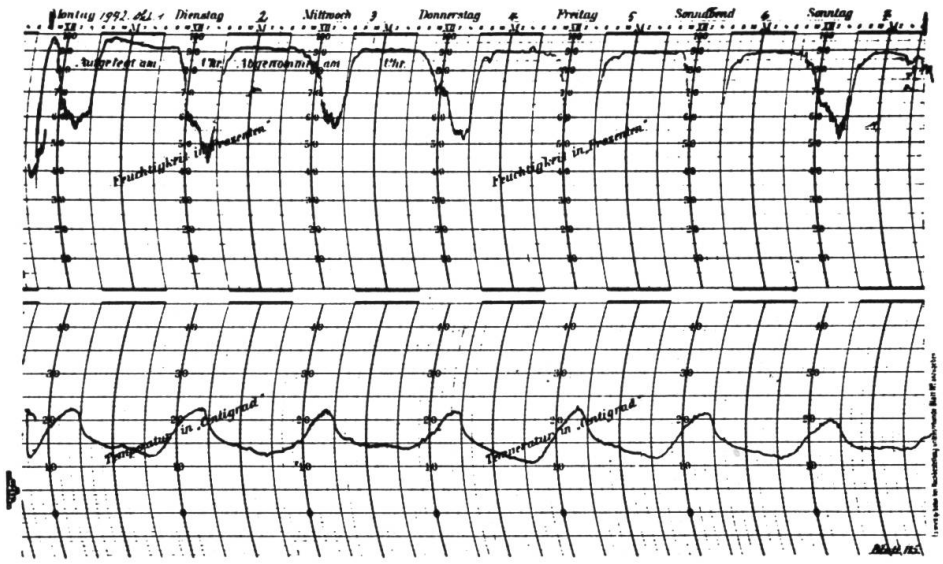


Abb. 23
Gang der Temperatur und der relativen Feuchtigkeit der Luft während der Taumessungen in der Zeit vom 1. bis zum 7. Oktober 1942

Dieses Beispiel vom 2. Oktober 1942 gehört einer Meßreihe an, die wir vom 1. bis zum 8. Oktober an sieben aufeinanderfolgenden Taunächten durchführten. Die diesbezüglichen Ergebnisse finden wir in Tabelle 18 zusammengestellt. Auf der linken Seite der Zahlentafel sind neben den Angaben über die Witterungsverhältnisse im Zeitpunkt der Messungen und der vormittäglichen Tiefsttemperatur die Wassermengen aufgezeichnet, die wir auf dem Glasdach feststellten. Diese Mengen liegen im Mittel zweier gleich großer und gleich beschaffener Versuchsflächen zwischen 950 und 425 cm³ je Taunacht. Auf der rechten Seite der Tabelle sind diese Werte als Höhen des Kondenswassers in Millimeter eingetragen. Diese variieren zwischen 0,166 (am 5. Oktober) und 0,075 mm (am 8. Oktober). Als Mittel der sieben Versuchsnächte und der beiden Versuchsflächen stellten wir eine Höhe von 0,134 mm fest. Die äußerste Kolonne rechts in der Tabelle gibt die Mittelwerte der sieben Versuchsnächte für die beiden Dachflächen getrennt wieder. Diese betragen 0,133 (Dachfläche I) und 0,135 mm (Fläche II) und stimmen recht gut miteinander überein.

Einen weiteren Versuch stellten wir an, indem wir fünf rechteckige Glasfenster von 0,48 m Breite und 0,98 m Länge, also einer Fläche von 0,47 m^2, horizontal über den Boden legten. Auch auf ihnen schlug sich in Taunächten eine dünne Wasserschicht nieder, und diese wurde wiederum in Filtrierpapier aufgenommen und gewogen.

Die dabei in fünf aufeinanderfolgenden Nächten (3. bis 8. Oktober 1942) ermittelten Taumengen sind in der untern Hälfte der Tabelle 18 zusammengestellt. Die auf einem Fenster festgestellten Taumengen liegen zwischen 70,0 cm^3, entsprechend 0,146 mm Höhe (Fenster I am 3. Oktober) und 21,2 cm^3 oder 0,086 mm (Fenster IV am 8. Oktober). Die Mittelwerte für die fünf Fenster je Taunacht variieren zwischen 59,5 cm^3 oder 0,124 mm (3. Oktober) und 26,8^3 cm oder 0,096 mm (8. Oktober).

Vergleichen wir die Mittelwerte der einzelnen Taunächte untereinander, so beobachten wir eine ständige Abnahme der Taumengen von Tag zu Tag. Dies hängt mit der in entsprechender Weise abnehmenden Luftfeuchtigkeit und mit dem zeitweiligen Ansteigen der Tiefsttemperatur zusammen. Als Mittel aus den fünf Versuchsnächten ergaben sich für die fünf Fenster Werte, die zwischen 0,114 mm (Fenster I) und 0,082 mm (Fenster V) liegen. Verglichen mit den auf dem Glasdach ermittelten Werten sind diejenigen der ausgelegten Glasfenster im Mittel um 28 % kleiner. Verschiedene Windexposition und verschiedener Wärmenachschub aus der Tiefe können Ausschläge von dieser Größenordnung durchaus bewirken.

Im Laufe des Jahres 1944 führten wir solche Taumessungen weiter. Wir haben bereits weiter oben mitgeteilt, daß wir während der Halbjahresperiode Mai bis Oktober 1944 insgesamt 83 Taunächte zählten. Die im Frühjahr und im Sommer festgestellten Mengen kondensierten Wassers sind im allgemeinen niedrig. Oft lag auf einem oder auf mehreren ausgelegten Glasfenstern eine feinste Tröpfchenschicht, während die übrigen Fenster völlig trocken geblieben waren. In fünf Nächten im Mai ermittelten wir Werte von 0,016, 0,074, 0,039, 0,067 und 0,128 mm, was einem Mittelwert von nur 0,076 mm entspricht.

Die im Herbst 1944 auf Laubblättern des Apfelbaums und des Johanniskrauts festgestellten Taumengen haben wir bereits weiter oben besprochen. Es obliegt uns nun noch die Aufgabe, die in dieser Versuchsperiode auf toten Flächen ermittelten Werte zu besprechen. Wiederum verfolgten wir den Taufall auf dem Glasdach der Vegetationshalle im Garten und auf zwei (statt wie früher fünf) ausgelegten Glasfenstern. Neu wurde eine Eisenblechplatte in den Versuch einbezogen, ebenso der Diabasklotz, der uns früher bei den Temperaturmessungen gedient hatte. Dieser wurde in horizontaler Lage, mit der geschliffenen Fläche nach oben gekehrt, in die Versuchsanlage eingeordnet (Tafel 4 b). Die in der

Tab. 18 Ergebnisse der Taumessungen im Herbst 1942

	Gemessene Taumengen in cm³							Niederschlagshöhe durch Taufall in mm							
1942, Oktober	1.	2.	3.	5.	6.	7.	8.	1.	2.	3.	5.	6.	7.	8.	Mittel aus 7 Tautagen
Witterung während der Nacht			Sternenklar, ab 6 h Nebel		Sternenklar, nebelfrei	Sternenklar, nebelfrei	Sternenklar			Sternenklar, ab 6 h Nebel		Sternenklar, nebelfrei	Sternenklar, nebelfrei	Sternenklar	
Wind			Schwach		Schwach	Schwach	Schwach			Schwach		Schwach	Schwach	Schwach	
Zeit	7.00	8.00	6.00	7.30	7.00	7.00	6.30	7.00	8.00	6.00	7.30	7.00	7.00	6.30	
Tiefsttemperatur	12,0°	12,2°	12,0°	11,0°	12,0°	11,5°	13,0°	12,0°	12,2°	12,0°	11,0°	12,0°	11,5°	13,0°	
Glasdachfläche I. 5,7 m²	825	920	821	920	750	595	460	0,144	0,161	0,144	0,161	0,132	0,104	0,086	0,133
» II. 5,7 m²	820	916	879	980	805	595	390	0,144	0,161	0,154	0,173	0,141	0,104	0,068	0,135
» I/II. Mittel 5,7 m²	822,5	918	850	950	778	595	425	**0,144**	**0,161**	**0,149**	**0,166**	**0,136**	**0,104**	**0,075**	**0,134**
															Mittel aus 5 Tautagen
Fenster I. 0,48 m²			70,0	61,1	57,1	52,2	34,0			0,146	0,127	0,119	0,109	0,071	0,114
» II. 0,48 m²			61,2	55,5	51,3	43,0	28,5			0,127	0,115	0,107	0,089	0,059	0,099
» III. 0,48 m²			60,1	53,0	49,4	42,0	26,0			0,125	0,110	0,103	0,088	0,054	0,096
» IV. 0,48 m²			58,3	46,2	42,0	40,1	21,2			0,121	0,096	0,088	0,083	0,044	0,086
» V. 0,48 m²			48,0	43,9	42,2	38,5	24,1			0,100	0,090	0,088	0,080	0,050	0,082
Fenster I/V. Mittel			59,5	51,9	48,4	43,2	26,8			**0,124**	**0,107**	**0,101**	**0,090**	**0,056**	**0,096**

Zeit vom 16. September bis zum 7. Oktober in diesen Versuchen ermittelten Ergebnisse sind in Tabelle 19 zusammengestellt.

Tab. 19 Ergebnisse der Taumessungen im Herbst 1944

1944	September					Oktober		Mittel aus 7 Taunächten
	16.	22.	23.	29.	30.	4.	7.	
	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm	mm
Glasdach	0,105	0,169	0,025	0,204	0,054	0,011	0,316	0,126
Fenster I u. II, Mittel	0,150	0,158	0,017	0,108	0,011	0,005	0,222	0,096
Eisenblechplatte . .	0,101	0,147	0,041	0,205	0,036	0,048	0,168	0,109
Diabas	0,026	0,062	0,009	0,141	0,001	0,002	0,065	0,044

Die Mittelwerte aus den sieben Taunächten bewegen sich zwischen 0,126 mm (Glasdach) und 0,044 mm (Diabas). Dieser letztere ist durch eine Taumenge von nur 35 % derjenigen des Glasdaches ausgewiesen. Mit den Messungen im Herbst 1942 stimmen die zwei Jahre später ermittelten Werte auffallend gut überein. So reicht z. B. das Glasdach (0,126 mm) mit 95 % an den früheren Wert (0,134 mm) heran, und für die Glasfenster (0,096 mm) ist die Übereinstimmung sogar eine hundertprozentige.

Kehren wir nun zurück zu der Frage, ob und in welchem Ausmaße sich auf dem anstehenden Felsgestein Tau niederschlage, so können wir auf Grund unserer Messungen aussagen, daß sich an der Gesteinsoberfläche eine Kondensation von Wasserdampf aus der Luft tatsächlich vollzieht. Dies wird namentlich der Fall sein, wenn das Gestein zerklüftet und mit einer im Verhältnis zum Volumen großen Oberfläche der Ausstrahlung unterworfen ist. Massives Gestein, bei dem die nach außen abgegebene Wärme verhältnismäßig leicht und rasch aus der Tiefe nachgeschoben werden kann, wird dagegen seltener und von geringeren Taumengen benetzt werden. Aber überall, wo gegen Ende der Nacht Unterkühlungen unter die Temperatur der Luft eintreten, ist Bildung von Tau oder (im Winter) Reif zu erwarten. So gehen wir wohl kaum fehl, wenn wir mit Hinsicht auf den Wasserhaushalt der Gesteinsoberfläche neben der Benetzung durch die Niederschläge und durch Riesel- und Sickerwasser auch dem Taufall eine nicht zu unterschätzende Bedeutung beimessen.

Nun haben wir noch die Aufgabe, die auf Laubblättern ermittelten Taumengen mit denjenigen toter Flächen zu vergleichen. Im Rahmen der wenig zahlreichen Messungen, die wir durchführten, hat dies nur einen

Sinn für Werte, die am gleichen Tage innerhalb ein und derselben Versuchsanlage ermittelt wurden.

Auf Apfelblättern errechneten wir eine Tauhöhe von 0,137 mm, auf den Blättern des Johanniskrauts eine solche von 0,122 mm (in beiden Fällen Mittelwerte aus vier Messungen). Daß diese Zahlen für die beiden Pflanzenarten so nahe beieinander liegen, ist ein Zufall. Die verschiedene Beschaffenheit (Farbe, Größe, Dicke, Form und Gewebebau) der Blätter läßt erwarten, daß in der Fähigkeit, Tau niederzuschlagen, von Art zu Art große Unterschiede vorhanden sein müssen. Daß dies tatsächlich der Fall ist, hat bereits J. Sachs (1861) festgestellt. Nach v. Rosenberg-Lipinski (1871) soll z. B. Gerste mehr Tau bilden als unter gleichen Bedingungen der Hafer.

Wenn also Rasenflächen je Quadratmeter wesentlich mehr Tau liefern als unbewachsener Sandboden, so dürfte dies weit mehr auf die im Rasen größere tausammelnde Oberfläche als auf die je Flächeneinheit stärkere Kondensation zurückgeführt werden können. Wir werden darum keineswegs staunen, wenn Hiltner (1932) in jungem Erlenwuchs eine 2,2fache, im Kleefeld eine 2,5fache, in Pferdebohnen eine 6,6fache und im Kartoffelacker sogar eine mehr als 7mal größere Taumenge ermittelte als über einer vegetationsfreien Bodenfläche von derselben Größe.

Den oben genannten Tauhöhen von 0,137 mm für die Apfelblätter bzw. von 0,122 mm für die Blätter des Johanniskrauts stehen solche von 0,134 mm (Herbst 1942) und 0,126 mm (Herbst 1944) für das Glasdach, von 0,096 mm (1942 und 1944) für die horizontal ausgelegten Glasfenster, von 0,109 mm für die Eisenblechplatte und von 0,044 mm für den Diabasklotz gegenüber.

Auf dem geneigten Glasdach erhielten wir also im Herbst 1942 Werte, die diejenigen der Laubblätter in der Versuchsperiode 1944 beinahe erreichen. Eine solche Gegenüberstellung ist aber nicht angängig; denn es ist zu erwarten, daß während der Versuchsperiode 1942 auch die Apfelblätter einen höheren Wert ergeben hätten als zwei Jahre später. Vergleichen wir aber die gleichzeitig ermittelten Werte vom Herbst 1944, so finden wir die Apfelblätter mit einem Tauwert ausgewiesen, hinter dem das Glasdach um 8 %, die horizontalen Glasfenster um 30 %, das Eisenblech um 20 % und der Diabas sogar um 68 % zurückstehen.

Beim ersten Blick auf diese Zahlen ist man eher überrascht über den geringen Unterschied zwischen den Taumengen transpirierender Blätter einerseits und denjenigen toter Flächen anderseits. Dabei muß aber berücksichtigt werden, daß mit abnehmender Lufttemperatur auch die Transpirationstätigkeit abnimmt (siehe die Arbeiten von Gäumann und Jaag 1936—1939 und von Gäumann 1942) und daß sie mit zunehmender Benetzung der Oberfläche gar auf ein Minimum reduziert

wird. Dadurch ist der Unterkühlung unter die Lufttemperatur eine Grenze gesetzt, ja das Blatt und die dasselbe umgebende Lufthülle gelangen überdies in den Genuß der Wärme, die bei der Kondensation des Wasserdampfes frei wird.

Nun möchten wir noch die auf die Flächeneinheit berechneten Taumengen des Apfelbaums und des Johanniskrauts mit den entsprechenden Werten, die von andern Autoren für andere Pflanzenarten ermittelt wurden, kurz vergleichen. Z a t t l e r (1931) ermittelte im Hopfengarten der Bayerischen Landesanstalt für Pflanzenbau in München an abgeschnittenen Blättern eine mittlere Menge kondensierten Wassers von 118,9 g je Quadratmeter Blattfläche (einfach gerechnet). Dies entspricht einer Tauhöhe von 0,119 mm. Dieser Wert liegt um 13% tiefer als der mit derselben Meßmethode von uns für den Apfelbaum, und um 4% tiefer als der für die Blätter des Johanniskrauts festgestellte Mittelwert. In der Größenordnung aber stimmen die beiderlei Ergebnisse durchaus überein.

Nun sollen auch noch die auf unsern verschiedenen Taufängern festgestellten Wassermengen mit den entsprechenden Werten anderer Autoren verglichen werden. Aus unsern Messungen im Herbst 1942 und 1944 ergibt sich ein Mittelwert von 0,130 mm Höhe für das geneigte Glasdach, von 0,096 mm für die horizontal ausgelegten Glasfenster, von 0,109 mm für die Eisenblechplatte und von 0,044 mm für den Diabas. Dies sind Werte, die in einer oder in zwei kurzen Meßperioden ermittelt wurden. Sie stellen also weder Mittelwerte für das Jahr noch für den Herbst dar. Es genügt uns aber, festzustellen, daß sie sich durchaus innerhalb derselben Größenordnung bewegen, die von anderen Autoren für andere Länder mitgeteilt wurden und die, wie wir weiter oben erwähnten, zwischen 0,11 mm (Greifswald, nach L e i c k) und 0,08 mm (Montpellier, nach H o u d a i l l e) liegen. Der in unsern beiden Herbst-Meßreihen auf den Glasfenstern festgestellte Wert von 0,113 mm stimmt vollkommen mit demjenigen von Greifswald überein. Aber auch wenn wir die kurze, tauarme Meßreihe vom Mai 1944 mitberücksichtigen, liegt unser Gesamtmittelwert mit 0,082 mm noch innerhalb der von ausländischen Autoren mitgeteilten Niederschlagshöhen.

In neuerer Zeit wurde nun von E. L e i c k (1932) und anderen Autoren mit Nachdruck die Forderung erhoben, daß Taumessungen mit standardisierten Taufängern durchgeführt werden sollten, damit die Ergebnisse verschiedener Forscher und verschiedener Länder sinnvoll zueinander in Beziehung gesetzt werden können. Dieser gewiß berechtigten Forderung suchten wir gerecht zu werden, indem wir nach Beendigung der im vorstehenden beschriebenen Versuchsreihen Vergleichsmessungen durchführten, einerseits an drei der weiter oben erwähnten, horizontal ausgelegten Glasfenster, am geneigten Glasdach der Vegetationshalle

und an drei Tauplatten, die Herr Kollege Dr. W. Lüdi, Direktor des Geobotanischen Forschungsinstituts Rübel, uns in freundlicher Weise zur Verfügung gestellt hatte. Diese waren hergestellt aus einem Gemisch von Kieselgur, Gips und Wasser (2 : 4 : 8) und hatten ein Ausmaß von 10 : 10 : 1 cm.

Am Morgen des 19. November 1944 wurden folgende Tauwerte (in Niederschlagshöhen) festgestellt :

Glasfenster	I	(5,7 m²)	0,149 mm
»	II	(5,7 m²)	0,128 mm
»	III	(5,7 m²)	0,119 mm
Mittel	I—III	. . . . .	0,133 mm
Glasdach		(6,4 m²)	0,153 mm
Tauplatte	I	(0,01 m²)	0,151 mm
»	II	(0,01 m²)	0,122 mm
»	III	(0,01 m²)	0,149 mm
Mittel	I—III	. . . . .	0,141 mm

Es zeigt sich, daß sich auf den drei verwendeten Tauplatten Wassermengen kondensierten, die, je Flächeneinheit, um ein geringes über denjenigen Mengen liegen, die sich auf den ausgelegten Glasfenstern niedergeschlagen hatten. Noch etwas höhere Werte ergab das geneigte Glasdach. Die Tauplatten lieferten also ein Ergebnis, das ziemlich gut in der Mitte steht zwischen den einerseits horizontal und anderseits schräg liegenden Glasflächen, deren tausammelnde Oberfläche um ein Vielfaches größer ist als diejenige der standardisierten Tauplatten.

Durch diese Vergleichsuntersuchung, die wegen des bald nach dem Tautag des 19. November hereingebrochenen Winters bis zum Abschluß der vorliegenden Arbeit leider nicht wiederholt werden konnte, dürfte es möglich sein, die Ergebnisse unserer Taumessungen mit denjenigen anderer Autoren in Beziehung zu setzen.

F. Die Bedeutung des Windes für die Vegetation der Gesteinsoberfläche

Auf höhere Pflanzen übt der Wind einen direkten physiologischen Einfluß aus. Dieser zeigt sich als morphogener Reiz z. B. bei Bäumen an stark windexponierten Standorten. Man spricht in diesem Falle von « Windformen ». Eine solche Beeinflussung konnte — vielleicht nur der Kleinheit des Vegetationskörpers wegen — bei Algen und Flechten unseres Wissens bisher nicht nachgewiesen werden.

Dagegen dürfte, wie bei höheren Pflanzen so auch bei Mikrophyten, der Wind einen unmittelbaren Einfluß ausüben auf die Wasserabgabe,

die Transpiration, der Algenzellen und -lager. Gäumann und Jaag (1939 a und b) und Gäumann (1942) haben in umfangreichen Untersuchungen und an einem ausgedehnten Versuchsmaterial gezeigt, in wie hohem Maße die Transpiration von Laubpflanzen von der Windbewegung abhängig ist.

Derartige Untersuchungen liegen für Algophyten noch nicht vor. Es ist aber kaum daran zu zweifeln, daß eine solche Beeinflussung auch bei ihnen, insbesondere bei atmophytischen Algen von strauchartigem Wuchs (*Trentepohlia* u. a.) vorhanden ist, ja sie dürfte bei diesen noch weit bedeutender sein als bei höheren Pflanzen, da jenen ja im Gegensatz zu diesen die die Wasserabgabe einschränkende Kutikula fehlt, ihr Vegetationskörper also eines speziellen Transpirationsschutzes entbehrt.

Die höchste Bedeutung aber kommt dem Winde zu als Standortsfaktor. Wie weiter oben bereits erwähnt wurde, erhöht er den Austausch der Luftmassen über dem Gestein und bewirkt dabei eine Verringerung des vertikalen Temperaturgefälles und zugleich einen Ausgleich der Luftfeuchtigkeit. Die ausgleichende Wirkung des Windes zeigt sich zur Zeit der vorwiegenden Ausstrahlung, d. h. in der Nacht, in einer Temperaturerhöhung in der bodennächsten Luftschicht, zur Zeit der Einstrahlung dagegen, d. h. am Tage, in einer Temperaturerniedrigung. Diese ausgleichende Wirkung fällt besonders ins Gewicht, wenn des Nachts die kalte (schwere) Luft unter wärmeren Luftmassen über dem Gestein liegt, die Stabilität der Atmosphäre zur Zeit der Temperaturinversion also ein Maximum erreicht hat. Der Landwirt kennt den Wind als Milderer des Klimas über dem Boden und fürchtet windstille Nächte im Frühjahr und im Herbst, also in den Zeiten der Spät- und Frühfröste.

Geiger (1942) hat gezeigt, daß die temperaturausgleichende Wirkung des Windes am größten ist bei geringen Windgeschwindigkeiten (0—1 m/sec), also beim Übergang von Windstille zu beginnendem Winde; dann nimmt sie ab, bis sie bei 4—6 m/sec einen Grenzzustand erreicht, von dem ab eine weitere Erhöhung der Windstärke keine weitere Wirkung auf die Temperatur mehr ausübt. Bei großen Windstärken kann die Verdunstung derart erhöht werden, daß die damit verbundene Temperaturerniedrigung durch Verdunstungskälte die thermische Wirkung des Windes aufhebt.

Diesen Tatsachen trugen wir in unsern Temperaturmessungen an der Gesteinsoberfläche Rechnung, indem wir zur Ermittelung maximaler Erwärmung und maximaler Abkühlung Meßzeiten und Meßorte wählten, in denen der Wind eine möglichst geringe Rolle spielte.

Wie liegen nun die Windverhältnisse an der Gesteinsoberfläche, also am Wuchsort unserer Algenvegetation ? Es war uns leider nicht möglich, eigene diesbezügliche Untersuchungen durchzuführen, und so

sind wir auf die in der Literatur auffindbaren Angaben angewiesen. Aber auch diese sind dürftig und vermögen uns nicht befriedigende Auskunft zu geben; wohl stellen sie die Windgeschwindigkeit fest in der bodennahen Luftschicht; die Messungen reichen aber nur bis in 2,5 bzw. 5 cm über den Boden. Innerhalb der bodennächsten Schicht, d. h. von 0—2,5 cm Entfernung von der Gesteinsoberfläche aber dürften Verhältnisse vorliegen, die nicht aus den Messungen in höheren Luftschichten (2,5—150 cm) extrapoliert werden können, und es gibt hier noch ein interessantes Beobachtungsfeld zu beackern.

Halten wir indes soviel fest, als die bei Geiger (1942) zusammengestellten Tatsachen in bezug auf die bodennahe Luftschicht aussagen. Nach diesem Autor ließe sich die vertikale Verteilung der Windstärke innerhalb der bodennahen Luftschicht hinreichend genau darstellen durch eine Parabel höherer Ordnung von der Form

$$v_z = v_1 \cdot z^{\alpha}$$

Hierin bedeutet v_z die Windgeschwindigkeit in m/sec in der Höhe von z Metern und v_1 die Windgeschwindigkeit in 1 m Höhe. α ist ein Exponent, dessen Wert abhängig ist von der Höhe; er nimmt infolge der mit der Höhe geringer werdenden Bodenreibung ab, kann aber nach Hellmann für die untersten 1,5 m als konstant angesehen werden. Im weiteren ist der Exponent α abhängig vom Temperaturgradienten.

Im weitern hat Paeschke (1937) gezeigt, daß der Exponent α auch von der Unterlage abhängig ist. Er beträgt $^1/_5$ über einer Schneefläche, die dem Wind die geringste Reibung bietet. Der Wert $^1/_3$ wurde errechnet für die Windbewegung über einem Rübenacker. Für unsere Gesteinsoberflächen, deren Rauhigkeit von Ort zu Ort wechselt, im allgemeinen aber eher gering ist, dürfte α dem tieferen Wert von $^1/_5$ näher stehen als demjenigen von $^1/_3$.

Indessen weist Geiger mit Nachdruck darauf hin, daß das besprochene Gesetz der Windänderung nur für längere Beobachtungsreihen, nicht aber für den einzelnen Fall Gültigkeit hat. Dies zeigt sich in den Kurven, die Wilhelm Schmidt (1919) veröffentlicht hat und aus denen hervorgeht, daß mit zunehmender Höhe über dem Boden eine Zunahme oder aber ebensogut auch eine Abnahme der Windgeschwindigkeit erfolgen kann.

Hellmanns (1919) Versuche über die Windbewegung in der bodennahen Luftschicht zeigen einen Tagesgang von großer Gleichförmigkeit. Die Windgeschwindigkeit zeigt in allen Luftschichten von 0 bis 2,0 m über dem Boden nur geringe Schwankungen. Diese nehmen gegen Mittag zu und klingen gegen Abend wieder ab. Die mittägliche Windbewegung fällt aber mit zunehmender Bodennähe immer weniger ins Ge-

wicht, so daß in der bodennächsten Luftschicht die Zahl der windstillen Stunden ungleich größer ist als in irgendeiner anderen Höhe über der Erde.

G. Die Feuchtigkeit in der bodennahen Luftschicht

Wie die Erdoberfläche den großen Umschlagsort der Strahlungswärme darstellt, so ist sie auch der Ort, von dem aus die Feuchtigkeitsverhältnisse der erdnahen Luft- und der oberflächennahen Erdschichten gesteuert werden.

Gelangt durch Kondensation von Wasserdampf in der Atmosphäre Wasser in Form von Regen, Schnee, Tau oder Reif auf die Grenzfläche zwischen Erde und Luft, so erfolgt von hier aus die Verteilung nach dem Erdinnern (Versickerung) und nach der Atmosphäre zu (Verdunstung).

Durch die Erdoberfläche gelangt auch das versickerte Wasser schließlich wiederum in die Atmosphäre. Nur von ihr aus (also nur von unten her) erfolgt eine Anreicherung des Wasserdampfes der Luft. Der Anteil, den dabei verschieden gestaltete Gebiete der Erdoberfläche liefern, ist nun verschieden groß. Am meisten wird eine freie Wasserfläche an die Luft abgeben, eine geringere Menge (auf gleiche Oberfläche, Temperatur und Dampfhunger der Luft bezogen) bewachsener Boden, am wenigsten eine nackte Gesteinsfläche. Die Wasserabgabe einer Blattpflanze beträgt nach den Arbeiten von Gäumann und Jaag (1936 bis 1939) und Gäumann (1942) ja nur einen sehr geringen Teil einer gleich großen, freien Wasserfläche. Beim Gestein vollends ist es die verhältnismäßig außerordentlich geringe Wasserkapazität, die eine nennenswerte Abgabe von Wasserdampf während längerer Dauer verunmöglicht. Diese ist indessen nicht Null, denn je poröser ein Gestein ist, um so mehr vermag es Wasser zu halten und während einer mehr oder weniger langen Periode an die Luft abzugeben.

Infolge der am Erdboden dauernd vor sich gehenden Verdunstung befindet sich in den untersten Luftschichten tagsüber stets eine örtliche Anreicherung des Wasserdampfgehaltes. Der Dampfdruck nimmt alsdann mit zunehmender Höhe immer ab, was in den Werten des Dampfdruckes sowohl wie der relativen Luftfeuchtigkeit zum Ausdruck kommt. Geiger spricht in diesem Falle vom Naßtyp.

Messungen V. Rossis (1933) vom 10. bis 16. Juli 1930 in Finnland zeigen die Abnahme der Feuchtigkeit sehr deutlich. Unmittelbar über dem Erdboden stellte dieser Autor einen Dampfdruck von zirka 10,5 mm (rel. Luftfeuchtigkeit 70%) fest, in 0,5 m Höhe einen solchen von zirka 9,5 (65% rel. Luftfeuchtigkeit) und in 2 m über dem Boden einen Dampfdruck von 9,1 (rel. Luftfeuchtigkeit 64%).

Nun kann des Nachts und bis in die frühen Morgenstunden hinein, d. h. in der Zeit des Taufalls bis zum Zeitpunkt der wiederbeginnenden Verdunstung durch die in den kältesten, untersten Luftschichten erfolgende Kondensation der Wassergehalt der Luft sich vermindern. Trockenere Luft liegt alsdann unter feuchterer, ein Zustand, den G e i g e r als Trockentyp bezeichnet.

Aus den Untersuchungen F r a n s s i l a s (1936) in Finnland geht nun hervor, daß in der bodennächsten Luftschicht in der Mittagszeit ein Maximum der Dampfspannung liegt. Dies entspricht der starken Verdunstung an der maximal erwärmten Erdoberfläche und dem geringen Austausch der Luftmassen unmittelbar über ihr. Schon in 20 cm und dann besonders deutlich in 1 m Höhe über der Grenzfläche tritt infolge des Massenaustausches, d. h. der Fortschaffung feuchter und der Heranschaffung trockener Luftmassen ein sekundäres Minimum ein.

Daß diese Verteilung der Luftfeuchtigkeit auch für die der Gesteinsoberfläche anliegende Luftschicht Gültigkeit habe, scheint uns nicht wahrscheinlich zu sein, wenigstens nicht für die große Zahl der zwischen Perioden der Benetzung liegenden Tage. Die verhältnismäßig geringe Feuchtigkeitsreserve in der oberflächlichen Schicht des Felsgrundes wird bald bis auf geringe, fest haftende Reste abgegeben sein, und dann dürfte eine Befeuchtung der Luft von der Seite des Gesteins her kaum mehr in größerem Umfange in Frage kommen. Über einer Algenvegetation, deren Wuchsort durch Riesel- und Sickerwasser andauernd feucht gehalten wird, dürfte dagegen die Abnahme der Luftfeuchtigkeit über der Grenzfläche in derselben Weise erfolgen wie über einem mit höheren Pflanzen bewachsenen Boden.

Diese Erwartungen können sich aber leider auf keinerlei quantitativ festgestellte eigene Beobachtungen stützen. Sie stehen aber in Übereinstimmung mit den Befunden von F i r b a s (1924) : « Wo sich in offenen Pflanzengesellschaften der Boden bedeutend über die Lufttemperatur erwärmen kann, nimmt die relative Feuchtigkeit (bei Tage) gegen den Boden zu ab. » Indessen hoffen wir, in Bälde uns solchen Messungen in unserm Untersuchungsgebiet zuwenden zu können.

II. Teil

Kritische Betrachtungen zur Systematik der Blaualgen

1. Kapitel

Die Grundlagen der Blaualgen-Systematik

Unter den Besiedlern des nackten Gesteins kommt den Cyanophyceen die größte Bedeutung zu. Sie übertreffen an Arten-, ganz besonders aber an Individuenzahl bei weitem alle übrigen Algenklassen, und sie sind es auch, die in erster Linie die Organismengesellschaft von Felsstandorten verschiedener Art charakterisieren.

Jeder, der mit Blaualgen zu tun hat, weiß, auf welche großen Schwierigkeiten in bestimmten Formenkreisen die zuverlässige Bestimmung von Gattung und Art stößt, Schwierigkeiten, die vornehmlich darin begründet liegen, daß die Systematik der Cyanophyceen auf Merkmale aufgebaut ist, deren Bedeutung, Variabilität und namentlich deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen nur ungenügend bekannt sind und die in mancher Hinsicht sicher auch unrichtig gedeutet und von den einzelnen Forschern verschieden gewertet werden. Je mehr man sich in das Gebiet der Blaualgen hineinarbeitet, um so mehr bekommt man den Eindruck, daß die Systematik, namentlich der Arten, auf schwachen, vielfach noch durchaus ungenügend gesicherten Grundlagen aufgebaut sei.

Wir haben versucht, einige der Merkmale, auf welche die Umgrenzung und Abtrennung von Gattungen und Arten begründet ist, im einzelnen einer Prüfung zu unterziehen. Wenn wir dabei nach mancher Richtung hin zu neuen Anschauungen kamen und diese nunmehr in der vorliegenden Arbeit der Beschreibung und Deutung einer Vegetation zugrunde legen, so sind wir uns wohl bewußt, daß da und dort die Schlüsse, zu denen wir gelangten, eine Arbeitshypothese darstellen, für die der endgültige Beweis noch zu erbringen ist. Unsere Schlußfolgerungen gründen sich ja nur zum geringeren Teil auf das Studium von Reinkulturen auf standardisierten Nährsubstraten. Die Ergebnisse sind also nur in wenigen Fällen experimentell geprüft und stellen, obwohl auf

einem großen Vergleichsmaterial aufbauend, die logische Folgerung aus Beobachtungen am lebenden Material in der Natur, Vergleichen, Verallgemeinerungen usw. dar, deren Richtigkeit vielfach noch experimentell zu beweisen ist. Sie scheinen uns aber mit den Beobachtungen am natürlichen Wuchsort besser im Einklang zu stehen als die bisher vertretenen Auffassungen und dürften als Arbeitshypothesen wohl ihre Berechtigung beanspruchen, nicht zuletzt als Wegweiser und als Anregung zu weiterem, vertieftem Studium der betreffenden Fragen.

a) Die Zellgröße als Artmerkmal

Unter den Merkmalen, welche geeignet sind, bei den Cyanophyceen Arten zu charakterisieren und gegeneinander abzugrenzen, wird im allgemeinen der Zellgröße ein hoher systematischer Wert beigemessen. Geitler (1930 und 1936) und andere Autoren haben auf die Konstanz und damit die Arteigentümlichkeit dieses Faktors hingewiesen, und dies sicher mit gutem Recht. Dabei muß freilich gesagt werden, daß die Überzeugung von der verhältnismäßig geringen Variabilität der Zellgröße weniger auf systematisch durchgeführten Messungen und variationsstatistischen Berechnungen als vielmehr auf einem allgemeinen, durch zahlreiche Einzelmessungen erworbenen Eindruck beruht. Jedenfalls ist es auffallend und für den Stand der Cyanophyceen-Systematik bezeichnend, daß dieses Merkmal, das wie kaum ein anderes für die Artumgrenzung verwendet wird, weder in Lehr- und Bestimmungsbüchern noch in Einzelbearbeitungen mit Mittelwert und Streuung angegeben wird, während in andern Gebieten der Kryptogamenkunde, z. B. bei den Pilzen und z. T. bei den Grünalgen kaum mehr neue Arten beschrieben werden ohne die sorgfältige variationsstatistische Analyse der Zellgröße oder eines andern als Art-charakteristisch betrachteten Merkmals. In einer kürzlich veröffentlichten Arbeit (J a a g , 1941) haben wir, ausgehend von *Oscillatoria rubescens* DC., durch die variationsstatistische Bearbeitung einer Reihe leicht erkennbarer Arten die Richtigkeit dieser Auffassung von der Konstanz der Zellgröße geprüft und weitgehend bestätigen können.

Was ist unter « Zellgröße » zu verstehen? Wir rechnen zur Zelle den durch seine Färbung deutlich begrenzten Protoplasten (Archiplasten) samt der sehr feinen, oft kaum sichtbaren Membran, welche ihn umschließt. Die mehr oder weniger weiten Gallertmassen (Hüllen), in welche die Zellen regellos oder in bestimmter Anordnung eingebettet sind, wie dies bei den *Chroococcales* zumeist der Fall ist, oder die geschichteten und ungeschichteten Scheiden der *Hormogonales* rechnen wir nicht dazu, auch dann nicht, wenn sie nur eine einzige Zelle ein-

schließen. Wir verstehen darunter also mit Geitler « Zellen ohne Hülle » und in Fadenverbänden die Einzelglieder des « Trichoms », im Gegensatz zum « Faden », welcher Zellverbände mitsamt den Scheiden umfaßt.

Dabei ist es weniger die Zellänge als vielmehr die Zellbreite, welche als konstant und darum arttypisch angesehen werden kann. Jene unterliegt naturgemäß einer größeren Variabilität als die Breite, da sie ja durch die Zellteilung einem immerwährenden rhythmischen Wechsel unterworfen ist. Sie kann in ein und demselben Faden durchaus verschiedene Werte annehmen, indem meristematische Zellgruppen Reihen von kurzen, scheibenförmigen Zellen bilden können, während in anderen, nicht oder weniger teilungsfähigen Zonen, die Zellen langgestreckt, zylindrisch sein und bleiben können. Die Zellbreite dagegen, also der (größere) Durchmesser der zur Streckungsrichtung senkrechten Teilungsebene, unterliegt dieser Größenvariabilität nicht oder doch nur in geringem Maße.

aa) Die Variabilität der Zellbreite.

α) Oscillatoria rubescens DC.

Den Anstoß zu der oben zitierten Arbeit hatte die Beobachtung gegeben, daß mehrere, im lebenden Zustande untersuchte Arten von Blaualgen andere als die in den Diagnosen angegebenen Werte aufweisen. So hatten Materialien von *Oscillatoria rubescens,* die in verschiedenen Jahren und Jahreszeiten und in verschiedenen Seen gesammelt worden waren, gegenüber den Angaben in der gebräuchlichen Bestimmungs-Literatur durchwegs zu geringe Zell- und Trichombreite ergeben. Die Ausmessung und variationsstatistische Berechnung von je 200 Trichomen von *Oscillatoria rubescens* ergab (Jaag l. c. S. 18) folgende Werte (M = Mittelwert; σ = Streuung) [1] : Material Nr. 1, am 26. November 1940 im Zürichsee gesammelt und lebend untersucht : $M = 5{,}62\,\mu \pm 0{,}66$; Material Nr. 2, derselben Probe entnommen, aber von einer anderen Person ausgemessen : $M = 5{,}50\mu \pm 0{,}66$.

Aus diesen beiden Meßreihen lassen sich verschiedene Tatsachen erkennen. Einmal geht daraus hervor, daß die Breite der Trichome, und in gleicher Weise der Einzelzellen, innerhalb nur sehr geringer Grenzen

[1] Die Berechnung erfolgte nach den Formeln von Johannsen (1926) :

$$\text{Mittelwert : } M = \frac{\Sigma pa}{n}; \quad \text{Streuung : } \sigma = \sqrt{\frac{\Sigma p D^2}{n}}$$

a = Klassenwerte,
p = Frequenz der einzelnen Klassenwerte,
n = Gesamtzahl aller Individuen,
D = Abweichung vom Mittelwert.

schwankt, was in den steilen und engen, deutlich eingipfeligen Variationspolygonen bzw. in dem geringen Werte der Streuung zum Ausdruck kommt. Die Zellbreite darf also mit gutem Recht zur Charakterisierung der Art verwendet werden.

Der Mittelwert liegt aber um ein bedeutendes unter dem Wert von 6—8 μ, welcher in der Diagnose (Geitler, 1930, Huber-Pestalozzi 1938 u. a. .a. O.) festgelegt ist, indem in beiden Variationskurven von den je 200 gemessenen Trichomen mehr als die Hälfte nicht einmal die untere Grenze von 6 μ erreicht. Der individuelle Fehler, verursacht durch die von verschiedenen Personen und mit verschiedenen Mikroskopen ausgeführte Messung, ist gering.

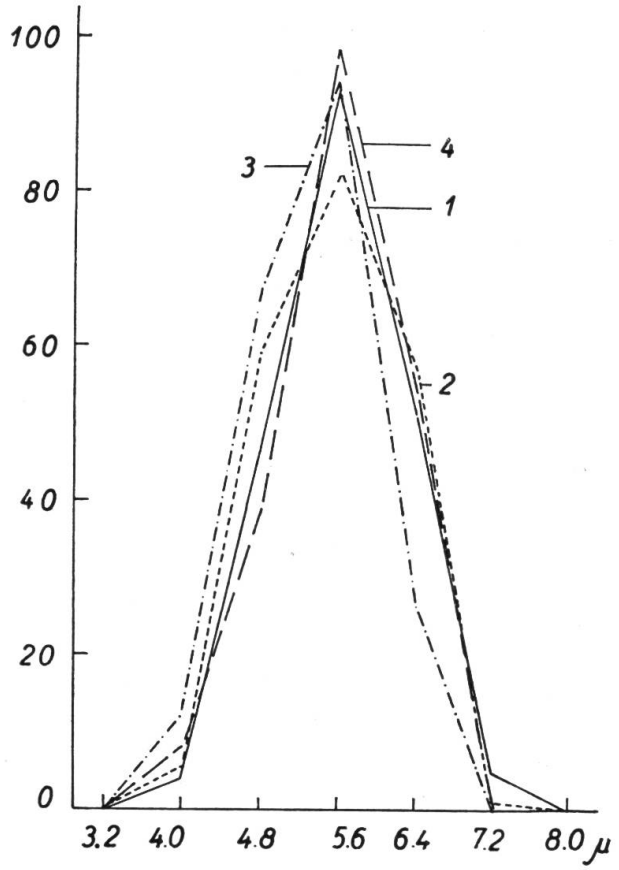


Abb. 24

Oscillatoria rubescens
aus dem Zürichsee; Breitenkurven.
Kurve 1 :
lebendes Material am 26. Nov. 1940.
M = 5,62 μ ± 0,66
Kurve 2 :
lebendes Material am 26. Nov. 1940.
M = 5,50 μ ± 0,66
Kurve 3 :
Formolmaterial vom 10. Sept. 1933.
M = 5,35 μ ± 0,63
Kurve 4 :
Formolmaterial vom 16. Juli 1905.
M = 5,60 μ ± 6,63
Aus : Jaag (1941), Zeitschrift für Hydrologie IX, 1—2, S. 20

Sollte die Nichtübereinstimmung unserer Meßergebnisse mit den Angaben in der Literatur durch verschiedene Entwicklungszustände der Alge verursacht sein, so müßte der Vergleich von Materialien, die in verschiedenen Jahren und zu verschiedenen Jahreszeiten gesammelt wurden, dies erweisen. Verf. verglich zu diesem Zwecke Formol-fixierte Algenproben aus dem Zürichsee, welche an folgenden Daten gesammelt worden waren : 16. Juli 1905, 6. März 1930 und 10. September 1933.

Die dabei erhaltenen Kurven sind in Abb. 24 (Kurven 3 und 4) und in Abb. 25 (Kurve 2) dargestellt. Sie zeigen Mittelwerte und

Streuung von 5,60 $\mu \pm 0{,}63$ (Material vom 16. Juli 1905), 5,98 $\mu \pm 0{,}54$ (vom 6. März 1930) und von 5,35 $\mu \pm 0{,}63$ (vom 10. September 1933). Damit bestätigen sie zunächst die aus den Kurven 1 und 2 der Abb. 24 abgeleiteten Ergebnisse, indem sie wiederum eine kleine Streuung und Mittelwerte aufweisen, welche mit den am lebenden Material gewonnenen Werten durchaus übereinstimmen. Darüber hinaus stellte Verf. fest,

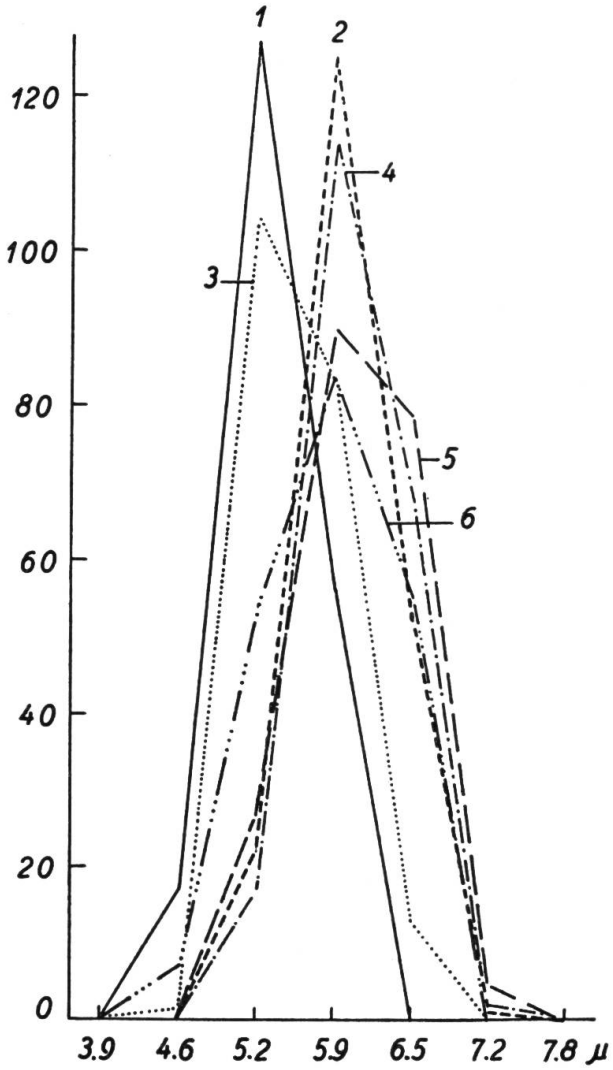


Abb. 25

Oscillatoria rubescens.
Formolmaterial aus verschiedenen Schweizer Seen; Breitenkurven.

Kurve 1:
Murtensee, vom 10. Oktober 1935
M = 5,35 $\mu \pm 0{,}40$

Kurve 2:
Zürichsee, vom 6. März 1930
M = 5,98 $\mu \pm 0{,}54$

Kurve 3:
Hallwiler See, vom 22. Juli 1941
M = 5,56 $\mu \pm 0{,}42$

Kurve 4:
Rotsee, vom 24. Februar 1936
M = 6,07 $\mu \pm 0{,}40$

Kurve 5:
Zuger See, vom 20. März 1941
M = 6,12 $\mu \pm 0{,}43$

Kurve 6:
Baldegger See, vom 4. Juni 1924
M = 5,83 $\mu \pm 0{,}53$

Aus: Jaag (1941), Zeitschrift für Hydrologie IX, 1—2, S. 21

daß die Untersuchung der in verschiedenen Jahren und zu verschiedenen Jahreszeiten gesammelten Materialien auf keinerlei Entwicklungsänderungen schließen läßt, welche in der Veränderlichkeit der Zellgröße zum Ausdruck kämen. Im weiteren zeigt ein Vergleich der Kurven 1—4 in Abb. 24 und der Kurve 2 in Abb. 25, daß die Fixierung des Materials mit dreiprozentigem Formalin die Zell- und Trichomgröße unverändert erhält und daß demgemäß Formol-fixierte Trichome noch nach Jahren ein getreues Bild geben von den Größenverhältnissen im lebenden Zustande.

Nun war die weitere Frage zu prüfen, ob im Zürichsee eine Lokalrasse vorliege, die sich durch die geringere Breite ihrer Trichome von *Oscillatoria rubescens* im Murtensee, die *De Candolle* bei der Aufstellung der Art vorgelegen hatte, unterscheide. So ging Verf. daran, *Oscillatoria*-Proben aus verschiedenen Schweizer Seen untereinander zu vergleichen.

Hiefür lagen ihm Formol-Materialien aus sechs Schweizer Seen, dem Zürichsee, Murtensee, Hallwiler See, Rothsee, Zuger See und dem Baldegger See vor. In Abb. 25 sind die Variationspolygone dieser Meßreihen dargestellt. Wie die bereits besprochenen Kurven sind sie der Ausdruck einer geringen Variabilität. Alle Kurvengipfel der 6 verschiedenen Materialien verteilen sich auf die beiden Klassenwerte 5,2 und 5,9 μ, während ihre Mittelwerte um ein geringes weiter auseinander liegen.

Betrachten wir die Meßreihen für die einzelnen Seen. Die Kurve mit dem geringsten Mittelwert, $M = 5{,}35\ \mu \pm 0{,}40$, ergab das Material aus dem Murtensee. Für den Zürichsee hat Verf. in Abb. 25 aus verschiedenen aufgenommenen Messreihen diejenige, welche die größte mittlere Trichombreite ergeben hatte, verwendet, um auf diese Weise die äußersten Grenzen der Größenvariabilität zu erfassen. Dieses Material war am 6. März 1930 gesammelt worden und ergab (Kurve 2) $M = 5{,}98\ \mu \pm 0{,}54$. Den höchsten Mittelwert zeigte das am 20. März 1941 gesammelte Material aus dem Zuger See mit $M = 6{,}12\ \mu \pm 0{,}43$. Zwischen diesen extremen Werten des Murten- und des Zuger Sees liegen diejenigen des Hallwiler Sees (vom 22. Juli 1941; Kurve 3) mit $M = 5{,}56\ \mu \pm 0{,}42$, des Rothsees (24. Februar 1936, Kurve 4) mit $M = 6{,}07\ \mu = 0{,}40$ und des Baldegger Sees (4. Juni 1924, Kurve 6) mit $M = 5{,}83\ \mu \pm 0{,}53$.

Die Mittelwerte sind also im Maximum um 0,77 μ voneinander verschieden. Würden distinkte systematische Einheiten, Arten oder Rassen vorliegen, so müßte ihre mittlere Trichombreite zum mindesten um den drei- bis vierfachen Betrag der mittleren Streuung auseinander gehen. Dies ist aber nicht der Fall, und so müssen wir *Oscillatoria rubescens* aus unsern verschiedenen Schweizer Seen als ein- und derselben Art und Rasse angehörend betrachten. Eine bessere Übereinstimmung in der Zellbreite, als sie zwischen dem am 10. September 1933 im Zürichsee (Abb. 24) und dem am 10. Oktober 1935 im Murtensee (Abb. 25) gesammelten Material besteht, ist ja kaum denkbar.

Da gerade der niedrigste Wert die Alge aus dem Murtensee kennzeichnet, so sah Verf. in diesem Ergebnis seine Vermutung bestärkt, daß in der Art-Diagnose von *Oscillatoria rubescens* DC. der Wert für die Trichombreite den Tatsachen nicht entspreche. So ging er auf

die Quellen, d. h. De Candolles Erstbeschreibung aus dem Jahre 1825 zurück. In dieser wird als Trichombreite 1/360 (= 1/360 Linie) angegeben, was in das heutige Maßsystem umgerechnet einer Trichombreite von 6,2 μ entspricht. Dies stimmt mit den beobachteten Tatsachen sehr weitgehend überein; denn der Wert, den De Candolle mit 6,2 μ angibt, steht den statistisch ermittelten Mittelwerten recht nahe. Wenn also von späteren Autoren eine Erweiterung dieser Zahl auf 6—8 μ in die Diagnose eingesetzt wurde, so wird sie den Tatsachen sicher nicht gerecht. Auf Grund der Messung an lebenden und Formolfixierten Materialien setzt Verf. für die Trichombreite als Mittel aus 10 berechneten Mittelwerten ein: $M = 5{,}7\ \mu$ und als Grenzen der Variabilität $4 — 7{,}2\ \mu$, entgegen dem in der Literatur angegebenen Wert von 6—8 μ.

Dem Außenstehenden mag diese Korrektur der Trichombreite als geringfügig erscheinen; sie ist aber durchaus notwendig; denn innerhalb dieser Grenzen von $4{,}0 — 7{,}2\ \mu$ und $6 — 8\ \mu$ liegen verschiedene der *Oscillatoria rubescens* nahestehende, distinkte Arten, und die Fehlbestimmungen, welche den Anstoß zu der zitierten Arbeit gegeben hatten, können durch diese richtigere Fassung der Zellbreite vermieden werden.

Untersuchungen an getrocknetem Material.

Angesichts der vielfach vollkommen ungenügenden Artbeschreibungen früherer Autoren, sieht sich der Algologe oft genötigt, zwecks Nachprüfung einer Diagnose, deren Ergänzung oder Berichtigung auf Originalmaterialien zurückzugreifen. Solche liegen, was die Algen anbetrifft, meist als Exsikkata, auf Papier aufgezogen, in getrocknetem Zustande vor. Auch im vorliegenden Falle, der Prüfung der Zellbreite von *Oscillatoria rubescens,* war Verf. bestrebt, auf das Originalmaterial, welches De Candolle 1825 vorgelegen hatte, zurückzugreifen. Dieses lag, auf Papier aufgezogen, in getrocknetem Zustande vor. Es war in frischem Zustande mit Wasser auf einem Stück Papier ausgebreitet worden, so daß beim Vertrocknen des Wassers die Fäden auf dem Papier haften blieben, ohne daß irgendein Klebstoff verwendet wurde; die Benetzung der Exsikkata mit Wasser genügt, damit sich die Lager wieder loslösen.

Unter das Mikroskop gebracht, lassen sich in dieser Weise viele Arten noch nach über hundert Jahren ziemlich deutlich wiedererkennen, so gut sind sie konserviert. Nur die Größenmaße stimmen nicht mehr. Namentlich die Fäden von *Hormogonales,* die ursprünglich zylindrisch (oft mit ellipsoidischem Querschnitt) waren, sind abgeplattet wie Wasserschläuche, die lange Zeit nicht mehr gebraucht wurden; sie zeigen also eine Breit- und eine Schmalseite. Mögen sie nach der Ab-

lösung vom Papier auch beliebig lang im Wasser liegen bleiben, so erlangen sie doch ihre ursprüngliche, natürliche Form nicht wieder. In Abb. 26, die der oben zitierten Arbeit (S. 25) entnommen ist, gibt Verf. in Kurve 5 ein Variationspolygon von solchen getrockneten, losgelösten und in Wasser gelegten, abgeplatteten Trichomen wieder und nennt als errechnete mittlere Trichombreite $M = 8{,}81\ \mu \pm 0{,}45$. Da wir nun wissen, daß dieselben Fäden lebend 6,2 μ breit waren, so will das heißen, daß getrocknetes Material, in Wasser gelegt, nicht geeignet ist, die ursprünglichen, wirklichen Größenverhältnisse wiedererkennen zu lassen. Es ist darum äußerste Vorsicht geboten in Fällen, wo Arten nach getrocknetem Material beschrieben oder wo die Diagnosen früher beschriebener Arten auf Grund getrockneten Materials nachträglich ergänzt wurden.

Nun gibt es ein Mittel, die durch die Trocknung eingetretene Schrumpfung einigermaßen rückgängig zu machen. Die Mykologen verwenden es mit Vorteil bei der Messung alter, geschrumpfter Sporen (z. B. von Uredineen). Es besteht darin, daß die zu prüfenden Materialien auf dem Objektträger in einen Tropfen Milchsäure gelegt und mit dem Deckgläschen zugedeckt werden. Durch die Flamme eines Streichholzes, das darunter gehalten wird, wird die Milchsäure zum Sieden gebracht, wobei die Sporen ihre ursprüngliche, natürliche Größe wieder annehmen.

Auch bei den Blaualgen bleibt dieses Mittel nicht ohne Wirkung. Tatsächlich quellen die Trichome auf, gewinnen ein straffes, turgeszentes Aussehen und haben alle sichtbaren Merkmale der Schrumpfung verloren. Die Struktur der Zellen, namentlich die Spezialbildungen, wie Kalyptra und dergleichen, werden auffallend deutlich, und wo Scheiden vorhanden sind, wie bei *Phormidium* und *Lyngbya,* sind diese leichter zu erkennen als in lebendem Zustande, da vielfach Hormogonien und Trichomstücke aus den Scheiden austreten. In Fällen, wo das Vorhandensein einer Scheide zweifelhaft ist, hilft vielfach das Aufkochen in Milchsäure, um den wirklichen Sachverhalt richtig zu erkennen.

Wie steht es nun aber mit der Wiedergewinnung der ursprünglichen Größenverhältnisse ? Die Variationspolygone solcher aufgekochter Materialien in Abb. 26 geben darauf Antwort.

Das getrocknete Originalmaterial De Candolles, das lebend 6,2 μ breite Trichome gezeigt hatte, und das nach über hundertjährigem Aufenthalt im Herbarium, in Wasser gelegt, $8{,}81\ \mu \pm 0{,}45$ ergeben hatte, zeigt nach Aufkochung in Milchsäure einen Wert von $7{,}60\ \mu \pm 0{,}39$. Die Trichome nähern sich also in Form und Größe wieder dem lebenden Zustande. Die durch die Trocknung und Alterung eingetretene Veränderung kann aber nur teilweise rückgängig gemacht werden, und so

eignet sich für *Oscillatoria* diese Aufkochung in Milchsäure nicht zur Wiedererkennung der ursprünglichen Zellbreite.

Nun stellte sich die Frage, ob die durch die Trocknung und Wiederaufweichung herbeigeführten Veränderungen bei verschiedenen Materialen wenigstens gleichsinnig verlaufen. Der Verfasser zog darum *Oscil-*

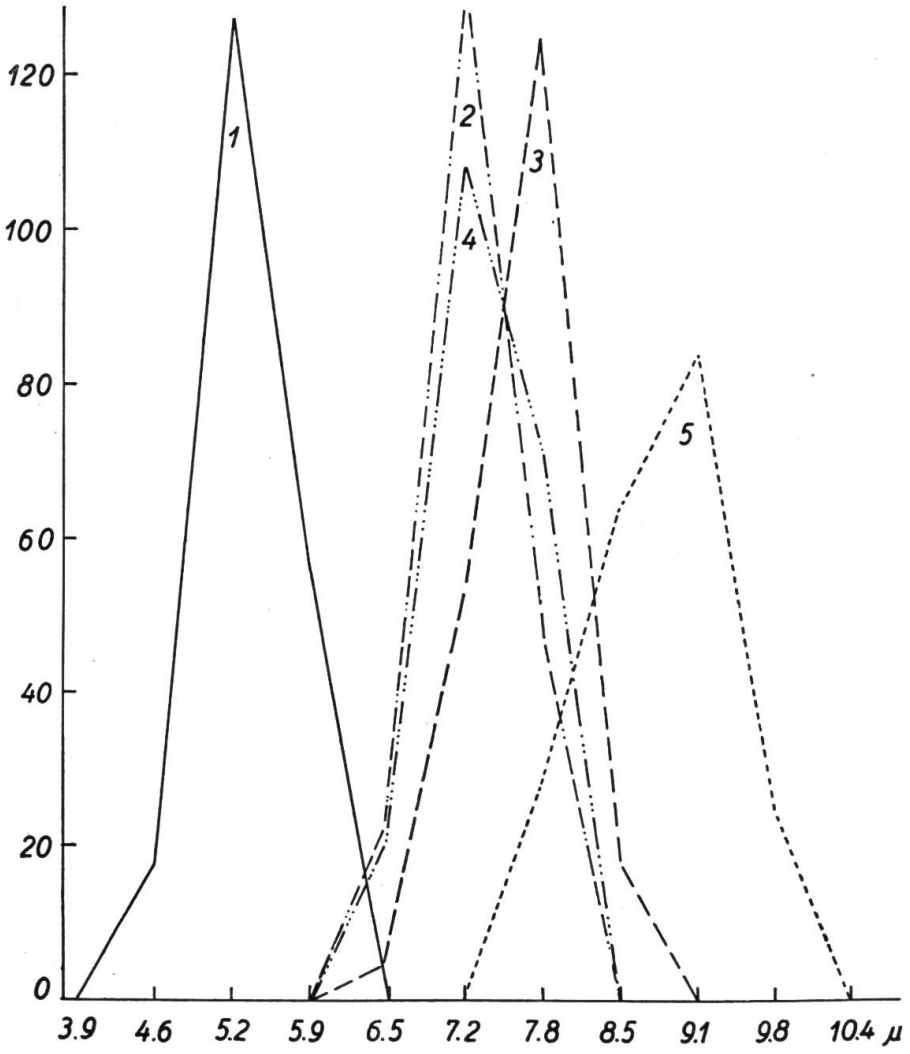


Abb. 26

Oscillatoria rubescens aus dem Murtensee; Breitenkurven

Kurve 1 : Formolmaterial vom 10. Oktober 1935. M = 5,35 μ ± 0,40.
» 2 : getrocknetes Material von 1896, in Milchsäure. M = 7,25 μ ± 0,39.
» 3 : getrocknetes Material (Originalmaterial de Candolles von 1825), in Milchsäure. M = 7,60 μ ± 0,39.
» 4 : getrocknetes Material von 1896, in Wasser. M = 7,33 μ ± 0,30.
» 5 : getrocknetes Material (Originalmaterial de Candolles von 1825), in Wasser. M = 8,81 μ ± 0,45.

Aus : Jaag (1941), Zeitschr. f. Hydrologie IX, 1—2, S. 25

latoria-Proben, die 1896 im Murtensee gesammelt und auf Papier aufgezogen worden waren, zum Vergleich heran.

In Wasser gelegt ergaben diese das in Abb. 26, Kurve 4, dargestellte Polygon mit M = 7,33 $\mu \pm 0{,}30$, in Milchsäure aufgeweicht dagegen das Kurvenbild 2 der gleichen Abbildung mit M = 7,25 $\mu \pm 0{,}39$. In diesem Falle ist also eine Veränderung der Trichombreite durch Aufkochung

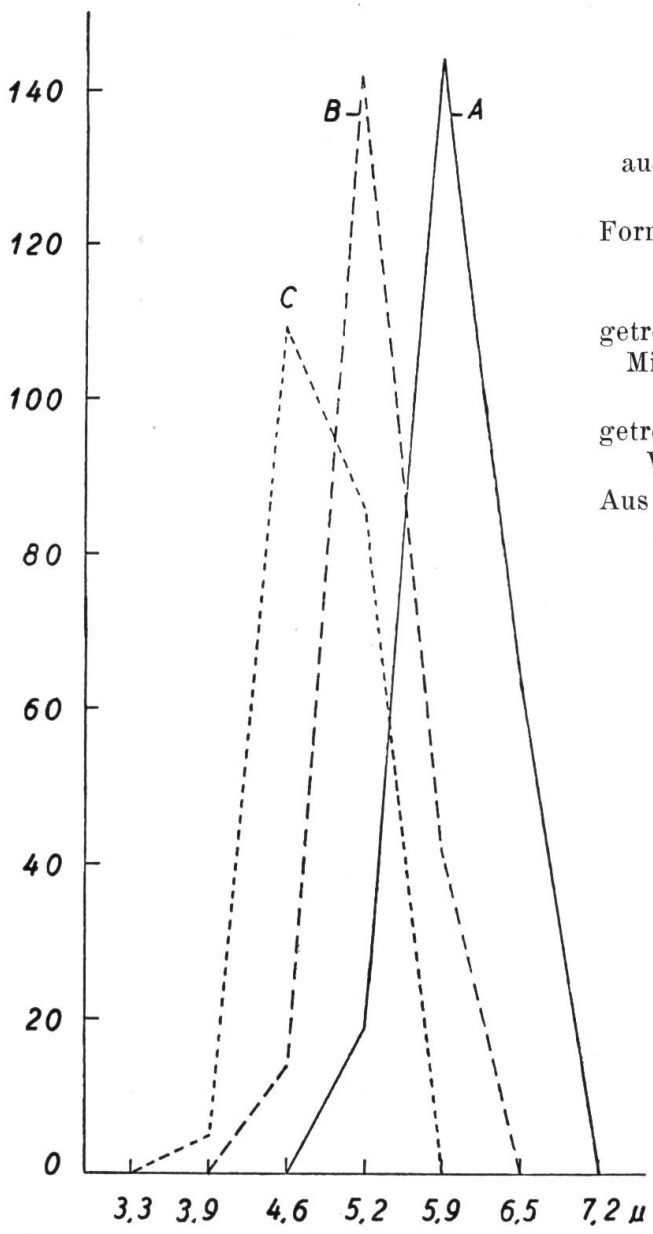


Abb. 27
Oscillatoria rubescens
aus dem Rotsee; Breitenkurven
Kurve A:
Formolmaterial vom 24. Febr. 1936.
M = 6,07 $\mu \pm 0{,}40$
Kurve B:
getrocknetes Material von 1910, in Milchsäure. M = 5,30 $\mu \pm 0{,}35$
Kurve C:
getrocknetes Material von 1910, in Wasser. M = 4,84 $\mu \pm 0{,}33$
Aus: J a a g (1941), Zeitschrift für Hydrologie IX, 1—2, S. 26

nicht eingetreten. Die Betrachtung eines dritten Materials zeigt überdies, daß auf diese Gleichsinnigkeit in der Veränderung der Zellbreite kein Verlaß sein kann. Eine Formolprobe aus dem Rothsee bei Luzern (am 24. Februar 1936 gesammelt), ergab einen Mittelwert von M = 6,07 $\mu \pm 0{,}40$ (Abb. 25, Kurve 4 und Abb. 27, Kurve A), während ein getrocknetes Material vom 6. September 1910 in Milchsäure aufgekocht eine solche von M = 5,30 $\mu \pm 0{,}35$, in Wasser gelegt dagegen eine mittlere

Breite von 4,84 $\mu \pm 0{,}33$ ergab. Die Veränderungen verlaufen also, verglichen mit den Proben aus dem Murtensee, gerade in umgekehrter Richtung, womit die Aufweichung in Milchsäure, als Methode, um in getrocknetem Material die ursprünglichen Maße wiederzuerkennen, außer Betracht fallen muß.

β) Oscillatoria Borneti Zukal

J a a g (l. c. S. 28) prüfte die Konstanz der Zellgröße noch an einer weiteren Art der Gattung *Oscillatoria*. Er wählte hiefür wiederum eine Spezies, die dank auffallender morphologischer Merkmale, namentlich der ihr eigentümlichen Erscheinung der Keritomie (Wabenzerschneidung) des Protoplasten mit keiner andern verwechselt werden kann. Das Material stammte aus dem Lunzer See (Niederdonau).

Schon bei der ersten Durchsicht des lebenden Materials fiel dem Verfasser die für den Typus der Art zu geringe Breite der Trichome auf. Er hob das Material in Formol fixiert auf. Die statistische Bearbeitung ergab einen Mittelwert von 7,94 $\mu \pm 0{,}46$. Die äußersten beobachteten Werte liegen zwischen 7,2 und 9,1 μ, sind also viel zu gering für den Typus der Art, für welche Z u k a l eine Breite von 12—16 μ angibt. Dagegen stimmt die Breite der untersuchten Alge einigermaßen überein mit var. *intermedia*, die W o r o n i c h aus Bächen des Urals beschrieb. Sie ist aber auch mit dieser nicht identisch, denn bei einem Mittelwert von 7,9 μ liegt die Zellbreite der Alge aus dem Lunzer See immer noch unterhalb der Grenze des Diagnosenwertes von 8—10 μ; sie ist auch, im Gegensatz zu var. *intermedia* an den Querwänden nicht eingeschnürt. Die fa. *tenuis* Skuja (1929) mit 5,5—7 μ Breite ist für unser Material wiederum zu schmal.

γ) Andere Vertreter aus der Reihe der *Hormogonales*

Nicht weniger einförmig erweist sich die Trichom- bzw. Zellbreite bei manchen andern Vertretern aus der Reihe der *Hormogonales*. So ergab die Ausmessung von 200 Trichomen eines in Kultur auf Erdagar gewachsenen *Nostoc*-Materials (die Art muß noch beschrieben werden) das in Abb. 28, Kurve A, dargestellte Variationspolygon mit Mittelwert und Streuung von 4,95 $\mu \pm 0{,}28$. Die gemessenen Werte liegen zwischen 4 und 6 μ, der Mittelwert kann also mit 5,0 μ angegeben werden.

Ein in derselben Weise bearbeitetes Material von *Tolypothrix sp.* aus einer Agar-Kultur ergab die Kurve B der genannten Abb. 28, mit den Werten $M = 9{,}93\ \mu \pm 0{,}61$. Das Ausgangsmaterial, das am natürlichen Wuchsort gesammelt wurde, und von dem aus die vorgenannte Kultur angelegt worden war, zeigte, im lebenden Zustand ausgemessen,

mit einem Wert von M = 9,90 $\mu \pm 0{,}73$ ein praktisch vollkommen übereinstimmendes Bild der Größenverhältnisse wie das Kulturmaterial.

Aus diesen beiden Bearbeitungen geht also hervor, daß auch bei den untersuchten Vertretern von *Nostocaceen* und *Scytonemataceen* aus der Reihe der *Hormogonales* die Zell- bzw. Trichombreite nur geringe Schwankungen aufweist. Aus dem Beispiel von *Tolypothrix sp.* ergibt sich überdies, daß diese Werte von dem am natürlichen Standort

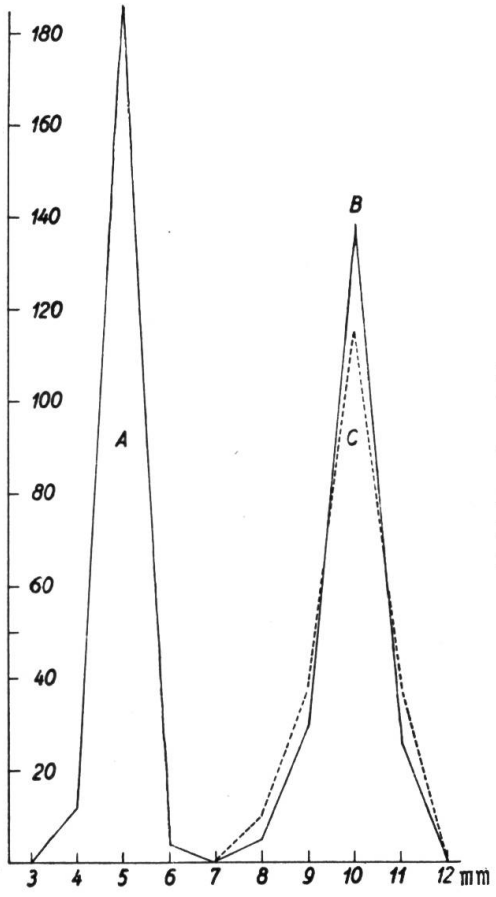


Abb. 28

Nostoc sp. (aus dem Tropengebiet). Lebendes Material auf Knop-Agar: Kurve A (Trichombreite); M = 4,95 ± 0,28. *Tolypothrix sp.* (vom Südhang der Churfirsten). Lebendes Material auf Knop-Agar: Kurve B; M = 9,93 ± 0,61. Dieselbe Art an ihrem natürlichen Wuchsort: Kurve C; M = 9,90 ± 0,73

gewachsenen und dem davon in Kultur auf künstlichem Nährboden untersuchten Material praktisch keine Abweichungen zeigen.

Die Ausmessung verschiedener Kultur-Materialien aus anderen Formenkreisen wie *Phormidium, Schizothrix, Plectonema* und *Stigonema,* ergaben dasselbe Resultat. Die diesbezüglichen Untersuchungen, die von einem unserer Schüler, *H. Kuhn,* ausgeführt und zurzeit weiter verfolgt werden, sollen im Zusammenhang mit der Behandlung anderer Blaualgenprobleme in einem spätern Zeitpunkt im einzelnen dargestellt werden.

δ) Synechococcus of. *maior* Schröter

Die Erfahrung lehrt, daß sich auch bei den *Chroococcales* die Zellgröße als Artmerkmal gut verwenden läßt. Doch sind die Verhältnisse

in manchen Formenkreisen erheblich komplizierter als bei den *Hormogonales,* insbesondere bei denjenigen Arten, welche verschiedene Entwicklungszustände, vegetative und Dauerstadien, durchlaufen, wie dies bei den eigentlichen Felsalgen *Gloeocapsa* u. a. der Fall ist. Diese sollen weiter unten kurz Erwähnung finden.

Synechococcus gehört zu den einfachsten Formen unter den *Chroococcales.* Er tritt stets in derselben vegetativen Form der dünnbehäuteten Einzelzellen in Erscheinung, nie in eigentlichen Massenentwicklungen wie die oben besprochenen *Oscillatoria*-Arten, sondern zumeist ziemlich

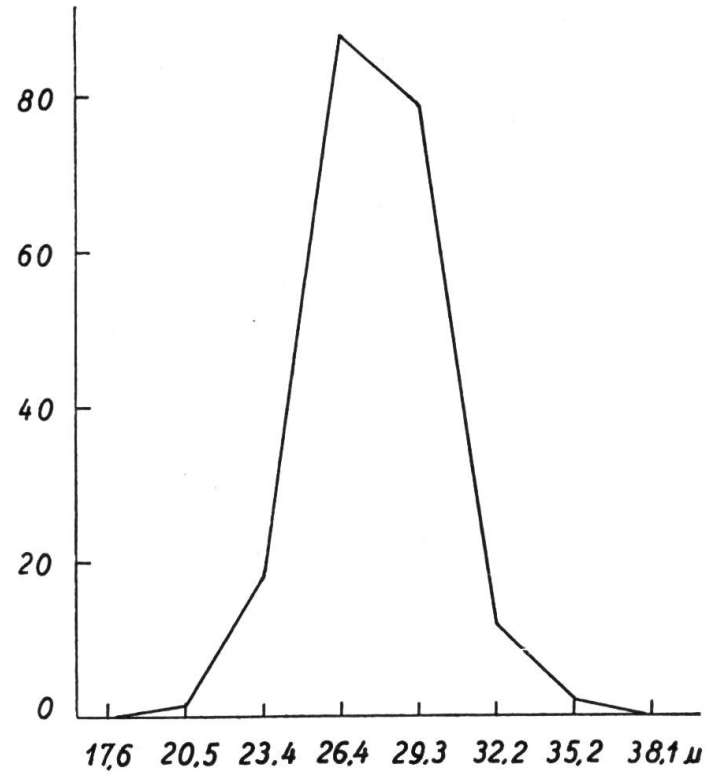


Abb. 29
Synechococcus cf. *maior; Breitenkurve.* Formolmaterial von Cevio, 16. Okt. 1940. M = 27,68 ± 0,73

spärlich anderen Algen untermischt. Wir finden die Alge im verhältnismäßig sauren Wasser von Seen, Mooren und Tümpeln, doch ist sie auch häufig im Algenbewuchs nackter Felswände vertreten.

Das Variationspolygon, welches J a a g (l. c., S. 30) aus der Messung der Breite von 200 Einzelzellen erhielt, ist in Abb. 29 dargestellt. Die gemessenen Zellbreiten liegen zwischen 20,5 und 30,2 μ und gruppieren sich um den Mittelwert M = 27,68 $\mu \pm$ 0,73. Auch hier erweist sich die Variabilität als gering, und die Zellbreite kann als Artmerkmal sehr wohl verwendet werden. Wie notwendig die genaue variationsstatistische Aufnahme einer Art ist, zeigt dieses Beispiel wiederum mit besonderer Deutlichkeit. Nach der heutigen Literatur ist es nämlich unmöglich, die Alge einer bisher beschriebenen Art einzugliedern, und doch stellt sie sicher

keine Neuentdeckung dar, sondern gehört mit größter Wahrscheinlichkeit dem Formenkreis der ungenau beschriebenen Arten *Synechococcus maior* und *S. crassus* Archer bzw. deren Varietäten und Formen an.

Für *S. maior* ist (nach Geitler, 1930) als Zellgröße mehr oder weniger 20 μ angegeben; die von Jaag untersuchte Alge ist größer. Die für *S. crassus* von West mit 20, 26,6 und 17 μ und von Elenkin mit 19—23 μ angegebenen Werte sind noch immer zu klein, da ja der Mittelwert ihrer Zellbreite noch über der oberen Grenze der genannten Arten liegt. Unter fa. *crassior* beschrieb Nordstedt eine Alge, deren Zellbreite zwischen 29—38,3 μ schwankt, Werte, die oberhalb derjenigen unseres Materials liegen, wie dies auch für die Zellbreite von *S. maior* var. *maxima* Lemm. der Fall ist.

Alle diese Beispiele zeigen, daß die Zellgröße der Blaualgen weitgehend konstant ist und darum als Artmerkmal wohl zu verwenden ist. Damit man sie aber wirklich gebrauchen kann, muß sie für jede Art und Varietät so weitgehend als möglich in ihrer gesamten Variationsbreite statistisch erfaßt werden. Wäre bei der Erstbeschreibung von Arten, Varietäten und Formen der Zellgröße mehr Beachtung geschenkt worden, so ließen sich die einzelnen Formenkreise sicher viel deutlicher gegeneinander abgrenzen, als dies zurzeit möglich ist, und die heute noch sehr unsichere Artsystematik der Blaualgen wäre wenigstens in diesem Punkte auf eine solidere Basis gestellt worden.

Wesentlich komplizierter liegen die Verhältnisse bei Arten, welche, in Abhängigkeit von ökologischen Verhältnissen des Standortes, verschiedene Entwicklungszustände durchlaufen. Besonders auffällig erweist sich in dieser Hinsicht *Gloeocapsa*, eine Gattung, deren Arten in vegetativen und Dauerzuständen, im Zustande enger und weiter, farbloser und intensiv gefärbter, homogener und deutlich geschichteter Hüllen anzutreffen sind. Wohl zeigen die einzelnen Stadien eine weitgehende Konstanz der Zellgröße. Verschiedene Entwicklungszustände aber weisen untereinander große Unterschiede auf. So können z. B. Dauerzellen von *Gloeocapsa alpina* Näg. den zwei- bis dreifachen Durchmesser von Zellen derselben Art im vegetativen Zustande und gar den fünf- bis sechsfachen Betrag von Zellen im Nannozytenstadium erreichen. In solchen Fällen muß bei der Artbeschreibung auf einen jeden dieser Zustände besonders eingegangen werden. Die Zellgröße unterliegt in einem jeden derselben einer gewissen, wenn auch geringen Variabilität, während die Zellgröße der Art innerhalb weiter Grenzen schwankt. Sollen solche vielgestaltigen Arten gegeneinander abgegrenzt werden, so müssen stets die entsprechenden Entwicklungszustände, also Dauer-, vegetative, Nannozyten-Stadien usw. miteinander verglichen werden.

Hält man aber in dieser Weise rechte Ordnung, so läßt sich auch bei ihnen die Zellgröße als gutes Artmerkmal verwenden.

Was soll man nun mit Materialien, die in keine Diagnose genau hineinpassen, anfangen ? Neue Arten möglichst vollständig und genau zu beschreiben, wäre wohl das sauberste Vorgehen im Hinblick auf die Schaffung einer sicheren Grundlage für die Cyanophyceen-Systematik. Damit würden aber längst bekannte, wenn auch ungenügend beschriebene Arten neu geschaffen, was gegenüber früheren Autoren ungerecht wäre und die Nomenklatur noch unübersichtlicher gestalten würde, als sie es bisher schon war. Überdies muß noch eine ganze Reihe von systematischen Merkmalen, wie Färbung, Weite und Schichtung der Hüllen und Scheiden in ihrer Bedeutung, Variabilität und Abhängigkeit von den Umweltbedingungen abgeklärt werden, bevor es möglich ist, sie mit gutem Grunde zur Charakterisierung von Arten zu verwenden, bzw. diesbezügliche Angaben älterer Diagnosen zu berichtigen. So möchten wir uns in der vorliegenden Arbeit vorläufig damit begnügen, kleinere, mit der Diagnose in Widerspruch stehende Artmerkmale in Kauf zu nehmen, diese aber überall aufzuzeigen, in der Hoffnung, dadurch von den verschiedenen Formenkreisen und deren Umgrenzung allmählich ein klareres Bild zu gewinnen. Dagegen verzichten wir in dieser Arbeit mit Absicht auf die Aufstellung neuer Arten. Dies soll in einem späteren Zeitpunkt unsere Aufgabe sein, wenn einmal auf Grund von Kulturversuchen für die betreffenden, als eventuell neu erachteten Formen die Amplitude ihrer morphologischen Veränderlichkeit und deren Abhängigkeit von den Wachstumsbedingungen abgeklärt ist.

ε) Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse über die Variabilität der Zellgröße

1. Variationsstatistische Untersuchungen an verschiedenen lebenden und Formol-fixierten Materialien (Proben aus Agarkulturen und vom natürlichen Wuchsort) von *Oscillatoria rubescens, Osc. Borneti* und *Synechococcus* cf. *maior,* von *Nostoc sp., Tolypothrix sp.* und anderen Arten haben ergeben, daß die Breite der Zellen und Trichome der untersuchten Algen nur sehr geringen Schwankungen unterliegt. Sie kann deshalb als arttypisch betrachtet und in der Systematik zur Charakterisierung und Umgrenzung der Arten als gutes Merkmal verwendet werden.
2. Getrocknete Materialien von *Oscillatoria rubescens* zeigen, im Vergleich zu lebendem Material, zu große oder zu geringe Zell- und Trichombreite und sind daher nicht geeignet, zur Beschreibung von Arten bzw. zur Nachprüfung und Ergänzung der ungenauen oder unvollständigen Diagnosen früherer Autoren herangezogen

zu werden. Auch durch Aufkochung in Milchsäure lassen sich getrocknete Materialien nur unvollständig in den ursprünglichen Zustand zurückführen. Fixierung mit 3prozentigem Formalin erhält dagegen Form und Größe der Trichome während beliebig langer Zeit in weitgehend natürlichem Zustande.

3. Die in verschiedenen Schweizer Seen (Murtensee, Züricher See, Zuger See, Hallwiler See, Baldegger See und Rothsee) zu regelmäßigen Massenentwicklungen gelangende *Oscillatoria rubescens* (Burgunderblut-Alge) zeigt eine nur geringfügige Variabilität der Trichombreite. Alle untersuchten Proben gehören daher derselben Art und Rasse an, welche De Candolle im Jahre 1825 aus dem Murtensee beschrieb.
4. Der in der Cyanophyceen-Literatur angegebene Wert für die Trichombreite von 6—8 μ für *Oscillatoria rubescens* entspricht nicht den Tatsachen. Die Trichombreite steht dem von De Candolle angegebenen Wert von $^1/_{360}'''$ = 6,25 μ wesentlich näher. Aus der variationsstatistischen Bearbeitung von 10 verschiedenen Materialien ergab sich ein Mittel aus 10 Mittelwerten von 5,7 μ und eine Gesamt-Variationsbreite von 4,0—7,2 μ.

Schlußfolgerung

Aus den im vorliegenden Kapitel « Die Grundlagen der Blaualgen-Systematik » dargestellten Beobachtungen und Überlegungen geht mit eindrücklicher Deutlichkeit hervor, daß bei den Blaualgen die Systematik der Gattungen und Arten heute noch vielfach auf durchaus ungenügende Grundlagen aufgebaut ist. In manchen Formenkreisen müssen die Arten neu gefaßt werden auf Grund von Merkmalen, deren Variabilität und Abhängigkeit von den Umweltfaktoren bekannt sind.

Die Erfahrungen, die uns während der Durchführung der vorliegenden Arbeit erwuchsen und die uns hinsichtlich der Umgrenzung von Gattungen und Arten zu neuen Auffassungen führten, haben wir in den nachfolgenden Kapiteln verwendet, namentlich in den Gattungen *Gloeocapsa-Aphanocapsa, Scytonema-Petalonema, Rivularia-Sacconema* usw. In anderen Gattungen, bei denen unsere Untersuchungen weniger in die Tiefe geführt werden konnten, haben wir uns dagegen, so gut als dies möglich war, an die hergebrachte Umgrenzung der Arten gehalten, selbst dann, wenn wir zur Überzeugung gelangt waren, daß auch dort mit den beobachteten Tatsachen noch manches im Widerspruch steht.

Eine Tatsache ist uns bei der Durchführung vieler Hunderte von Blaualgen-Bestimmungen klar geworden : Alle Artmerkmale müssen auf ihre Konstanz bzw. Veränderlichkeit hin und, so weit als möglich, experimentell geprüft werden, bevor wir sie mit gutem Recht zur Cha-

rakterisierung und Umgrenzung systematischer Einheiten verwenden können. Die heutige Artsystematik der Cyanophyceen besitzt nur provisorischen Wert. Beobachtung und Vergleich an möglichst vielen natürlichen Standorten können in dieser Hinsicht wertvolle Vertiefung bringen. Das Ziel aber muß in der experimentellen Erforschung jeder einzelnen Art mittels Reinkulturen gesehen werden.

b) Die Farbe der Blaualgen und ihre Abhängigkeit von Außenfaktoren

In den meisten Fällen kann der geübte Algologe Lager von Cyanophyceen schon makroskopisch an ihrer Farbe als solche erkennen; denn, obschon diese letztere eine sehr breite Skala von Nuancen umfaßt, ist ihr doch stets ein ganz bestimmter Ton eigen, der bei andern Algenklassen nicht vorkommt. Nie zeigen die Cyanophyceen ein reines Grün wie die Chlorophyceen, sondern meist matte, abgestumpfte, schmutzige Farbtöne, die von dunklem Schwarzblau oder -braun zu Grünblau oder Braungrün und zu helleren, rötlichen, braunen bis gelben Tönen hin variieren. Bei manchen Formen ist diese Lagerfarbe charakteristisch und vielfach nur geringen Schwankungen unterworfen. In diesen Fällen ist es möglich, mit einiger Sicherheit aus der Lagerfarbe makroskopisch auf die vorliegende Spezies zu schließen. Im Mikroskop läßt sich alsdann die Farbe der Zellen, Trichome usw. in beträchtlich erweitertem Maße zur Erkennung der Art auswerten. In zahlreichen andern Formenkreisen ist dagegen die Färbung sowohl des Lagers als auch der Einzelindividuen weitgehend von Außenfaktoren abhängig und verändert sich mit diesen.

Dieser Farbenwechsel kann verursacht sein durch verschiedene Faktoren physikalischer, chemischer oder physiologischer Art, und zwar zeigen diese Faktoren eine verschiedene, ja oft entgegengesetzte Wirkung auf die Farbe einerseits des Gesamtlagers oder der einzelnen Zellen und Trichome und anderseits deren Hüllen und Scheiden. Diese Abhängigkeit muß daher für die verschiedenen Fälle getrennt betrachtet werden.

aa) Der Einfluß der Lichtintensität

N a d s o n (1909) konnte nachweisen, daß die Fäden von *Oscillatoria amphibia* Ag. und *Phormidium laminosum* Gom. bei der Bestrahlung mit direktem Sonnenlicht allmählich ihre normale grüne Farbe verlieren und dafür eine goldig-braune oder schließlich eine gelb-braune Farbe annehmen; an einen schattigen Ort verbracht, gewinnen sie wieder ihren ursprünglichen Farbton. In dieser Weise konnte durch mehrmaliges Versetzen aus stark in schwach belichtete Standorte und umgekehrt die Abhängigkeit der Trichomfarbe mehrmals experimentell verändert werden. In derselben Richtung weisen Beobachtungen, welche F. B r a n d

(1900) an den Zellen von *Gloeocapsa alpina* am natürlichen Standort machte. Dieser Farbenwechsel läßt sich unschwer verstehen durch den Abbau des Chlorophylls und zum Teil wohl auch des Phycocyans in den Zellen, wobei die gelben Farbstoffe, insbesondere die Carotinoide erhalten bleiben und in den Vordergrund treten. Die Erscheinung stimmt weitgehend überein mit der allgemeinen Erfahrung, daß auch Grünalgen, welche, auf künstlichen Substraten gezogen und in verhältnismäßig starkes Licht verbracht, nach wenigen Tagen ihre grüne Farbe verlieren und mehr oder weniger schnell völlig ausbleichen. Diese Entfärbung ist nach N a d s o n bei Blaualgen, ähnlich wie bei Grünalgen, die Folge der Zerstörung von Farbstoffen, die im Chromatoplasma, also innerhalb der Zellmembran gelegen sind.

Ganz entgegengesetzt verhält es sich mit dem Einfluß der Belichtungsintensität auf die an die Gallerthüllen und -scheiden, also aus dem Chromatoplasma heraus abgegebenen Farbstoffe, das Gloeocapsin und das Scytonemin. In allen unsern Untersuchungen zeigte es sich, daß diese, den Felsenalgen par excellence eigenen Farbstoffe um so ausgiebiger ausgebildet werden, je stärkerer Besonnung jene ausgesetzt sind, während dieselben Algen an weniger lichtexponierten oder gar lichtschwachen Standorten den Farbstoff nur angedeutet aufweisen oder seiner völlig entbehren. Diese Abhängigkeit ist dermassen ausgeprägt, daß es bei den betreffenden Arten ohne weiteres möglich ist, aus der Intensität der Hüllenfärbung auf den Belichtungsgrad des Standortes zu schließen. In diesem Falle handelt es sich nicht um die Zerstörung bestimmter Farbstoffe, sondern um deren Neubildung unter dem Einfluß der Belichtung. Diese Abhängigkeit, auf die G e i t l e r verschiedenenorts (1930, 1936 und 1942) und auch andere Autoren mit Nachdruck hinweisen, fand beim vorliegenden Studium der Felsvegetation neue, sichere Stützen, und zwar in sämtlichen Gattungen und Arten, welche die genannten Hüllenfarbstoffe auszubilden vermögen.

Rothüllige *Gloeocapsa* (z. B. *Gl. sanguinea* [Ag.] Kütz.) kann an lichtarmen Wuchsorten mit völlig ungefärbten Hüllen auftreten, ebenso violetthüllige (z. B. *Gl. alpina* Näg.) oder gelbhüllige *Gloeocapsa* (*Gl. Kützingiana* Näg.). An stark belichteten Stellen dagegen kann der rote, violette oder gelbe Farbstoff so reichlich in den Hüllenschichten eingelagert sein, daß im Innern derselben die Zellen kaum mehr zu erkennen sind. Eine ähnliche Abhängigkeit zeigt die Scheidenfärbung bei vielen *Hormogonales,* insbesondere bei den lichtliebenden Aerophyten, die in der Felsvegetation außerordentlich reichlich vertreten sind, wie *Stigonema, Scytonema, Tolypothrix, Calothrix* usw.

Da an mittelstark oder stark belichteten Standorten keine der genannten Blaualgen in Arten mit farblosen Hüllen oder Scheiden zu fin-

den sind, sind Zweifel berechtigt, ob die Farblosigkeit der Gallerte wirklich als Art-konstantes Merkmal anerkannt werden darf, m. a. W., ob es *Gloeocapsa-*, *Scytonema-*, *Calothrix-* usw. -Arten gibt, die durch hyaline Hüllen charakterisiert sind, oder ob « Arten » mit farblosen Hüllen nicht samt und sonders Schattenformen von bestimmten systematischen Einheiten darstellen, deren Hüllen sich unter genügendem Lichtgenuß mehr oder weniger intensiv pigmentieren. In der Art-Systematik der Cyanophyceen ist aber — und sicher vielfach zu Unrecht — die Farblosigkeit der Hüllen noch weitgehend als Artmerkmal verwendet.

Der Einfluß der Lichtfarbe

Daß die Qualität des Lichtes, d. h. die unter verschiedener Wellenlänge strahlende Lichtenergie, einen Einfluß auf die Färbung der Blaualgen ausüben kann, steht heute wohl außer Zweifel. Die Untersuchungen von Engelmann (1883) und Gaidukow (1904), auf deren Ergebnissen der Begriff der komplementären chromatischen Adaptation begründet und um die Jahrhundertwende eingehend diskutiert wurde, haben gezeigt, daß bestimmte Arten von Blaualgen unter dem Einfluß der Bestrahlung mit rotem Licht grüne, bei Bestrahlung mit grünem Licht dagegen rote Farbtöne annehmen. Diese Erscheinung wurde erklärt durch die Ausbildung verschiedener Modifikationen von Phycocyanin (Boresch 1919). Weder die von Gaidukow mitgeteilten Tatsachen noch die von Engelmann u. a. Autoren darauf aufgebauten Theorien blieben indes unwidersprochen. So zeigten namentlich Berthold-Oltmanns, daß entgegen der Auffassung Engelmanns nicht die Lichtfarbe, sondern die Intensität des Lichtes die Tiefenverteilung der Algen im Meere bedingt. Magnus und Schindler und auch Pringsheim setzten sogar die experimentellen Beobachtungen Gaidukows in Zweifel, während Boresch (1913) Ergebnisse aus Kulturversuchen mitteilt, welche über die Existenz einer chromatischen Adaptation für *Phormidium foveolarum* doch wohl kaum einen Zweifel offen lassen. Mehrere andere *Phormidium*-Arten zeigten freilich die Erscheinung nicht.

In neuerer Zeit haben Geitler und Ruttner (1935) bei der Beschreibung der « rotbunten Tiefenbiozönose » in tropischen Seen mit Nachdruck wiederum auf das wirkliche Vorhandensein einer « chromatischen Adaptation » bei einer Reihe von Cyanophyceen hingewiesen. Sonst ist es um diesen eigenartigen Farbenwechsel eher still geworden. Jedenfalls konnte sichergestellt werden, — und unsere eigenen Untersuchungen weisen nach der nämlichen Richtung —, daß es sich dabei keineswegs um eine allgemeine Erscheinung unter den Blaualgen handelt, sondern daß eine nur geringe Zahl von Arten, insbesondere aus der

Familie der *Oscillatoriaceen*, seiner fähig ist. Sollte die Mitteilung Engelmanns, wonach z. B. grünbestrahlte Blaualgen, in weisses Licht zurückversetzt, ihre Komplementärfarbe noch monatelang beibehalten, zutreffen, so käme ihr in der Frage der Verwertungsmöglichkeit der Algenfarbe als systematischem Merkmal eine besondere Bedeutung zu. Sie wurde aber seither durch keinerlei neue Beobachtungen gestützt.

Für die Bestimmung unserer Blaualgen des Gesteins spielt die Beeinflussung ihrer Farbe durch die Qualität des Lichtes kaum eine Rolle; denn, wenn auch an manchen Wuchsorten das Licht beim Durchgang durch das grüne Laubwerk von Bäumen und Sträuchern verändert wird, so treten solche Fälle doch an Zahl weit in den Hintergrund gegenüber all jenen, wo der Standort der untersuchten Algen von unfiltriertem, weißem Licht bestrahlt wird.

bb) Die Farbänderung durch Stickstoffmangel

Auch die Zusammensetzung des Nährsubstrates kann die Farbe der Blaualgen verändern. So berichtet Boresch, daß Rohkulturen von *Phormidium Corium* auf Agarböden in ein und derselben Nährlösung allmählich ihre grüne Lagerfarbe verloren und immer mehr gelbbraune Farbtöne annahmen. Diese Farbänderung wird durch die Erschöpfung des Nährbodens an Nitraten verursacht. Bringt man nämlich in derart verfärbte Kulturen Stickstoff in Form von Nitraten oder organischen Verbindungen, so nehmen sie schon im Verlaufe weniger Tage ihre frühere grüne Farbe wieder an. Dieser Farbumschlag beruht, in ähnlicher Weise wie derjenige, der durch starke Belichtung verursacht wird, auf einem Abbau des Chlorophylls und des Phycocyans, so daß die im wesentlichen allein zurückbleibenden Carotinoide die gelbbraune Färbung der Alge bestimmen. Bei Darreichung von Nitraten kommt es zu einer sofortigen Wiederbildung und Anhäufung der zerstörten Farbstoffe, die in dem alsbald sichtbaren Ergrünen der Alge in Erscheinung tritt. Dieses Ergrünen ist im wesentlichen unabhängig vom Licht. Die braun gewordenen *Phormidium*-Rasen ergrünen auch im Dunkeln in stickstoffreichen Lösungen, wenn auch die so zustande gekommene Färbung an Intensität der am Licht erreichten etwas nachsteht. An Wasserkulturen von *Gloeocapsa alpina* beobachtete F. Brand (1900) ähnliche Verfärbungen, die auf Stickstoffmangel der Nährlösung zurückzuführen sein dürften.

Solche stickstoffchlorotische Cyanophyceen können in der Natur sehr häufig beobachtet werden, namentlich an Lagern, welche den nackten Fels besiedeln und wo ein stickstoffarmes Sicker- oder Tropfwasser den Wuchsort benetzt. Es ist deshalb in allen diesen Fällen bei Art-

bestimmungen, in denen die Lager- oder Zellfarbe als diagnostisches Merkmal verwendet wird, größte Vorsicht geboten. In den vorliegenden Untersuchungen wurden solche Verfärbungen namentlich in den Gattungen *Chroococcus, Plectonema, Phormidium, Lyngbya* und *Schizothrix* beobachtet. Sie betreffen sowohl die Farbe des Gesamtlagers als auch diejenige der Zellen und Zellverbände. Ob auch die Ausbildung der Hüllenfarbstoffe durch Stickstoffmangel beeinflußt wird, entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis.

Indessen brauchen Lagerverfärbungen von der Art, wie sie Boresch für *Phormidium Corium* beschreibt, keineswegs immer mit Stickstoffmangel im Zusammenhang zu stehen. So beobachteten wir in unsern Blaualgen*kulturen* derartige Farbänderungen hauptsächlich von blaugrünen nach gelben, gelbbraunen und gelbroten Farbtönen. Manche Arten, insbesondere diejenigen aus dem Formenkreise von *Plectonema,* zeigten auf Erdagar diese Veränderungen schon sehr bald nach dem Aufgehen der Kultur, und diese wiederholen sich bei jeder Überimpfung schon beim Anwachsen auf dem neuen Nährboden. Stickstoffmangel allein kann in diesen Fällen also für die Farbänderung nicht verantwortlich gemacht werden. Ihre Ursachen dürften verwickelterer Art sein. Jedenfalls verhalten sich die verschiedenen Arten mit Hinsicht auf den Stickstoffgehalt des Substrats in ihrer Färbung weitgehend verschieden.

Auch braucht Stickstoffmangel keineswegs notwendigerweise eine Verfärbung des Lagers oder einzelner Zellen herbeizuführen. So beobachteten wir bei *Nostoc, Anabaena* und manchen Phormidien nie eine solche Abhängigkeit. Auch in alten, vertrocknenden Kulturen, bei denen der Nährboden von einem dichten Pelz des Algenlagers über- und z. T. durchwuchert war, zeigte dieses keinerlei Anzeichen von Verfärbung. Ja wir konnten an einem Beispiel experimentell nachweisen, daß der Stickstoffgehalt des Substrats keinerlei Einfluß auf die Farbe des sich entwickelnden Lagers ausübt.

Die Gonidienalge der tropischen Flechte *Sticta Tjibodensis* wurde anläßlich unseres Tropenaufenthaltes in Westjava in den Jahren 1937/38 isoliert und während vier Jahren auf Knopagar in Reinkultur gezogen. Nie zeigte sie sich in ihrer Koloniefarbe verändert, gleichviel, ob wir sie dem Sonnenlicht oder dem diffusen Licht des Laboratoriums aussetzten.

Zu Beginn des Jahres 1943 impften wir sie wiederum in Erlenmeyerkölbchen, die mit je 50 cm^3 Nähragar beschickt waren, aus, indem wir die Nährlösung in der Weise variierten, daß die verwendeten Salze in einheitlicher Zusammensetzung und Konzentration verwendet wurden, mit Ausnahme des Kalziumnitrats, das in verschiedenen Verdünnungen beigegeben wurde.

Als Grund-Nährlösung verwendeten wir wiederum diejenige nach Knop, die vom Zeitpunkt der Isolierung an, stets dem Agar beigegeben worden war. Sie hat bekanntlich die folgende Zusammensetzung :

H_2O	1000
$Ca(NO_3)_2$ . .	1
$MgSO_4$ . . .	0,25
KCl	0,25
KH_2PO_4 . . .	0,25
$FeCl_3$ (1%) .	1 Tropfen

Nun stellten wir, außer dieser einen, fünf weitere Serien her, in denen statt 1 g/l folgende Mengen $Ca(NO_3)_2$ beigegeben waren : 1. 5 g/l, 2. 0,5 g/l, 3. 0,1 g/l, 4. 0,05 g/l und 5. 0,01 g/l. Mit diesen sechs Nährlösungen wurden je 10 Erlenmeyerkölbchen beschickt, mit 1,5 % Agar versteift, mit der *Nostoc*-Alge beimpft und in einem, durch weißen Baumwollstoff vor direkter Besonnung geschützten Raum des Glashauses ausgesetzt.

Die Versuchsergebnisse wurden während der Dauer von etwas mehr als einem Jahr, d. h. so lange, bis der Nährboden völlig vertrocknet war, jeden Monat einmal abgelesen.

In allen Serien gelangte die Alge zu guter und normaler Entwicklung und bildete Kolonien von 1,2—3,1 cm im Durchmesser. Dabei zeigte es sich, daß die Versuchspflanze in allen Reihen tief dunkel-blaugrüne Kolonien ausbildete, die nur in der Menge der entwickelten Zellen Unterschiede zeigten. Die Koloniefarbe und die Farbe der Einzeltrichome erwies — und dies bis zum Ende der Versuchsdauer — keinerlei Unterschiede.

Der außerordentlich geringe Stickstoffgehalt der unter 5. angeführten Nährbodenserie, der schon bei der Aussaat der Kultur nur dem hundertsten Teil des Gehaltes einer normalen Nährlösung entsprach, vermochte also die Färbung der Zellen und der ganzen Kolonie in keiner Weise zu beeinflussen. Eine andere, in einem Material vom Felsentälchen bei Schaffhausen gesammelte *Nostoc*-Art — es handelt sich wahrscheinlich um *Nostoc sphaericum* — zeigte im stickstoffarmen Substrat eine deutliche Verfärbung nach Gelb hin, während im stickstoffreichen Medium die Kolonien die ihnen bekannte dunkel-blaugrüne Farbe aufwiesen. Im Verhalten dem Stickstoff gegenüber bestehen zwischen den einzelnen Arten offenbar weitgehende Unterschiede.

cc) Die Farbänderung durch Eisenmangel

Ähnliche wie die durch Stickstoffmangel verursachten Verfärbungen können durch den Mangel an Eisen im Nährsubstrat herbeigeführt werden. Boresch wies diese Erscheinung nach an Kulturen von *Phormidium Retzii* (Ag.) Gom. var. *nigro-violacea* Wille, bei denen sich die normalerweise olivgrüne bis oliv- oder sepiabraune Farbe mit dem Alter nach violetten, rotvioletten, braunroten, rotbraunen, mitunter auch gelbbraunen Tönen hin verfärbte. Wurde diesen Agarkulturen ein Eisensalz zugegeben, so gewannen sie schon nach wenigen Tagen die frühere, normale olivgrüne Farbe, zeigten aber bei abermals eintretendem Eisenmangel wiederum die genannte Verfärbung. Dabei ist natürlich Voraussetzung, daß der Stickstoffgehalt genügend sei, ansonst er selbst als Minimumfaktor wirken und seinerseits die in Verfärbungen zutage tretenden Mangelerscheinungen verursachen würde. Ähnlich wie bei Stickstoffmangel sind die bei *Phormidium Retzii* auf Eisenmangel beruhenden Verfärbungen auf den fortschreitenden Abbau des Chlorophylls und der wasserlöslichen Farbstoffe (Phykochromoproteide Kylins) zurückzuführen. Es handelt sich hier also, ähnlich wie dies für die höheren Pflanzen bekannt ist, um eine Eisenchlorose.

dd) Die Farbänderung durch die Reaktion des den Wuchsort benetzenden Wassers

In diesem Kapitel sind wir in der Lage, einen bisher völlig außer acht gelassenen Faktor einzuführen, der wohl die auffallendsten und bedeutungsvollsten Farbänderungen an Blaualgen hervorruft. Es betrifft dies die Reaktion des Standortes, d. h. die Wasserstoffionen-Konzentration, den pH-Wert des Wassers, welches den Standort befeuchtet und die Felsoberfläche den Algen bewohnbar macht. Dabei sind es gerade die repräsentativsten und zahlenmäßig am reichlichsten vertretenen Felsenalgen, insbesondere eine Reihe von Arten aus der Gattung *Gloeocapsa*, welche auf diesen Faktor reagieren, nämlich die mit roten bzw. violetten Hüllen versehenen Arten aus den Untergattungen *Rhodocapsa* und *Cyanocapsa*.

Die bisher gebräuchliche Artsystematik innerhalb der Gattung *Gloeocapsa* ist auf die Auffassung gegründet, daß die Farbe der Gallerthüllen für die verschiedenen Arten spezifisch, erblich festgelegt, also Artkonstant und von den Umweltfaktoren, wie sie in der Natur gegeben sind, unveränderlich sei. Diese Auffassung erlaubte, Arten mit rotgefärbten Hüllen in einer Untergattung *Rhodocapsa*, in entsprechender Weise die Arten mit violetten und blauen Hüllen in der Untergattung *Cyanocapsa*, und diejenigen mit gelben Hüllen in der Untergattung *Chryso-*

capsa zusammenzufassen. Auch die Arten, deren Hüllen keine Färbung zeigen, wurden, als unter sich näher verwandt, in der Untergattung *Hyalocapsa* zusammengezogen.

Auf dieser Anschauungsweise fußen alle bisherigen Arbeiten systematischer, floristischer, pflanzengeographischer und soziologischer Art, wenn dabei auch gelegentlich zugegeben wird, daß manche Formenkreise, namentlich diejenigen mit stahlblau gefärbten Hüllen, noch der eingehenderen Untersuchung dringend bedürfen (Geitler, 1930).

Unsere Untersuchungen am natürlichen Wuchsort der Algen führten uns zu der Auffassung, daß die Hüllenfärbung der *Gloeocapsa*-Arten, namentlich soweit es sich um rote und violette Farbtöne handelt, keineswegs unveränderlich festgelegte Eigenschaften einzelner Arten darstellen, sondern daß diese Färbungen sehr weitgehend von der Reaktion des Substrats abhängen und darum zur Charakterisierung von Arten nur bedingt verwendet werden dürfen.

Betrachten wir zunächst die dreierlei Hüllenfärbungen der *Gloeocapsa*-Arten. Wir wissen darüber freilich recht wenig, und das wenige Bekannte geht auf Nägeli und Schwendener (1877) zurück; die damaligen Kenntnisse sind in der nachfolgenden Mitteilung dieser Autoren zusammengefaßt (l. c. S. 505): «Farbstoffe, welche nur eingelagert in die Membranen vorkommen. Von den hierher gehörenden Farbstoffen wurde bis jetzt keiner genau untersucht. Alle unsere Kenntnisse hierüber beschränken sich auf gelegentliche Beobachtungen über Löslichkeit und Veränderung des Farbtones unter dem Einflusse der Reagentien. Als Beispiele von Farbstoffen, welche uns als Einlagerungen in Membranen bekannt sind, führen wir zunächst diejenigen an, welche bei den Nostochinen (Chroococcaceen und Nostochaceen) vorkommen. Sie zeigen die verschiedensten Nuancen zwischen Gelb und Blau, kommen aber namentlich einerseits in braungelben, anderseits in roten und blauvioletten Tönen vor. Sie gehören zwei Verbindungen an: Das Gloeocapsin ist rot bis blau; durch Salzsäure wird es rot (schön rosenrot, rotorange oder bläulichrot), durch Kali blau oder blauviolett; es findet sich vorzüglich bei *Gloeocapsa*, doch auch bei einigen Fadenalgen.

Das Scytonemin ist gelb bis dunkelbraun; es wird durch Salzsäure spangrün und durch Kali wieder gelb, oft fast goldgelb. Es kommt bei vielen fadenförmigen Nostochaceen (*Scytonema, Schizosiphon* usw.), selten bei Chroococcaceen vor.»

Seit dieser Mitteilung Nägelis ist über die Natur und die Bedeutung dieser Farbstoffe an neuen Erkenntnissen kaum etwas zutage

gefördert worden. Dabei ist es erstaunlich, daß der Hinweis, wonach unter dem Deckglas das Gloeocapsin durch Zusatz von Säuren bzw. Laugen die Farbe wechselt, sich also ähnlich den Anthocyanen, dem Lakmus und andern Farbstoffen, wie ein Indikator auf die Reaktion des umgebenden Mediums verhält, weder von Nägeli und Schwendener noch von neueren Autoren in irgendeiner Weise ausgenützt wurde. Über den spezifischen systematischen Wert des roten bzw. violetten Hüllenfarbstoffes äußern sich deren Entdecker nicht, und an eine mögliche Beeinflussung der Hüllenfärbung durch Faktoren des natürlichen Standortes haben sie offenbar nicht gedacht. Dagegen schlagen sie in einer Fußnote (S. 505) vor, Arten mit gelben Hüllen als eigene Gattung, *Xanthocapsa,* von den rot- bzw. violetthülligen Arten abzutrennen. Damit wird die von Nägeli (1849) aufgestellte Art *Gloeocapsa ambigua,* in welcher er gelbe *(Gl. ambigua* a. *fuscolutea)* und violetthüllige (b. *violacea*) Formen zusammenfaßt, hinfällig.

Kirchner (1900) schlug hinsichtlich der rot- bzw. violetthülligen Formen einen klaren, aber, nach unserer Auffassung, unrichtigen Weg ein, wenn er durch die Schaffung der Untergattung *Cyanocapsa* die Formen mit violetten Hüllen von den in der Untergattung *Rhodocapsa* zusammengefaßten Arten mit roten Hüllen abtrennte. Aber die Auffassung von der Artkonstanz der roten bzw. violetten Hüllenfarbe gewann in neuerer Zeit immer mehr an Raum. Geitler (1930) drückt diese Auffassung aus (S. 179) in den Worten : « Es scheint zwar sicher, daß rot-, violett- und braungefärbte Formen *nicht* ineinander übergehen », und (1936, S. 31) : « Das Auftreten der Membranfarbstoffe ist spezifisch; so können z. B. *Gloeocapsa*-Arten mit roten Hüllen keine blau- oder braungefärbten Hüllen bilden, Arten mit braunen Hüllen keine roten oder blauen Hüllen usw.»

Frémy (1929—1933, 1930), Ercegowič (1932), Nováček (1929 und 1934), Marchesoni (1939), Geitler und Ruttner (1935), Messikommer (1942) und andere Autoren, welche Blaualgen in ihren natürlichen Gesellschaften untersuchten, nahmen diese Auffassung ebenfalls als Grundlage, und Nováček kam in seinen Aufnahmen in Mohelno zu der Auffassung, daß die rothülligen Formen, wie *Gloeocapsa sanguinea* und *Gl. Ralfsiana,* auf Silikatfels, die violetthülligen Arten, vorab *Gl. alpina,* auf Kalkgestein angewiesen seien.

Der Verfasser selbst (1936) neigte auf Grund seiner ersten Untersuchungen dieser Auffassung zu, wenn auch nicht mit ganz gutem Gewissen, weil eine Reihe von Standorten eine Vegetation zeigte, die mit dieser Auffassung nicht leicht in Übereinstimmung gebracht werden

konnte. Er drückte sich damals (J a a g , 1936, S. 58) in folgenden Worten aus : « Die Algenflora des Silikatgesteins ist in ihrer Zusammensetzung von der charakteristischen Algenflora des Kalksubstrates 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 an das Substrat weniger spezifisch zu sein. Dagegen wird man *Gloeocapsa Ralfsiana* auf Kalk nie dominierend finden; einzelne Vorkommnisse auf Kalk müssen noch genau abgeklärt werden. Diese werden wahrscheinlich durch das Vorhandensein einer Quarzader oder eines noch nicht bekannten Faktors (pH-Wert durch irgendeine Ursache beeinflußt) bedingt.»

Die seither weitergeführten Untersuchungen brachten in diese, damals noch nicht klar durchschauten Fragen Gewißheit, indem der vermutete Faktor, die Reaktion des Standortes, in seiner ganzen Bedeutung erkannt wurde, wodurch die erwähnten, weil der Theorie widersprechenden, undurchsichtigen Fälle erklärt werden konnten.

Ein Material, welches der Verfasser am Hörnli bei Arosa sammelte und in welchem rot- und violetthüllige Kolonien von *Gloeocapsa* ungefähr in gleicher Zahl nebeneinander lagen, brachte den ersten Anstoß zur Lösung des Problems. Insbesondere war es ein mikroskopisches Präparat, in welchem Kolonien nebeneinander lagen, die, abgesehen von der Farbe ihrer Gallerthüllen, einander derart glichen, daß mit Sicherheit angenommen werden mußte, daß sie Schwesterkolonien darstellten. Jedenfalls wurde uns dabei klar, daß diese Zellen, die nach der geltenden Systematik, wegen ihrer Hüllenfarbe im einen Falle zu *Gloeocapsa sanguinea,* im andern Falle zu *Gl. alpina* gestellt werden mußten, obschon sie sich in keinem einzigen anderen Punkte unterschieden, genetisch zusammengehörten. Überdies waren die beiderlei gefärbten Typen von Kolonien verbunden durch Kolonien, die alle Übergänge in der Farbennuance von Rot zu Violett zeigten, so daß es unmöglich war, sie mit gutem Grund der einen oder der andern Art zuzuweisen. Nachdem wir (ohne damals noch die Mitteilungen von N ä g e l i und S c h w e n d e n e r zu kennen) alsbald die Möglichkeit einer Beeinflussung des Farbstoffes durch Säuren und Laugen festgestellt hatten, indem nach Zusatz von Salzsäure sämtliche Kolonien eine lebhaft rote Farbe annahmen, während sie nach Zusatz von Ammoniak einheitlich nach der violetten Seite hin umschlugen, drängte sich der Gedanke auf, daß die Reaktion des Stand-

ortes, also der pH-Wert des Sickerwassers, das den Fels benetzte, einen ähnlichen Einfluß auf die Hüllenfarbe ausüben könnte.

So prüften wir in der Folge eine große Zahl von Standorten auf die Reaktion des sie benetzenden Wassers und kamen dabei zu dem ganz eindeutigen Ergebnis, daß überall da, wo die Reaktion sauer war, d. h. unterhalb einem pH-Wert von zirka 6,5 lag, rotgefärbte Formen, dagegen überall da, wo dieser Wert höher lag, violett gefärbte Formen vorhanden waren. Nun war es gegeben, auch die Reaktion jener oben erwähnten Standorte, wo, entgegen der Erwartung, auf Silikatgestein violette Arten gefunden worden waren, zu prüfen. Das Ergebnis war ebenfalls eindeutig, indem sich in allen diesen Fällen Werte von über pH 6,5 ergaben. Dies ist ja leicht möglich im Gebiete des Serpentins, des Prasinits usw., die zu den basischen Silikatgesteinen gehören und deshalb verhältnismäßig hohe pH-Werte ergeben; überdies erwies sich der Serpentin nicht kalkfrei, was aus der Tatsache hervorging, daß er bei Zusatz von Salzsäure leicht aufschäumte. Wir haben späterhin auch auf Kalk rotgefärbte Formen beobachtet und dabei in Übereinstimmung mit den übrigen Messungen pH-Werte unter 6,5 beobachtet. Auch dieser Tatbestand läßt sich leicht erklären, wenn das Wasser Stellen mit saurer Reaktion wie Moorboden und dergleichen durchfließt.

In anderen Fällen, wo rot- und violetthüllige *Gloeocapsa* auf kleinstem Raum vermischt vorlag, wie dies z. B. bei dem erwähnten Material vom Hörnli bei Arosa und bei noch manchen anderen Sammelproben zutraf, konnte eine Reaktion des benetzenden Wassers im Bereiche von pH 6,3—6,8 festgestellt werden. Dies ist die Spanne, innerhalb deren das Gloeocapsin von Rot nach Violett umschlägt. Die gleichzeitige Rotfärbung in den Hüllen der einen *Gloeocapsa*-Lager, die Violettfärbung in den Hüllen der andern und das Auftreten von Farbtönen, die mit Sicherheit weder zum einen noch zum andern dieser beiden Typen gezählt werden konnten, hatte damit eine Erklärung gefunden. Damit soll nicht gesagt sein, daß die Beeinflussung des Hüllenfarbstoffes durch die Reaktion des Wassers eine unmittelbare sei. Sie kann auf indirektem Wege erfolgen und andere Faktoren können dabei mitbeteiligt sein; der Anstoß zur speziellen Farbgebung des Pigments aber dürfte auf die Reaktion des Substrats zurückzuführen sein.

In einem folgenden Kapitel werden wir die Konsequenzen, die sich aus dieser Beeinflussung des Hüllenpigments durch die Reaktion des Wuchsortes ergeben, im speziellen besprechen.

Wenn sich auch der gelbe Farbstoff in den Hüllen verschiedener *Gloeocapsa*-Arten bei Zusatz von Salzsäure nach Grün umfärbt, so hat dieser Umstand doch auf die natürliche Färbung der Algen an ihrem Standorte kaum eine Bedeutung. Nie sieht man eine charakteristische grüne Färbung der Hüllen, was wohl damit erklärt werden kann, daß die Reaktion am natürlichen Standort nicht so tiefe Werte erreicht, wie dies für die Umfärbung notwendig wäre. Eines aber ist sicher: daß, wie Nägeli und Schwendener (l. c.) mit aller Deutlichkeit hervorhoben, der gelbe Hüllenfarbstoff, das Scytonemin, grundverschieden ist von dem rot-violetten Farbstoff, und daß deshalb die Zusammenfassung und Abtrennung der gelbhülligen Formen von den rot-violetthülligen vollkommen zu Recht besteht.

Betrachtet man in dieser Weise die Färbung der Blaualgen (Lager, Zellen, Hüllen und Scheiden) in ihrer weitgehenden Abhängigkeit von den Außenfaktoren, so wird einem klar, wie vorsichtig man vorgehen muß in ihrer Verwertung zur Charakterisierung, Umgrenzung und Trennung von Arten. Die heutige Systematik ist zweifellos noch viel zu stark auf mehr zufällige Farbmerkmale begründet, wenn auch Geitler manchenorts auf die Gefahr von Falschbestimmungen als Folge allzu weitgehender Verwendung der Lager- und Zellenfarbe hinweist.

Für diese auf Grund der Beobachtung in der Natur gewonnene Auffassung gilt es nun, auf experimentellem Wege den Beweis zu erbringen. Dies ist aber eine keineswegs einfache Aufgabe, da sich die in Frage stehenden *Gloeocapsa*-Arten der Kultur auf künstlichen Nährböden vorläufig widersetzen. Hingegen ließ sich eine Teilfrage, diejenige der Identität des Pigments in der roten und der violetten Modifikation der *Gloeocapsa*-Algen bereits abklären. Dieser Aufgabe unterzog sich unser Schüler N. Gemsch (1943), der eine Methode zur Extraktion des Gloeocapsins ausarbeitete und unter der Kontrolle von Prof. P. Karrer auf spektrometrischem Wege diesen Nachweis einwandfrei erbrachte. Wir fügen unsern eigenen Befunden aus der Arbeit Gemschs 6 Tabellen (20—25) mit den dazugehörigen Kurven (Abb. 31—33) der Lichtabsorption des aus rothülliger *Gloeocapsa sanguinea* und violetthülliger *Gloeocapsa alpina* extrahierten Pigments innerhalb des Spektralbereiches von 3900—5700 Å bei. Aus dieser Gegenüberstellung geht die Identität der beiderlei Pigmentextrakte eindeutig hervor.

Absorption des Farbstoffextraktes aus *Gloeocapsa sanguinea* und *Gloeocapsa alpina*. (Auszug mit 2 %igem HCl-Aceton *nach* Vorextraktion des Chlorophylls und seiner Begleitfarbstoffe. Spektrographische Aufnahme sofort nach Herstellung des Extraktes.) Nach *N. Gemsch* (1943), S. 158.

Tabelle 20

Gloeocapsa sanguinea

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
3058	(x+1),3010
4046	(x+1),000
4180, 4510, 4785	x,699
4395, 4890	x,524
4967	x,398
5195	x,222
5681	x,096
—	x,000

Tabelle 21

Gloeocapsa alpina

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
3958	(x+1),3010
4054	(x+1),000
4223, 4500, 4830	x,699
4390, 4900	x,524
4967	x,398
5235	x,222
5681	x,096

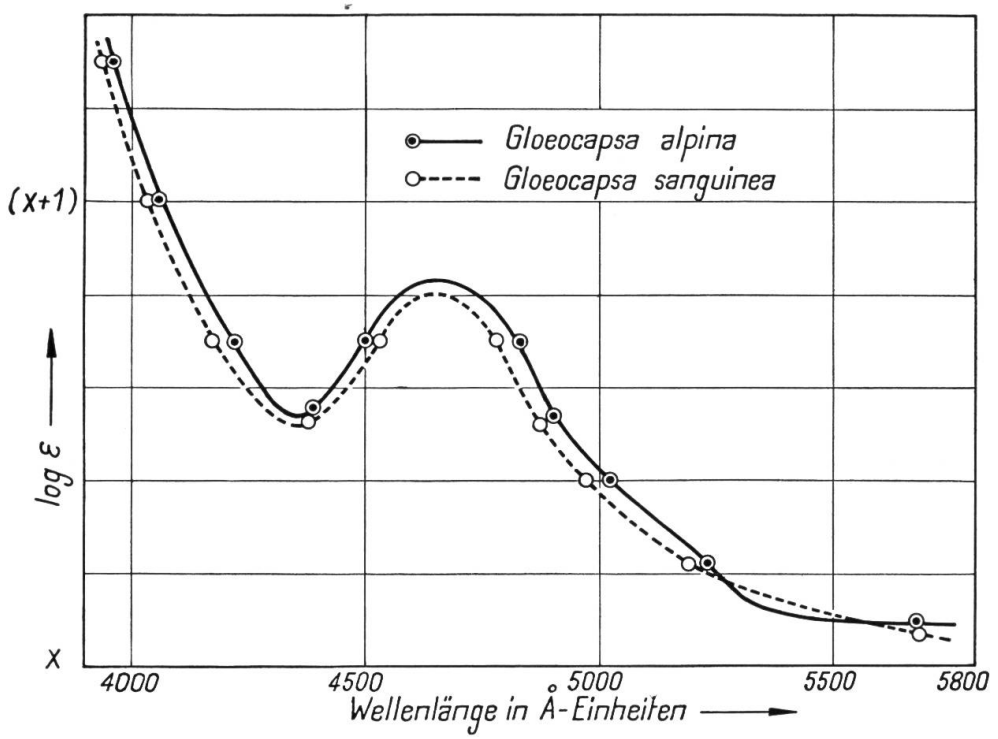


Abb. 30

Graphische Darstellung der Meßwerte von Tabellen 20 und 21

Absorption des Farbstoffextraktes aus *Gloeocapsa sanguinea* und *Gloeocapsa alpina*. (Auszug mit 2 %igem HCl-Aceton *nach* Vorextraktion des Chlorophylls und seiner Begleitfarbstoffe. Spektrographische Aufnahme 24 Stunden nach Herstellung des Extraktes.)

Tabelle 22

Gloeocapsa sanguinea

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
4098	(x+1),000
4963, 4500, 4903	x,699
4400	x,524
5085	x,398
5222	x,222
5301	x,000

Tabelle 23

Gloeocapsa alpina

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
4048	(x+1),000
4194, 4523, 4820	x,699
4390	x,524
5020	x,398
5117	x,222
5189	x,096
—	x,000

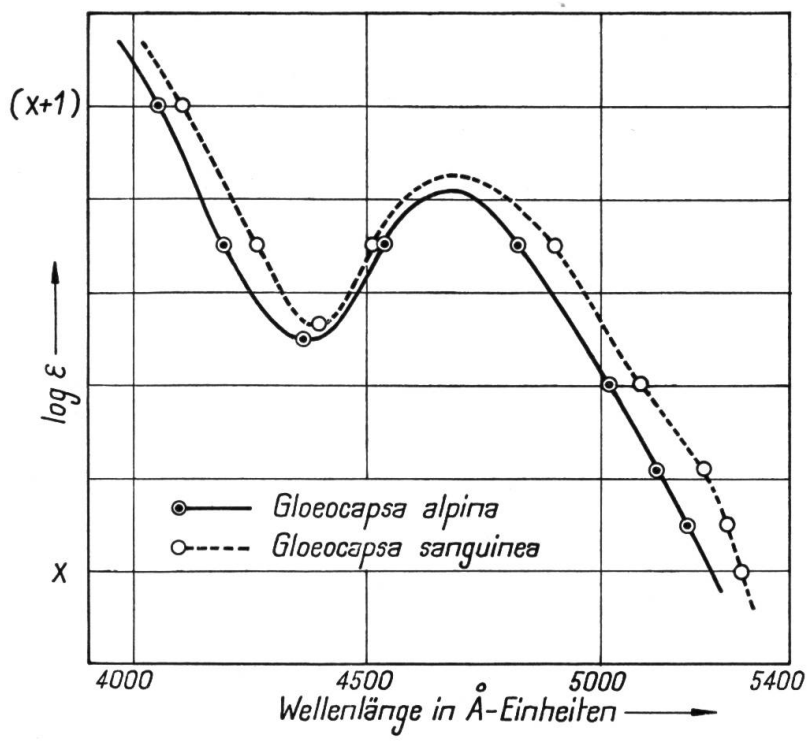


Abb. 31

Graphische Darstellung der Meßwerte von Tabellen 22 und 23

Absorption des Farbstoffextraktes aus *Gloeocapsa sanguinea* und *Gloeocapsa alpina*. (Auszug mit 2 %igem HCl-Aceton *nach* Vorextraktion des Chlorophylls samt Begleitfarbstoffen. Spektrographische Aufnahme 111 Stunden nach Herstellung des Extraktes.)

Tabelle 24

Gloeocapsa sanguinea

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
4123	(x+1),000
4250, 4550, 4912	x,699
5058	x,456
5160	x,301
5224	x,154
5341	x,000

Tabelle 25

Gloeocapsa alpina

λ in Å-Einheiten	Extinktion log ε
4070	(x+1),000
4211, 4572, 4870	x,699
4921	x,524
5000	x,398
5036	x,301
5124	x,154
5226	x,000

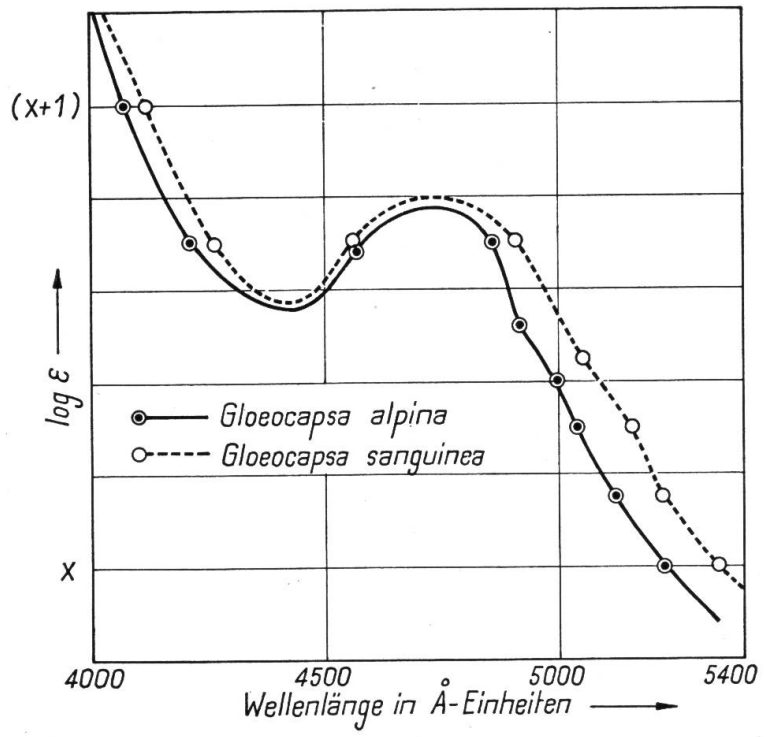


Abb. 32

Graphische Darstellung der Meßwerte von Tabellen 24 und 25

Nachdem also die Identität des roten Farbstoffs in den Hüllen von *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. und des violetten Pigments in denjenigen von *Gloeocapsa alpina* Näg. bewiesen werden konnte, und angesichts der Tatsache, daß die beiderlei Formen sich durch keinerlei andere wirklich konstante Merkmale unterscheiden, fällt für die genannten « Arten » der sie trennende Faktor dahin. Damit ergibt sich aber als logische Forderung, daß sie systematisch zusammengelegt und in einer einzigen Art vereinigt werden. Bei der weiteren Besprechung unserer Untersuchungsergebnisse werden wir nachweisen, daß auch andere rot- bzw. violetthüllige *Gloeocapsa*-Formen in diese Spezies miteinbezogen werden müssen.

c) Die Weite der Hüllen und Scheiden

Ein systematisches Merkmal, auf das die Abgrenzung und Charakterisierung von Gattungen (z. B. *Petalonema-Scytonema, Sacconema-Rivularia*) und Arten (z. B. *Gloeocapsa Ralfsiana — Gloeocapsa sanguinea — Gloeocapsa magma)* aufgebaut ist, liegt in der Ausbildung, Konsistenz und Weite farbloser oder pigmentierter Hüllen und Scheiden. Diese spielen als Merkmale bei der Bestimmung der Blaualgen eine wichtige Rolle. Wir finden sie vor als dünne, kaum sichtbare Hülle über Einzelzellen und Zellverbänden, bald fest und bleibend (*Lyngbya*), bald verschleimend und eine formlose, oft kaum erkennbare, verklebte Masse bildend, in welcher die Protoplasten eingebettet liegen (*Phormidium*). In andern Fällen werden diese Gallerthüllen dick, so daß sie die Zellen und Trichome mit einer Schicht umhüllen, welche die Dicke der Protoplasten erreicht (Arten von *Scytonema, Tolypothrix, Gloeocapsa* u. a.), ja sie können, als weitabstehende Hüllen und Fadenscheiden, die Zellen an Dicke um ein Mehrfaches übertreffen *(Gloeocapsa Ralfsiana, Petalonema, Sacconema* u. a.).

Alle diese Eigenschaften werden in der heutigen Systematik als Artmerkmale verwendet. Dabei liegt, wie wir dies für die Hüllenfärbung bereits entwickelt haben, die Auffassung zugrunde, daß sie arteigen und konstant seien.

Unsere Untersuchungen haben uns zu einer anderen Ansicht geführt. Sie haben uns eindrücklich und überzeugend gezeigt, daß die Dicke bzw. Weite der Hüllen in vielen Fällen nicht arteigen, sondern von den Umweltbedingungen, insbesondere vom Feuchtigkeitsgrad des Standortes sehr weitgehend abhängig und daher als arttrennende Merkmale nur mit größter Vorsicht zu verwenden sind. Die Verhältnisse, wie sie in der Gattung *Gloeocapsa* vorliegen, mögen dabei als Beispiel dienen. Unter den rotgefärbten Arten dieser Gattung unterscheiden sich *Gloeocapsa*

Ralfsiana, Gloeocapsa sanguinea und *Gloeocapsa magma* in allererster Linie durch die Weite ihrer Hüllen. *Gloeocapsa Ralfsiana* ist bekannt als auffallend weithüllig. *Gloeocapsa sanguinea* zeigt mittelweite Hüllen, und seit den Untersuchungen Hollerbachs (1924) ist *Gloeocapsa magma* gekennzeichnet durch eine eng anliegende, dünne, zähe Gallertschicht.

Was an solchen Unterscheidungen an manchen Einzelmaterialien deutlich erscheinen mag, wird alsbald unscharf und vielfach zweifelhaft, sobald man zahlreiche Materialien von vielen ökologisch gleichen, ähnlichen und verschiedenen Standorten untereinander vergleicht. Jedenfalls hatten wir bei der Durchsicht solcher Algenproben oft größte Mühe, einzelne *Gloeocapsa*-Lager einem dieser Formenkreise einzufügen, denn sie zeigten in der Weite ihrer Hüllen alle Übergangsstufen von den weiten Gallerten der scheinbar typischen *Gloeocapsa Ralfsiana,* zu denen von *Gloeocapsa sanguinea* und von diesen wiederum zu den enghülligen *Gloeocapsa magma.* Dabei waren diese unsicheren Fälle ebenso häufig wie die anderen, bei denen sich über die Zugehörigkeit keinerlei Zweifel aufdrängten.

Ralfsiana-Formen wurden immer auf stark und während langer Dauer benetzten Standorten gefunden, während *Gloeocapsa magma* immer von ausgesprochen trockensten Standorten stammte. An mittelstark benetzten Stellen herrschten stets Formen mit mittelweiten Hüllen der typischen *Gloeocapsa sanguinea* vor. Auf Grund dieser Beobachtung lag es nahe, den Grad der Benetzung für die Weite der Hüllen verantwortlich zu machen. Eine unter diesem Gesichtswinkel durchgeführte Nachuntersuchung des gesamten Materials und die Untersuchung sehr zahlreicher Herbarbelege erhob die Vermutung zur Gewißheit. Dabei sprach als gewichtiges Moment für die Richtigkeit unserer Schlußfolgerung die Tatsache, daß an stark benetzten Standorten nicht nur die eine oder andere *Gloeocapsa*-Art in weiten Hüllen vertreten war, sondern diese Weithülligkeit zeigte sich als ganz allgemeines Merkmal bei Arten aus verschiedenen Gattungen, die an dem betreffenden Standort beisammen waren. Besonders interessant (und überdies für die Beweisführung über die Identität rot bzw. violett gefärbter *Gloeocapsen* von speziellem Interesse) war die Tatsache, daß an solchen stark benetzten Standorten auf basischem Substrat die der weithülligen, rotgefärbten *Gloeocapsa Ralfsiana* entsprechende weithüllige Form in violetter Färbung immer gefunden wurde. Solche weithüllige, violett gefärbte Kolonien stellen keine Neuentdeckungen dar; sie sind längst bekannt und auch bei Geitler (1930) abgebildet; sie wurden aber nicht, wie dies mit der rothülligen Form, *Gloeocapsa Ralfsiana* gehandhabt wurde, als eigene Art von *Gloeocapsa alpina* abgetrennt. Auch die Scytonemataceen zeigen an den

genannten Standorten auffallend weite Hüllen, und es ist sicher kein Zufall, daß *Petalonema* nur an Standorten angetroffen wird, wo die weitesthülligen Gloeocapsen reichlich vertreten sind.

Über die Dicke der Fadenscheiden äußert sich C o r r e n s in seiner Arbeit über das Dickenwachstum verschiedener Algenmembranen (1889, S. 332) : « Entstehen die Trichter [der Scheiden] bei starkem Längenwachstum des Fadens, dann fallen sie gewöhnlich dick aus; werden sie bei schwachem oder sistiertem Längenwachstum gebildet, so werden sie dünner.» Es hält nicht schwer, diese Äußerung mit unserer Auffassung in Einklang zu bringen; denn es ist zu erwarten, daß an stark feuchten Standorten das Wachstum der Fäden intensiver und die Wasser- und Stoffeinlagerung in die Trichter der Fadenscheiden ausgiebiger vor sich geht als an trockenen Standorten. Auf die Schlußfolgerung, die sich daraus für *Petalonema* selbst ergibt, werden wir später näher eintreten.

Von Wichtigkeit ist in diesem Zusammenhang auch die immer wieder gemachte Beobachtung, daß innerhalb eines, durch Sickerwasser-Austritt begünstigten, eng begrenzten Algen-Wuchsortes die *Gloeocapsa*-Lager immer engere Hüllen zeigten, je mehr sie nach der Seite der geringeren Benetzung des Wuchsortes zu gefaßt wurden. So zeigten sich im Gebiet von Rieselwasserstreifen auf dem nackten Gestein die betreffenden Algen mit ausgesprochen weiten Hüllen (*Gloeocapsa Ralfsiana* oder die entsprechende Form mit violetten Hüllen) in der Zone höchster Feuchtigkeit, d. h. längster Benetzungsdauer. Nach dem Rande der befeuchteten Stelle zu, d. h. in Zonen mit fortschreitend geringerer Benetzungsdauer, wurden die Hüllen und Scheiden immer enger und dünner, dafür um so zäher, entsprechend ihrem langsameren Wachstum.

Solange wir in solchen Fällen in der Bezeichnung der Arten nach der bisher üblichen Weise vorgingen, notierten wir meist alle durch die Hüllenweite sich unterscheidenden bisherigen Arten, auf saurem Gestein also *Gloeocapsa Ralfsiana, Gl. sanguinea* und *Gl. magma,* auf basischem Gestein die entsprechenden Formen mit violetter Hüllenfärbung. Dann blieben aber immer Formen übrig, deren Hüllenweite zwischen derjenigen der genannten Arten lag, und die sich darum stets einer sauberen Bestimmung widersetzten.

Einem solchen Tatsachenbestand können zweierlei Ursachen zugrunde liegen : Entweder überschneiden sich die in Frage stehenden Arten in der Variabilitätsamplitude des in Betracht gezogenen Merkmals, oder aber es sind in den Diagnosen nicht zwei genotypisch distinkte Arten, sondern die Endzustände einer Entwicklungsreihe ein und derselben Art erfaßt. Unter diesen beiden Möglichkeiten kommt nach unserer Auffassung für den Fall der oben genannten drei *Gloeocapsa*-Arten nur die letztere in Betracht.

Ähnlichen Verhältnissen wie bei *Gloeocapsa* begegnen wir bei der Durchsicht von Sammelmaterialien des nackten Gesteins auch immer wieder im Formenkreise *Scytonema-Petalonema*. Wir haben diesen in einer eigenen Studie (J a a g, 1943) eingehend untersucht und dabei gefunden, daß die Ausgestaltung der Fadenscheiden bei *Scytonema-Petalonema* in derselben Weise von den Umweltbedingungen abhängig sei, und daß dieselben Faktoren, die die Weite, Pigmentierung und Schichtung der Gallerthüllen von *Gloeocapsa* steuern, bei *Scytonema-Petalonema* auf die Ausbildung der Fadenscheiden eine entsprechende Wirkung ausüben.

Dies läßt sich besonders eindrücklich nachweisen in Materialien von Wuchsorten, deren ökologische Verhältnisse sich periodisch verändern, so daß z. B. auf eine Periode intensiver Benetzung eine solche schwacher Benetzung, einer Zeitspanne intensiver Belichtung eine solche schwacher Belichtung folgt.

Welcher Art nun auch (innerhalb eines bestimmten Umfanges) die Umweltbedingungen sein mögen, die Fäden unserer *Scytonema-Petalonema*-Lager wachsen weiter. Jedes, während einer bestimmten Periode entwickelte Fadenstück aber trägt die Merkmale der Umweltbedingungen, unter denen es heranwuchs : weite, abstehende Scheiden (*Petalonema*-artig) unter der Einwirkung hoher Benetzung, eng anliegende Scheiden aus der Zeit geringer Benetzung, intensiv gefärbt als Indizium einer Zeit starker, farblose Hüllen als eines einer Zeit schwacher Belichtung.

Diese Abhängigkeit in der Ausgestaltung der Scheiden von den Umweltbedingungen tritt deutlich in Erscheinung in Abb. 30. Das Fadenstück *a* besteht aus mehreren Zonen, in denen die Gallertscheiden verschieden ausgestaltet sind. Der eine Schenkel des Fadens, von unten nach links oben verlaufend, zeigt zunächst eine Zone, deren Scheiden eng anliegen und weder pigmentiert noch geschichtet sind. Wir können von diesem Fadenstück mit Sicherheit annehmen, daß es sich unter dem Einfluß eines mittleren Benetzungsgrades und gleichzeitig sehr geringer Belichtung entwickelt. Gipfelwärts folgt am gleichen Fadenschenkel eine weitere Zone mit ungefähr gleich weiten, diesmal aber intensiv braun gefärbten (darum in der Abbildung punktierten) und gleichzeitig deutlich geschichteten Hüllen. Pigmentierung und Schichtung sind die Folge des höhern Lichtgenusses. Schließlich folgt am Gipfel des Fadens eine letzte Zone starker Hüllenausweitung und -auflockerung. Jede Pigmentierung und jede Schichtung fehlt. Es läßt sich mit Sicherheit aussagen, daß dieses Endstück unter starker Benetzung und schwacher Belichtung heranwuchs.

Der von unten nach rechts oben verlaufende Fadenschenkel entwickelte sich unter etwas einheitlicheren Verhältnissen. Es fehlt ihm die erste Zone geringer Belichtung, die wir am andern Schenkel des Fadens beobachtet hatten. Die Ausbildung seiner Scheiden verrät ein Wachstum

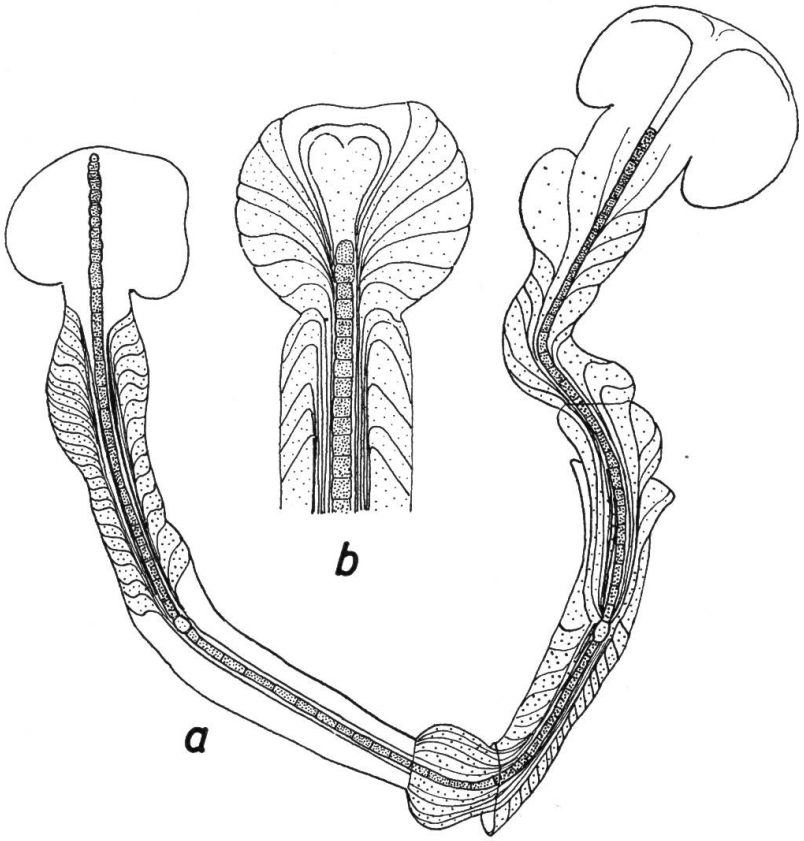


Abb. 33

Scytonema myochrous status *Petalonema*. *a)* Der Faden zeigt verschiedene Stadien der Scheidenweite und -Auflockerung. Die Dichte der Punktierung zeigt die Intensität der Scheidenfärbung an. Bei farblosen (unpunktierten) Fadenstücken fehlt die Schichtung der Scheidengallerte. *b)* Endstück eines Fadens mit typisch petalonemoider Ausbildung der Scheide. Vergr. ca. 150.
Aus : J a a g , 1943, Boissiera VII, S. 448

unter einem mittleren Benetzungsgrad und intensiver Belichtung bis in die letzte Phase des Wachstums hinein, in der der Fadenscheitel wie derjenige des anderen Astes die Ausweitung der pigmentarmen, wenig geschichteten Hüllen zeigt. Das Fadenstück *b* weist ebenfalls eine Ausweitung der Hüllen am Endsproß auf; diese sind aber pigmentiert und deutlich geschichtet, entsprechend einer stärkeren Belichtung, unter der sie heranwuchsen.

Solche Fälle lassen sich häufig nachweisen. Dabei brauchen sich die speziellen Verhältnisse der Benetzung und der Belichtung nicht über

dem gesamten *Scytonema-Petalonema*-Rasen in der beschriebenen Weise zu verändern; die Änderung kann unter Umständen nur einzelne Fäden betreffen, die in der Tiefe des Rasens zurückbleiben (verringerte Belichtung), oder die aus irgendeinem Grunde vom Nachschub des Wassers mehr oder weniger abgeschlossen sind.

Diese Übereinstimmung von Hüllenweite und Benetzungsgrad des Standortes ist dermaßen augenfällig, daß man ohne weiteres berechtigt ist, aus dem Bild, das die Hüllen der genannten Algen im Mikroskop darbieten, auf den Benetzungsgrad des Wuchsortes zurückzuschließen.

Daraus geht hervor, daß auch die Weite der Hüllen und Scheiden in der Systematik nur mit größter Vorsicht verwendet werden darf. Sie unterliegt sehr großen Schwankungen, die bei verschiedenen Formenkreisen verschieden weit sein können; vielfach und ganz besonders bei den Gattungen *Gloeocapsa*, *Gloeothece*, *Aphanocapsa* und *Aphanothece* ist die Weite der Hüllen der deutliche Ausdruck des Benetzungsgrades des Standortes. Da die drei genannten Arten *Gloeocapsa Ralfsiana*, *Gloeocapsa sanguinea* und *Gloeocapsa magma* sich durch keine wesentlichen Merkmale voneinander unterscheiden als durch die Weite der Hüllen, so ergibt sich, wie wir später noch im einzelnen ausführen werden, die logische Folgerung, daß sie als Standortsformen oder Entwicklungszustände in einer einzigen Art, *Gloeocapsa sanguinea*, zusammengezogen werden. Bei den gelbhülligen *Gloeocapsen* ist dasselbe der Fall. Dort sind freilich ganz weithüllige Formen wesentlich spärlicher anzutreffen, was damit zusammenhängt, daß gelbe Arten die höchste Feuchtigkeitsstufe, in der *Gloeocapsa Ralfsiana* und die entsprechende violettgefärbte Form angetroffen werden, nicht ertragen.

Auf den Fall *Scytonema-Petalonema* werden wir weiter unten eingehend zurückkommen; doch mag schon hier vermerkt sein, daß wir sämtliche in dieser Gattung *Petalonema* zusammengefaßten untersuchten Formen als die durch hohe Feuchtigkeit des Standortes bedingten Entwicklungszustände von *Scytonema*-Arten auffassen.

d) Die Schichtung der Hüllen und Scheiden

Sowohl bei den *Chroococcales* als auch bei den *Hormogonales* wird der Schichtung der Hüllen und Scheiden ebenfalls weitgehende systematische Bedeutung beigemessen. So liegt in ihr das wesentliche Merkmal, durch das *Gloeocapsa dermochroa* von *Gloeocapsa fusco-lutea* und *Gloeocapsa Shuttleworthiana* von *Gloeocapsa Itzigsohnii* abgetrennt werden. Bei den *Hormogonales* wird überdies noch die Art der Schichtung, ob parallel oder trichterförmig, unterschieden.

Im Laufe unserer Untersuchungen kamen wir zu dem Schluß, daß auch dieses Merkmal nur bedingt und nur mit großer Vorsicht Artsystematisch verwendet werden kann. In allen unseren Durchmusterungen von Materialien verschiedenster Herkunft gelangten wir zu der Auffassung, daß innerhalb der uns vorliegenden Formenkreise (vielleicht mit Ausschluß der Gattung *Chroococcus*) die Intensität der Schichtung mit der Intensität der Färbung, also auch mit der Intensität der Belichtung parallel geht. Wo die Hüllen intensiv gefärbt sind, da ist im allgemeinen auch die Schichtung der Hüllen deutlicher.

Es ist wohl kaum ein Zufall, daß die Gattungen *Microcystis*, *Aphanocapsa* und *Aphanothece*, also jene Formenkreise, die nach Definition ausgezeichnet sind durch das Fehlen von distinkten Hüllenschichten, keine gefärbthülligen Arten umfassen. Geitler sagt (1930, S. 149) : « Auffallend ist, daß sich innerhalb der Gattung *Aphanocapsa* keine Arten mit gefärbten Hüllen finden, obwohl es zahlreiche terrestrische Formen gibt. »

Diese Bemerkung stimmt sehr gut mit unserer Auffassung überein. Dasselbe gilt auch für die Gattung *Aphanothece*, unter deren Arten nur *Aphanothece pallida* (Kütz.) Rabenh. an der Oberfläche des Lagers Färbung zeigt. Diese Lagerpartien sind es dann auch, die gleichzeitig deutliche Hüllenschichtung zeigen, welche Tatsache Geitler zu der richtigen Bemerkung veranlaßt, daß die Art möglicherweise mit *Gloeothece rupestris* identisch sei.

Dies ist ja auch unsere Ansicht. Die genannten Beispiele zeichnen sich gleichzeitig durch den Mangel an Hüllenfarbstoffen und das Fehlen einer Hüllenschichtung aus. Beides ist auf das Fehlen intensiver Belichtung zurückzuführen, und in den dermaßen, auf Grund ungeschichteter Hüllen zusammengefaßten und begründeten Gattungen liegen eben wohl zumeist einfach die Schattenformen von Vertretern der Gattung *Gloeocapsa* und *Gloeothece* vor.

Demgegenüber besitzen die Gattungen mit ineinandergeschachtelten, also sichtbar geschichteten Hüllensystemen *Gloeocapsa* und *Gloeothece* zahlreiche gefärbthüllige Arten. Für die farblosen Arten dieser Gattungen ist in der Literatur eine im allgemeinen schwache bis kaum erkennbare Hüllenschichtung angegeben. In mehrern Fällen stünde nichts im Wege, diese Arten den entsprechenden Gattungen mit homogenen Hüllen zuzuführen.

Nach unserer Auffassung bezeichnen die einzelnen Hüllenschichten Perioden intensiverer Lebensäußerung, die auf Zeiten der Wachstumsruhe folgen. Eine solche Periodizität dürfte mit den Umweltbedingungen, insbesondere mit dem Vorhandensein oder Fehlen von genügend Wasser, eventuell gleichzeitig mit stärkerer Besonnung zusammenhängen. Die

intensivere Lebenstätigkeit würde sich nach dieser Auffassung in einer gesteigerten Ausscheidung von Gallertsubstanz und in der Volumzunahme derselben durch Intususzeption von Wasser und « Stoff » und gleichzeitig auch in der Ausbildung von Pigment zeigen. Dieses ist ja, wie jede mikroskopische Betrachtung lehrt, in der unmittelbaren Nähe der Innenseite eines Hüllensystems am konzentriertesten und verdünnt sich durch die Auseinanderschiebung der einzelnen Pigmentkörnchen infolge der Zwischenlagerung neu ausgeschiedener Mizellen in zunehmendem Maße, so daß gegen die äußere Grenze der betreffenden Hüllenschicht vom Farbstoff kaum mehr etwas zu erkennen ist.

Diese Überlegungen befinden sich in voller Übereinstimmung mit den klassischen Befunden von C o r r e n s über das Wachstum der Gallerthüllen von *Gloeocapsa* und *Petalonema,* nach welcher Auffassung alle Hüllen andauernd an den Wachtsumsvorgängen Anteil nehmen, wenn auch die Einlagerung neuer Substanz in den jüngeren, also zentraler gelegenen Schichten verhältnismäßig größer ist als in den äußeren.

Eine Periodizität des Wachstums, wie sie sich in der unterschiedlichen Hüllenweite verschiedener Fadenstücke von *Petalonema alatum* ausdrückt, wird von C o r r e n s ebenfalls als ein Beweis für die Intususzeption betrachtet. Für unsere Auffassung spricht aus seinen Beobachtungen an *Petalonema* weiterhin die Tatsache, daß gleichalterige Fadenstücke eines *Petalonema*-Rasens dieselbe Hüllenweite aufweisen, d. h. daß gleich weite Hüllen sich an verschiedenen Fäden eines Rasens gleichzeitig bilden. Das heißt aber nichts anderes, als daß die auf alle Fadenstücke gleichzeitig und in derselben Weise einwirkenden Umweltfaktoren, insbesondere der Wasserhaushalt und die Belichtung, sich in derselben Weise auf die Hüllenbildung auswirken.

Sehr schön zeigt sich die Korrelation von Hüllenfärbung und Hüllenschichtung an einseitig belichteten Kolonien verschiedener Arten von *Gloeocapsa :* die einer intensiveren Belichtung ausgesetzte Seite des Lagers zeigt bei stärkerer Färbung gleichzeitig deutliche Hüllenschichtung, während die dem Licht abgekehrte Lagerseite weder Färbung noch Hüllenschichtung aufweist.

Nun übersehen wir freilich nicht besondere Fälle, die vielleicht unserer Auffassung widersprechen. Es betrifft dies insbesondere jene Arten aus der Gattung *Chroococcus,* welche, ohne sichtbare Hüllenfärbung, eine deutliche Schichtung zeigen *(Chroococcus tenax, Chroococcus Westii).* Wenn aber die von uns dargestellte Korrelation bei den von uns untersuchten *Gloeocapsa*-Arten immer in Erscheinung tritt, so braucht sie deshalb nicht in allen anderen Formenkreisen in derselben Weise verwirklicht zu sein. Überdies ließe sich ja auch daran denken, daß als Folge intensiver Belichtung Färbung und Schichtung sich ein-

stellten, daß aber durch Verschwemmung an einen weniger stark belichteten Standort der Farbstoff nachträglich abgebaut wurde, die Schichtung der Hüllen dagegen erhalten blieb. Beweise für die Gültigkeit dieses Erklärungsversuches besitzen wir freilich bisher nicht.

Schlußfolgerung

Aus den im vorliegenden Kapitel dargestellten Beobachtungen und Überlegungen geht mit eindrucksvoller Deutlichkeit hervor, daß bei den Blaualgen die Systematik der Gattungen und Arten heute auf noch vielfach durchaus ungenügende Grundlagen aufgebaut ist. In vielen Formenkreisen müssen die Arten neu gefaßt werden auf Grund von Merkmalen, deren Variabilität und Abhängigkeit von den Umweltfaktoren bekannt sind. Soweit die Erfahrungen, die uns während der Durchführung der vorliegenden Arbeit erwuchsen, reichen, haben wir bei der Bestimmung der Arten die neuen Erkenntnisse in der Artsystematik berücksichtigt und aus ihnen die in systematischer Hinsicht notwendigen Konsequenzen gezogen, so namentlich in den Gattungen *Gloeocapsa-Aphanocapsa, Scytonema-Petalonema, Rivularia-Sacconema* usw. Bei anderen Gattungen, deren speziellen Verhältnissen wir weniger auf den Grund gehen konnten, haben wir uns dagegen, so gut als dies möglich war, an die hergebrachte Umgrenzung der Arten gehalten.

2. Kapitel

Die Gattung *Gloeocapsa*

Gloeocapsa-Algen bestreiten den weitaus größten Anteil der Felsvegetation. Keine andere Gattung irgendeiner Algengruppe ist derart allgemein und individuenreich auf dem nackten Gestein vertreten wie *Gloeocapsa*. Die Algologen wurden denn auch verhältnismäßig früh auf sie aufmerksam. Kützing (1843) begründete die Gattung mit der gleichzeitigen Beschreibung von 17 Arten, und im Laufe eines Jahrhunderts kam noch eine große Anzahl neu hinzu. Ihre Beschreibung ist zumeist auf Einzelmaterialien gegründet und auf die Verwendung von Merkmalen aufgebaut, von deren Bedeutung, Variabilität und Standortsabhängigkeit die meisten Autoren kaum eine Ahnung hatten. So wurden vielfach Entwicklungszustände, Standortsmodifikationen bestimmter Arten unter verschiedenen Namen beschrieben und damit systematisch voneinander getrennt. Umgekehrt wurden in Unkenntnis der Bedeutung der verwendeten Merkmale Arten, von denen wir heute wissen, daß sie nichts miteinander zu tun haben, zusammengezogen.

Lothar Geitler gebührt das Verdienst, sich um die Sichtung der zahlreichen Arten bemüht und die Artenliste weitgehend gesäubert zu haben. Von den vielen bisher beschriebenen Spezies wurden von Geitler (1930) noch deren 31 übernommen.

Innerhalb der Gattung werden die einzelnen Arten auf Grund der Färbung ihrer Hüllen in Untergattungen zusammengezogen. So vereinigte Hansgirg (1892) im Subgenus *Rhodocapsa* die rot-, bzw. violetthülligen und im Subgenus *Chrysocapsa* die gelbhülligen Formen. Die Arten mit farbloser Gallerte wurden von Kirchner (1900) in der Unterordnung *Hyalocapsa* zusammengefaßt. Um 1900 trennte dieser Autor überdies noch die Arten mit violetten von denjenigen mit roten Hüllen ab, indem er die Untergattung *Cyanocapsa* begründete. Schon 1877 hatte Nägeli die Zusammenfassung der gelbhülligen Arten in einer eigenen Gattung *Phaeocapsa* vorgeschlagen, obwohl er in seiner früheren Arbeit (1849) violette und gelbe Formen in der Art *Gloeocapsa ambigua* zusammengefaßt hatte.

Einen wesentlichen Fortschritt im Verständnis der Gattung verdanken wir F. Brand (1900). Während sich bis dahin die Arbeit der Blaualgen-Systematiker hauptsächlich in der Aufstellung neuer Arten erschöpft hatte, trug er in einer sehr gründlichen Arbeit wesentliche, neue Erkenntnisse zur Systematik namentlich von *Gloeocapsa alpina* bei. Brand zeigte, daß die von Nägeli gegebene Diagnose zu eng sei und daß die Art eine Reihe von Entwicklungszuständen einschließen müsse, die als der Ausdruck der ökologischen Verhältnisse des Standortes zu werten sind. Nachdem es schon Nägeli aufgefallen war, daß in manchen Arten neben gefärbten auch ungefärbte Kolonien auftreten können und daß die Färbung mit der Intensität der Belichtung in Zusammenhang stehe, unterstrich Brand diese Tatsache, indem er bei *Gloeocapsa alpina* neben den *status coloratus* den *status pallidus* stellte. Im ersteren unterschied er alsdann wieder zwischen einem enghülligen *status siccus* und dem normalen, weithülligen Zustand der Lager. Er erkannte auch als Erster den Dauerzustand in den großen einzelligen oder mehrzelligen und stets dickbehäuteten Zellen und Zellgruppen, die Arthrosporen, d. h. den *status perdurans* der Art.

Nach Brand umfaßt die Art folgende Stadien: 1. einfache (einzellige) Pflanzen im *status pallidus* (ungefärbte Hülle), *status coloratus* (gefärbte Hülle), *status siccus* (enge, gefärbte Hülle); 2. die Zellfamilie (Kolonie) als einfache Familie (diese ist von einer einzigen Hüllenschicht umgeben), zweifache Familie (mit zwei Gallertschichten), dreifache Familie (mit drei Hüllschichten). Alle diese verschiedenartigen Zellfamilien können wie die einzellige Pflanze im *status pallidus, coloratus, siccus* und *perdurans* vorliegen.

Auf dieser Grundlage arbeitete Nováček mit gutem Erfolg weiter, indem er die von Brand an *Gloeocapsa alpina* gewonnenen Erkenntnisse auf *Gloeocapsa sanguinea* und eine Reihe anderer Arten übertrug. Er unterscheidet bei *Gloeocapsa sanguinea* folgende Stadien: 1. *status familiaris simplex*, 2. *status solutus*, 3. *status familiaris lamellosus*. Daneben anerkennt er neben *Gloeocapsa sanguinea* als distinkte Arten die weithüllige *Gloeocapsa Ralfsiana* und die enghüllige *Gloeocapsa magma*.

Im Kapitel « Die Grundlagen der Blaualgensystematik » haben wir zu zeigen versucht, daß eine ganze Anzahl der bisher als grundlegend betrachteten Artmerkmale nicht in der Weise in der Systematik verwendet werden kann, wie dies bis heute geschah. Namentlich ist die rote bzw. violette Färbung der Hüllen kein Kriterium, um Arten zu trennen, da sie schließlich nur der Ausdruck der Reaktion des Standortes ist, an dem die Alge heranwuchs. Wenn sich also zwei Materialien nur durch die Rot- bzw. Violettfärbung ihrer Hüllen voneinander unterscheiden, so haben wir keinen Grund, sie systematisch zu trennen. Das gleiche ist der Fall mit Hinsicht auf die Intensität der Färbung und der Schichtung, die beide eine Folge der stärkeren oder schwächeren Belichtung sind, und hinsichtlich der Hüllenweite, einem Ausdruck des höheren oder geringeren Feuchtigkeitsgrades des Standortes.

Unter diesen Gesichtspunkten haben wir den Formenkreis der Gattung *Gloeocapsa* systematisch zu bewerten und neu zu gruppieren.

Wir sind zurzeit nicht in der Lage, sämtliche in der Literatur unter *Rhodocapsa* bzw. *Cyanocapsa* zusammengefaßten Arten zu diskutieren, da wir manche von ihnen bisher nicht oder in zu wenigen Vergleichsproben in die Hände bekamen. Ein Vergleich sämtlicher beschriebener *Gloeocapsa*-Arten soll der Gegenstand einer späteren Arbeit sein. Heute wollen wir nur diejenigen Formen vergleichend betrachten, die uns in der Felsvegetation vielhundertfach begegneten: *Gloeocapsa sanguinea*, *Gloeocapsa Ralfsiana*, *Gloeocapsa magma*, *Gloeocapsa Shuttleworthiana* und die violett-gefärbten Formen *Gloeocapsa alpina* und *Gloeocapsa nigrescens*.

a) Gloeocapsa mit roten Gallerthüllen

aa) Gloeocapsa sanguinea (Ag.) Kützing.

Die erste Erwähnung dieser Alge kann C. A. Agardh zugeschrieben werden. Über die Anfänge ihrer Forschungsgeschichte stellt Wille die wesentlichsten Punkte zusammen. Er berichtet (1919, S. 34):

« C. A. Agardh beschreibt (Systema Algarum S. 15) eine neue Alge, die er unter Zweifeln zur Gattung „Palmella“ rechnet, in folgen-

der Weise : *P. ? sanguinea, frondibus minutis agglomeratis, granulis sphaericis roseis. Rupes verticales insulae Lilla Hessingen mense septembris magna latitudine cooperiens, Scytonematis fere mode. An ovula Mollusci?*

Später beschreibt er dieselbe Alge von derselben Stelle unter dem Namen *Haematococcus sanguineus* Ag. genauer und gibt auch eine Abbildung von ihr (Icones Algarum Europaearum N° 24). Allerdings sind die Abbildungen mit den zu der Zeit schwachen Vergrößerungen so wenig detailliert, daß sie sich nicht identifizieren lassen.

F. T. Kützing führt die Art zuerst (Systematische Zusammenstellung der niederen Algengattungen und -arten, S. 372) unter der neuen Gattung *Microcystis* Kütz. auf; seinem Beispiel folgt I. Meneghini (Monographia Nostochinearum Italicarum, S. 84), während Kützing sie aber später (Phycologia generalis, S. 175, Tabulae Phycologicae I, Tab. 22) richtiger der Gattung *Gloeocapsa* Kütz. zurechnet, wo sie auch von den spätern Forschern stehen gelassen worden ist. Was hier Interesse hat, ist festzustellen, ob *Haematococcus sanguineus* identisch ist mit Kützings *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz., und dies kann nur durch Untersuchung von Originalexemplaren geschehen.

In Agardhs Herbarium fand ich zwei Briefumschläge, die in C. A. Agardhs Handschrift die Aufschrift trugen „*Palmella sanguinea*, Hessingen bei Stockholm 1823". Ich habe folgende Abbildungen (Taf. II, Fig. 1—4) von diesen Originalexemplaren ausgeführt, wodurch es als sicher angesehen werden kann, daß :

> *Haematococcus sanguineus* Ag. = *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. (Taf. II, Fig. 1—4).»
>
> F. T. Kützing (Phycologia generalis 1843, S. 175) gibt folgende Diagnose : *Gloeocapsa rupicola, compacta, nigra; gonidiis geminatis, minoribus* ($^1/_{400}'''$) *sphaericis, viridibus (ex. vesicula colorata fuscescentibus); vesiculis sphaericis, amplissimis, primaria hyalina, polyphora, maxima* ($^1/_{20}'''$), *secundariis minoribus, saturate sanguineis* ($^1/_{120}'''$).

Dieser Diagnose fügt der Autor folgende Bemerkungen bei : *Haematococcus sanguineus* Ag. ! (ex spec. orig.), *Microcystis sanguinea* Kg.

An Felswänden der Skandinavischen Halbinsel. — Entwickelt sich zu einem *Scytonema.*

Bei Geitler (1930, S. 202) ist die Art mit folgenden Worten charakterisiert : Zellen ohne Hülle 4,5 bis 6,5 μ, mit Hülle bis 13 μ groß, blaß-blaugrün; Familien bis 140 μ groß. Hüllen weit, die inneren dunkel blutrot, die äußeren hellrot bis farblos, nicht geschichtet.

bb) Gloeocapsa Ralfsiana (Harv.) Kütz.

Als mit *Gloeocapsa sanguinea* nahe verwandt wird *Gloeocapsa Ralfsiana* angesehen. Die von Kützing in Tab. Phyc. *1*, S. 18, Taf. 23 (1845/49) so benannte Alge weist auf *Palmella Ralfsii* Harw. Man. 179 zurück und wird durch folgende Diagnose charakterisiert :

« *Gelatinosa, compacta, obscure fusco-purpurea; vesiculis primariis subachromaticis maximis* ($^1/_{20}$—$^1/_{15}$‴) *subcoalitis l. obsoletis, secundariis roseo-purpureis ovatis, geminatis, diam.* $^1/_{90}$—$^1/_{60}$″, *tertiariis opaco-purpureis, diam.* $^1/_{200}$—$^1/_{150}$‴; *gonidiis viridibus granulosis* $^1/_{750}$—$^1/_{400}$‴ England Ralfs. »

Bei Geitler (1930, S. 202) ist die Art folgendermaßen beschrieben :

Zellen ohne Hülle 4—7 μ, mit Hülle bis 20 μ groß. Zweizellige Familien bis 50 μ groß. Hüllen geschichtet meist in folgender Ausbildung : die innern tief dunkelrot, wiederholt geschichtet und oft rauh, die äußerste Hülle sehr weit abstehend, vollkommen farblos, dick, homogen, mit kutikula-artiger Außenschicht. Bei dichter Lagerung sind die Zellfamilien infolge gegenseitigen Druckes oft polygonal abgeplattet, wodurch charakteristische Bilder entstehen. Die äußere, farblose Hülle kann fehlen *(status siccus)*. Dauerzellenartige Bildungen bis 9 μ groß, mit sehr dunkler, roter, enger, etwas rauher Hülle. Häufig zahlreiche Zellen mit lebhaft gefärbten Spezialhüllen in einer gemeinsamen, farblosen, weiten Hülle. Nannozyten und *Aphanocapsa*-Stadium nicht bekannt. An feuchten Felsen, auf Schnee (in Spitzbergen, Tatra) verbreitet (Fig. 96, 97).

cc) Gloeocapsa magma (Bréb.) Kütz.

Der heute geltende Name *Gloeocapsa magma* geht zurück auf die von Brébisson (Algues Falaise, S. 40, Taf. IV) aufgestellte Art *Protococcus Magma*. Dieselbe Alge wird von Meneghini (Monogr. Nostoch. Italic. S. 43) als *Pleurococcus Magma* (Bréb.) Menegh. bezeichnet. Nun hat Wille (Nyt Magazin, *56*, 1919, S. 44-45) nachgewiesen, daß dieselbe Alge bereits Lightfoot als *Ulva montana* Lightf. und Lyngbye als *Palmella alpicola* Lyngb. vorgelegen hatte. Agardh nimmt die Alge unter dem Namen *Palmella montana* auf, wobei als Originalmaterial eine Probe angesehen werden muß, die, von Agardhs Hand als « *Palmella alpicola* dedit Lyngbye » beschriftet, Wille in Agardhs Herbarium vorfand.

Wille erkannte, daß es sich dabei um dieselbe Alge handelt, die viel später von Brébisson mit dem neuen Namen *Protococcus Magma* bezeichnet wurde.

Im Jahre 1843 beschreibt Kützing (Phyc. gen., S. 175) eine neue Art, die er *Gloeocapsa rubicunda* Kütz. nennt. Später (Species Algarum, S. 221) stellt er sie als Synonym unter *Gloeocapsa Magma* (Bréb.) Kütz. und führt als weitere Synonyme auf : *Protococcus Magma* Bréb., *Pleurococcus Magma* Menegh., *Palmella alpicola* Lyngb., *Palmella montana* Ag., *Ulva montana* Lightf. und *Sorospora montana* Hassal.

Hassal selbst betrachtet die von ihm benannte Alge als mit *Palmella alpicola* Lyngb. und *Ulva montana* Lightf. identisch. Auf Grund dieser Erkenntnisse schlägt Wille vor, dem ursprünglichen Artnamen « *montana* » gegenüber der erst viel später eingeführten Bezeichnung « *Magma* » den Vorzug zu geben. Nach diesem Autor wäre *Gloeocapsa Magma* (Bréb.) Kütz. notwendigerweise unter dem Namen *Gloeocapsa montana* (Lightf.) Wille zu führen.

Geitler hat sich diesem Vorschlag nicht angeschlossen. Er begründet seine Stellungnahme (1930, S. 200) : « Da der Name *magma* eingebürgert ist und als *montana* eine andere Art schon seit langem bezeichnet wird, kann man es zur Vermeidung weiterer unnützer Schwierigkeiten wohl verantworten, den üblichen Namen beizubehalten.» So ist die Bezeichnung *Gloeocapsa magma* (Bréb.) Kütz. in die gesamte neuere Cyanophyceen-Literatur übernommen worden.

Hollerbach (1924) hat die Art weiter bearbeitet und gezeigt, daß sie durch sehr enge Hüllen charakterisiert ist und sich hauptsächlich durch dieses Merkmal von *Gloeocapsa sanguinea* und noch viel mehr von *Gloeocapsa Ralfsiana* unterscheidet.

Geitler (1930) anerkennt im Rahmen der Art drei Varietäten : var. *Simmeri* (Schmidle) Nck. (1930, S. 1164), var. *pellucida* Näg. und var. *opaca* Näg. (1930, S. 199). Der erstgenannten, von Schmidle (Allg. Bot. Zeitschr., 1898) beschriebenen Varietät war ein recht wechselvolles Schicksal beschieden. Schmidle bezeichnete das Material, das ihm von Simmer zugestellt worden war, als *Chroococcus Simmeri*. Ein anderes Material, das von den Serpentinfelsen von Mohelno in Böhmen stammte, sich aber in der Folge als mit der von Schmidle bearbeiteten Alge identisch erwies, erhielt von Nováček den Namen *Gloeocapsa Dvoraki* Nck. (1929, Zpravy komise prirodovedecky vyzkum Moravy a Slezska. Oddeleni botanicke c 7. V. Brne 1929). Geitler erkannte, daß das Schmidlesche Material in die Gattung *Gloeocapsa* gehöre; er sah darin Dauerzustände der *Gloeocapsa magma*. Nach Vergleich des Nováčekschen Materials aber erkannte er darin eine eigene Varietät, die er unter dem Namen *Gloeocapsa magma* var. *Simmeri* umbenannte. Diesem Vorgehen schloß sich wiederum Nováček an.

Auch für uns besteht kein Zweifel, daß sowohl das Schmidlesche wie das Nováčeksche Material zu *Gloeocapsa magma* gehört.

Die besonders großzellige Ausbildung der Lager würde uns aber nicht genügen für die Aufstellung einer eigenen Varietät. Sie ist für uns vielmehr der Ausdruck der sehr hohen Trockenheit und der intensiven Besonnung des Standortes. Ebenso möchten wir die var. *pellucida* Näg., die nie allein, sondern immer mit der typischen Form der Art zusammen gefunden wurde, als den Ausdruck eines etwas feuchteren Standortes, die var. *opaca* Näg. als denjenigen eines stark besonnten Standortes auffassen.

Für den Typus der Art gibt Geitler folgende Beschreibung (1930, S. 198—199) :

« Zellfamilien kugelig oder unregelmäßig gestaltet, 30—60 μ, meist 4,5 μ groß, selten größer, farblos, rosa, braun- bis kupferrot, mit einer ca. 1 μ dicken, farblosen „Kutikula"-artigen Außenschicht. Zellen kugelig oder durch gegenseitigen Druck eckig, 3—7 μ groß, blaugrün, meist von einer dünnen, 0,5—1,5 μ breiten, gefärbten Spezialhülle und einer mehr schleimigen, farblosen oder gefärbten, meist ungeschichteten, seltener geschichteten Hülle, welche eine periphere, dünne (0,5 μ breite), „Kutikula"-artige Außenschicht besitzt, umgeben. Zellen mit Hüllen 7,5—16 μ groß, im *status siccus* mit dünner, stark gefärbter Hülle, 5—5,5 μ groß. Dauerzellen bis 10,5 μ, selten bis 13 μ groß, mit dünner, fester, dunkelrotbrauner Spezialhülle, oft zu mehreren in einer weiteren Hülle eingeschlossen und von einer ca. 2 μ dicken, farblosen Außenschicht umgeben; Hüllen oft rauh.

Aphanocapsa-Stadium. — An feuchten Felsen, auf Dächern und dgl. häufig und weit verbreitet. Fig. 93.»

Dazu bemerkt Geitler weiter : « Der wesentliche Unterschied gegenüber den alten Diagnosen liegt darin, daß *Gloeocapsa magma* in Wirklichkeit niemals sehr weite, wiederholt geschichtete Hüllen bildet, wie sie auf der Figur Lemmermanns (Krypt. Fl. Mark Brandenburg, 3, Fig. 10, S. 44) dargestellt sind. Für *Gloeocapsa magma* sind relativ enge, feste und meist nicht geschichtete, braunrote Hüllen charakteristisch. Besonders bezeichnend sind die dem Protoplasten unmittelbar anliegenden gefärbten Spezialmembranen. Die Formen mit weiten Hüllen, welche als var. *Itzigsohnii* (Born.) Hansg. (= *Gloeocapsa Itzigsohnii* Bornet) bezeichnet wurden, bilden eine eigene Art, wie Bornet ja richtig erkannt hat. Auch Hollerbach schließt die Zusammengehörigkeit mit *Gloeocapsa magma* aus.»

dd) Diskussion dieser Grundlagen

Wir haben weiter oben nachgewiesen, daß die Größe der Zellen bei den Blaualgen ein gutes Artmerkmal darstellt. Wie verhält es sich damit bei den drei genannten Arten? Geitler nennt als Zellgröße für

Gloeocapsa sanguinea 4,5—6,5 μ, für *Gloeocapsa Ralfsiana* 4—7 μ, für *Gloeocapsa magma* 3—7 μ (vegetatives Stadium). Wir sehen also, daß alle drei Arten in der Größe ihrer Zellen beinahe vollkommen miteinander übereinstimmen. Auf Grund der Zellgröße sind wir in keiner Weise genötigt, die in den drei Arten getrennten Materialien systematisch zu unterscheiden. Wesentlich scheint dagegen den Autoren, die sich bis heute mit diesen Formenkreisen befaßten, die Weite der Hüllen. Die Beschreibungen und Abbildungen, die für *Gloeocapsa sanguinea* angeführt werden, zeigen durchwegs mittelweite Hüllen. Hollerbach arbeitete als besonderes Artmerkmal der *Gloeocapsa magma* heraus : Sehr enge Hüllen, den Zellen eng anliegend, während *Gloeocapsa Ralfsiana* durch besonders weite, abstehende Hüllen ausgezeichnet ist.

Über die Bedeutung der Hüllenweite sind die Autoren nicht genau derselben Ansicht. Nováček betrachtet sie als wichtiges Artmerkmal, wie hervorgeht aus den Worten :

> *Gloeocapsa Ralfsiana* (Harv.) Kütz. *certe species bene distincta est. A Gloeocapsa sanguinea* Ag. *differt tegumentis externis latis, vitreis, tegumentis internis asperis, densis, lamellosis, bene distinctis, sicut ex comparatione apparet.*
>
> *Etiam novas familias Gl. Ralfsianae tegumentum externum, vitreum, plus minus latum significat. Solum in statu perdurante — arthrosporis in muco amorpho distributis — ambo species habitu valde congruunt. Eodem modo Gloeocapsa sanguinea* Ag. a *Gloeocapsa magma* (Bréb.) Holl. *emend. quam tegumeta rigida, tenua, non lamellosa significant, tegumentis latioribus, non rigidis, homogeneis distincta est.*

Geitler (1930, S. 204) sagt dazu : « Die Unterscheidung der beiden Arten (*Gloeocapsa sanguinea* und *Gl. Ralfsiana*) beruht auf der verschiedenen Größe und der Schichtung (bzw. deren Fehlen) der Hüllen. Es scheint, daß die Arten wirklich verschieden sind; das letzte Wort ist aber noch nicht gesprochen. » Forti (in De Toni, Syll. Alg. *5*, S. 37) hält die Unterschiede für unwesentlich.

Nun haben wir aber gezeigt, daß die Hüllenweite in der Gattung *Gloeocapsa* nicht ein artkonstantes Merkmal, sondern der unmittelbare Ausdruck des Feuchtigkeitsgrades des Standortes ist. Diese Korrelation geht so weit, daß es immer möglich ist, aus dem Benetzungsgrad eines Standortes auf die zu erwartende Hüllenweite der vorhandenen *Gloeocapsa* und umgekehrt von ihr zurück auf den Benetzungsgrad des Standortes zu schließen. Auf Grund der Hüllenweite allein sind wir also nicht berechtigt, Arten zu trennen; ebensowenig auf Grund der mehr oder weniger intensiven Färbung der Hüllen und auf Grund ihrer Schichtung.

So bleibt unter den wesentlichen Merkmalen, durch die diese Arten charakterisiert zu sein pflegen, nur noch die Zellgröße als zuverlässiges Artmerkmal bestehen. Diese ist aber bei allen dreien gleich, und daraus ergibt sich die zwingende Notwendigkeit, sie als verschiedene, durch die Umweltbedingungen verursachte Entwicklungszustände ein und derselben Art zusammenzufassen.

Nomenklatorisch kommt der von Agardh als erster aufgestellten Artbezeichnung *sanguinea* gegenüber der von Kützing der Gattung *Gloeocapsa* zugeordneten Alge die Priorität zu. Sie hat also — einschließlich den Formenkreisen der bisherigen *Gloeocapsa Ralfsiana* und *Gloeocapsa magma* — *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. emend. Jaag zu heißen. Ihre mannigfaltigen Erscheinungsformen werden wir in einem späteren Kapitel im Zusammenhang beschreiben.

Nachdem wir weiter oben gezeigt haben, daß die rote bzw. violette Färbung der Hüllen nicht arteigentümlich, sondern von der Reaktion des den Wuchsort benetzenden Wassers abhängig ist, muß die Frage des eventuellen Zusammenhanges von *Gloeocapsa sanguinea* mit den violetthülligen Formen noch diskutiert werden.

b) Gloeocapsa mit violetten Gallerthüllen

ee) Gloeocapsa alpina Näg.

Dieser Name wird u. W. zum erstenmal erwähnt in Nr. 869 von Rabenhorsts Exsikkatenwerk « Algen Sachsens resp. Mitteleuropas », und zwar stellt die Art dort einen Bestandteil einer von C. Cramer auf feuchten Felswänden in Engelberg (Kt. Unterwalden) anfangs Juli 1859 gesammelten Algenprobe dar. Die Diagnose der Alge gibt Cramer nach einem Exzerpt von Wartmann aus Nägelis Manuskript. Dort lautet sie: « Familien $^1/_{96}$—$^1/_{22}$‴. Die spangrünen Kerne (Zellenannina = Zellen) $^1/_{530}$—$^1/_{256}$‴. Äußere Hülle farblos, von beträchtlicher Weite, die innere farblos oder violett. Der violette Farbstoff wird durch Salzsäure schön rot (Untersuchungen von Nägeli und Wartmann). »

Diese Diagnose hatte Nägeli aufgenommen an einem Material, das er selbst am 18. Juli 1850 im Berner Oberland, oberhalb des Bades Rosenlaui auf nassen Felswänden gesammelt hatte und welches im Herbarium des Institutes für spezielle Botanik der ETH, Zürich, liegt.

An grundlegenden, neuen Beobachtungen über das Wesen dieser Art ist kaum etwas dazugekommen, bis Brand (1900) auf Grund eingehender Beobachtungen an einem eng begrenzten Standort auf die verschiedenen Entwicklungszustände von *Gloeocapsa alpina* hinwies und die Diagnose erweiterte; Geitler (1930) gibt diese folgendermaßen wieder :

« Zellen ohne Hülle, meist 4—6 μ, seltener bis 8 μ groß. Typisches Aussehen : innere Hüllen geschichtet, oft rauh, dunkelviolett, äußere weit abstehend, homogen, heller gefärbt bis farblos. Oft viele Zellen mit gefärbten Hüllen in gemeinsamer, farbloser Gallerte; äußerste farblose Hüllen mit „Kutikula"-artiger Außenschicht. Manchmal Hüllen eng, fest, nicht geschichtet, dunkelviolett. *Aphanocapsa*-Stadium. Nannozyten 2,5—3,4 μ groß. Dauerzellen bis 20 μ groß, mit dünner, schwarzvioletter, undurchsichtiger Membran, umgeben von einer festen, ca. 2 μ dicken, stark lichtbrechenden farblosen Hülle, oft zu vielen beisammen in gemeinsamer, heller bis farbloser Gallerthülle. An feuchten Felsen, feuchtem Holz, auf Schnee im Gebirge weit verbreitet, häufig auffallende Vegetationsfärbungen an Kalk- und Dolomitfelsen erzeugend. Dringt auch in Höhlen ein.»

c) Vergleich der rot- und violetthülligen Formen untereinander

Ein Vergleich unserer violetthülligen Art mit den rothülligen Formen zeigt, daß die Zellgröße von 4—6 μ bei *Gloeocapsa alpina* mit derjenigen von *Gloeocapsa sanguinea, Gloeocapsa Ralfsiana* und *Gloeocapsa magma* völlig übereinstimmt. Aber auch in den übrigen Merkmalen sind zwischen ihnen außer der verschiedenen Hüllenfarbe keinerlei Unterschiede festzustellen. Die Verteilung des Farbstoffes ist in beiden Fällen dieselbe. Hier wie dort ist das Pigment in den innern Hüllschichten reichlich vorhanden, in den äußeren ist es spärlich oder fehlend. So, wie wir es als allgemeingültig festgestellt haben und wie dies bei den rothülligen Formen der Fall ist, geht auch bei *Gloeocapsa alpina* mit der intensiveren Färbung die deutlichere Schichtung der Hüllen parallel. Diese ist um so deutlicher, je intensiver die Gallerte gefärbt ist. Ist diese farblos, so ist auch die Schichtung nur schwach oder überhaupt nicht sichtbar. Nach der Diagnose können die Hüllen eng anliegend, fest, nicht geschichtet, dunkelviolett sein. Dies sind die Formen trockener, stark besonnter Standorte. Sie entsprechen in allen Teilen ihrer rothülligen Variante, der bisherigen *Gloeocapsa magma*. Daß aber auch sehr weithüllige Formen auftreten können, zeigt sich aus Geitlers Abbildungen (1930, S. 206 und 207). Das sind die Formen sehr feuchter Standorte und entsprechen der rothülligen *Gloeocapsa Ralfsiana*. In allen ihren Merkmalen und überall an Orten mit entsprechenden Lebensbedingungen, namentlich mit denselben Feuchtigkeits- und Belichtungsverhältnissen, sind sie anzutreffen, das einemal mit violetten Hüllen (an Standorten mit einer Reaktion von pH über ca. 6,5), das anderemal mit roten Hüllen (an Standorten mit einer Reaktion von unter pH ca. 6,5). Der Parallelismus zwischen der violett- und der rothülligen Form ist also vollständig. Bei *Gloeocapsa alpina* hat man aber nicht wie bei den Formen mit roten Hüllen die be-

sonders weithülligen und die besonders enghülligen Varianten von der typischen Form mit mittelweiten Hüllen abgetrennt.

So kommen wir zu dem Schluß, daß alles, was bisher zu *Gloeocapsa sanguinea, Gloeocapsa Ralfsiana, Gloeocapsa magma* und *Gloeocapsa alpina* gezählt wurde, ein und derselben Art angehört. Weil unter diesen Artnamen *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. der älteste ist, muß er für die Art beibehalten werden und hat nach unserer Auffassung fortan zu heißen *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. emend. Jaag. Die Untersuchung der Gloeocapsen an sehr zahlreichen, durch ihre ökologischen Verhältnisse in vielfacher Hinsicht verschiedenen Standorten hat somit zu dem Ergebnis geführt, daß wir die Formenfülle der repräsentativen rot- und violetthülligen Formen in der Gattung *Gloeocapsa* besser verstehen. Sie hat die Systematik nach mancher Richtung hin zu klären vermocht und gleichzeitig gezeigt, wie sehr die Art-Systematik der Blaualgen noch an der durch den Standort bedingten, äußeren Erscheinung, dem Phaenotypus, der Pflanze hängt, und wie sie viel zu wenig Rücksicht auf das wahre Wesen, den Genotypus, der betreffenden Formen nimmt. Die ganze Formenmannigfaltigkeit der neugefaßten *Gloeocapsa sanguinea* werden wir im folgenden Kapitel im einzelnen darstellen.

3. Kapitel

Der Formenkreis der *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. sensu nob.

Unsere Alge zeigt in ihren Erscheinungsformen eine Vielgestaltigkeit, wie sie keine andere Art, die uns bis heute zu Gesichte kam, aufzuweisen hat. Diese Mannigfaltigkeit verdankt sie einerseits ihrer Fähigkeit, an ökologisch sehr verschiedenen Standorten fortzukommen, und anderseits der Eigentümlichkeit, auf die verschiedenen Faktoren des Wohnraums in einer nach außen hin sichtbaren Weise zu reagieren.

Bei der Erfassung sämtlicher Entwicklungszustände unserer Alge haben wir zunächst zu unterscheiden zwischen dem vegetativen und dem Dauerzustande. Unter bestimmten Außenbedingungen, insbesondere unter dem Einfluß hoher Trockenheit am Wuchsort, geht die Alge aus dem erstgenannten in den letztgenannten Zustand über, und umgekehrt kann sie beim Wiedereintritt günstigerer Entwicklungsbedingungen (Benetzung) aus dem letzteren wiederum in den ersteren Zustand übertreten. Dieses Verhalten entspricht also sowohl in seiner Erscheinung als

auch in seiner Ursache demjenigen vieler Algen aus anderen Formenkreisen.

Vegetative und Dauerzustände unterliegen nun, wie wir weiter oben nachwiesen, weitgehend dem Einfluß einer Reihe von Außenbedingungen, insbesondere der Reaktion des Substrates, der Intensität der Belichtung und, wenigstens zum Teil, dem Grad der Benetzung.

Im folgenden wollen wir versuchen, diese vielgestaltigen Erscheinungsformen möglichst vollständig zu erfassen und zu charakterisieren und jede einzelne von ihnen durch die ökologischen Verhältnisse des Standortes zu deuten.

Bei der Beschreibung und bei der Benennung der verschiedenen Zustände soll möglichste Klarheit und Übersichtlichkeit angestrebt werden; im weiteren soll sich die Namengebung so weit als möglich anlehnen an die Nomenklatur, wie sie sich durch den bisherigen Gang der Forschung ergab. Diese Rücksichtnahme auf die Vorschläge früherer Autoren darf indes in keiner Weise die Klarheit und Zweckmäßigkeit der Benennung beeinträchtigen.

Als Ausgangspunkt für die Beschreibung wählen wir das typische Vorkommen der Alge an mittelfeuchten, besonnten Standorten auf einem Gestein mit saurer Reaktion. Damit gehen wir von einem Material aus, wie es A g a r d h und K ü t z i n g bei der Erstbeschreibung vorlag : Einzelzellen und Kolonien mit mittelweiten, geschichteten Hüllen von roter Färbung.

a) Der vegetative Entwicklungszustand

aa) Die Zellfamilie, status familiaris

Teilt sich eine Arthrospore (N o v á č e k, 1934) und geht damit vom Dauer- in den vegetativen Zustand über, oder löst sich durch vollständiges oder teilweises Zerfließen der Lagergallerte eine Zelle aus dem Verbande und beginnt sich zu teilen, so entsteht eine neue Zellfamilie, eine Kolonie. Je öfter sich die Teilungsschritte wiederholen, um so mehrgliedriger wird die Familie sein, deren Einzelzellen, entsprechend dem Rhythmus ihrer Entstehung, in mehr oder weniger großen und mehr oder weniger eng gelagerten Verbänden in der gemeinsamen Gallertmasse eingeschlossen liegen.

Mit der Teilung nimmt die Größe der Tochterzellen fortschreitend ab, bis sie bei einem Durchmesser von 4—6 μ angelangt ist. Gleichzeitig wird Gallertmasse ausgeschieden, so daß die einzelnen Protoplasten in ihr eingebettet liegen. Dabei handelt es sich nicht um eine bloße Verschleimung der Membran, sondern vielmehr um eine Produktion von Gallertsubstanz durch die Zellwand hindurch. Auch nehmen die Hüllen an Dicke und Umfang zu, nicht nur als eine Folge der

Quellung durch Imbibition, sondern auf Grund der Einlagerung von Substanz zwischen die bereits vorhandenen Mizellen. Dies läßt sich nachweisen durch die Tatsache, daß die in bestimmten Stadien der Entwicklung ausgeschiedenen Farbstoffe Gloeocapsin und Scytonemin, die oft wie Farbstoffkörner in Erscheinung treten, mit dem Wachstum der Lagergallerte auseinanderrücken und deshalb in zentrifugaler Richtung innerhalb der Gallertsubstanz an Dichte der Lagerung abnehmen. Und in jedem neuen Stadium der Farbstoffausscheidung wiederholt sich derselbe Vorgang. Deshalb ist im allgemeinen das Pigment am inneren Rand einer Gallertschicht am dichtesten, und mit dem Entstehen neuer Schichten werden von innen heraus auch neue Pigmentzonen geschaffen, die wie jene ineinander geschachtelt sind.

Gallertausscheidung und Farbstoffbildung unterliegen nun weitgehend den örtlichen Verhältnissen, insbesondere, wie wir weiter oben sahen, dem Benetzungsgrad und dem Lichtgenuß des Wuchsortes. Der erstere steuert das Wachstum der Gallerthüllen, der letztere die Farbstoffbildung. Je geringer die Belichtung ist, unter der die Algen heranwachsen, um so mehr nimmt die Intensität der Hüllenfärbung ab, schließlich kann sie, wenn der Lichtgenuß ein bestimmtes Minimum unterschreitet, vollkommen ausbleiben, so daß die Lager, gleichgültig, auf welchem Substrat sie heranwuchsen, genau gleich aussehen. Sind sie dagegen stärkerer Belichtung ausgesetzt, so wird von den lebenden Zellen der Hüllenfarbstoff, das Gloeocapsin, an die Gallerte abgegeben, sodaß diese sich mehr oder weniger intensiv färbt. Auf saurem Substrat (pH unter ca. 6,5) tritt der Farbstoff rot, auf ganz schwach saurem oder basischem Substrat (pH über ca. 6,8) dagegen violett in Erscheinung. Demgemäß haben wir *hinsichtlich der Hüllenfärbung* zunächst drei verschiedene Entwicklungszustände auseinander zu halten :

1. Lager mit farblosen,
2. Lager mit rot gefärbten,
3. Lager mit violett gefärbten Hüllen.

Nun gehen, wie wir weiter oben sahen, die Färbung der Gallerte und ihre Schichtung parallel, denn beide sind von der Intensität der Belichtung (und offenbar vom Lebensrhythmus der Zellen) abhängig. Geschichtete Hüllen werden wir deshalb nur in pigmentreichen Lagern finden. In unserem Bemühen, sämtliche Erscheinungsformen des vegetativen Zustandes zu erfassen, werden wir also außer der Färbung auch die Homogenität, bezw. Schichtung der Gallerte zu berücksichtigen haben.

F. Nováček (1934) hat diese Unterteilung durchgeführt, indem er beim vegetativen Zustande den *status familiaris simplex* (Hüllen

homogen) und den *status familiaris lamellosus* (Hüllen geschichtet) auseinanderhielt. Innerhalb dieser beiden Zustände unterschied Brand (1900) weiterhin zwischen dem *status pallidus,* mit ungefärbten, und dem *status coloratus,* mit gefärbten Hüllen.

In unserer Zusammenstellung lehnen wir uns an diese Einteilung und Gruppierung der genannten Autoren so weit als möglich an.

α) Die Zellfamilie mit ungeschichteter und farbloser Gallerthülle, *status familiaris simplex*

Die Größe der Zellen liegt innerhalb der Variabilitätsbreite aller vegetativen Entwicklungszustände der Art (ausgenommen des Nannozytenstadiums, dessen Zellen kleiner werden können). Ihr Durchmesser beträgt 4—7 μ. In der homogenen Gallerte liegen Einzelzellen, meist

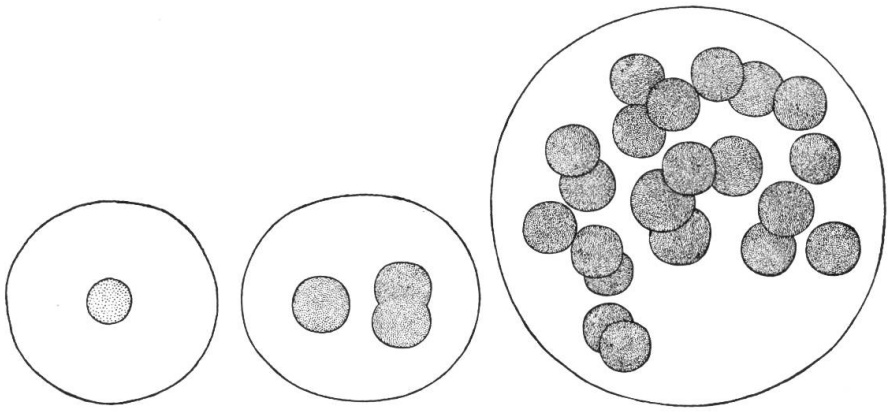


Abb. 34
Gloeocapsa sanguinea, st. *simplex, pallidus;* drei Entwicklungsstadien eines jungen Lagers. Vergr. 1000

in Gruppen von 2, 4, 8, 16 und mehr. Oft aber ist ihre Verteilung weniger regelmäßig; die Zellen bilden dann ein oder mehrere, im Zentrum gelagerte Häufchen. Grenzen der Teilhüllen sind nicht oder nur schwer erkennbar. Eine derart gestaltete Kolonie unterscheidet sich also in keiner Hinsicht von einer *Aphanocapsa.* Die Gallerte ist farblos; dieser Entwicklungszustand entspricht demjenigen, den Brand als 1, *status pallidus*

bezeichnete. In ihm finden wir unsere Alge nur an lichtarmen Wuchsorten, wie z. B. am Rande von Höhlen, in der Erdfüllung von Rissen und Ritzen sowie in der oberflächlichen Schicht im Innern des Gesteins, möglicherweise auch unter Wasser (Abb. 34).

Dieser Entwicklungszustand unterliegt nun einer weiteren Variabilität hinsichtlich der Weite der Hüllengallerte. Liegen Kolonien mit mittelweiten Hüllen vor, wie dies an mittelstark befeuchteten Stellen,

von denen z. B. das Originalmaterial Agardhs und Kützings stammte, der Fall ist, so brauchen wir diesen Zustand nicht durch eine besondere Bezeichnung hervorzuheben, da seine spezifischen Merkmale ja in der Artdiagnose schon enthalten sind.

In anderen Fällen, wo Materialien mit auffallend weiten, weichen Hüllen vorliegen, wie an stark benetzten Wuchsorten, werden wir dagegen diesen, von den Angaben der Artdiagnose abweichenden Entwicklungszustand besonders bezeichnen müssen.

Indem wir das charakteristische Merkmal der bisherigen *Gloeocapsa Ralfsiana* (Harv.) Kütz., die Weithülligkeit, im folgenden als « *status Ralfsianus* » bezeichnen (um die Einführung eines neuen Ausdrucks zu vermeiden, nachdem jedermann weiß, was unter *Gl. Ralfsiana* gemeint ist), bezeichnen wir also den vegetativen Zustand unserer Alge mit sehr weiten, weichen, farblosen Hüllen als

1 *β*, *status familiaris simplex, Ralfsianus.*

In dieser Ausbildung finden wir unsere Alge an Stellen mit hohem Benetzungs- und geringem Belichtungsgrad auf verschiedenstem Substrat überall im Untersuchungsgebiet. Das Aussehen dieser weithülligen Form können wir uns leicht vorstellen, wenn wir uns in der Abbildung der entsprechenden violett oder rot pigmentierten Form in Tafel 6/8, 9 und 7/7, 8 Farbe und Hüllenschichtung der Lagergallerte wegdenken.

Eine entsprechende Form mit besonders eng anliegenden, dünnen, farblosen Hüllen haben wir nicht (wenigstens nicht deutlich) beobachtet. Alle unter 1 fallenden Entwicklungszustände entsprechen dem *status pallidus* von Brand.

2. Die Zellfamilie mit gefärbter und geschichteter Gallerthülle, *status familiaris, lamellosus, coloratus*

Je intensiverer Belichtung die Alge ausgesetzt ist, um so intensiver ist die Färbung ihrer Hüllen; im allgemeinen nimmt, wenigstens bei mittelweit- und sehr weithülligen Formen, mit der Intensität der Färbung auch die Deutlichkeit der Hüllenschichtung zu.

Da nun, wie wir weiter oben sahen, das Gloeocapsin in zwei Modifikationen, einer roten auf saurem und einer violetten auf basischem Gestein, in Erscheinung tritt, so erfordert dies eine weitere Unterteilung, entsprechend der Färbung der Hüllen.

2 *a*. Die Zellfamilie mit rot gefärbter und geschichteter Gallerthülle, *status familiaris, lamellosus, coloratus (sanguineus).*

Diese Bezeichnungsweise können wir vereinfachen. In der Artbezeichnung *Gloeocapsa sanguinea* ist die rote Farbe der Hüllen bereits festgelegt; ihre besondere Nennung erübrigt sich daher. Wenn wir also

im folgenden von *Gloeocapsa sanguinea, status coloratus* sprechen, so meinen wir, sofern nicht durch besondere Bezeichnung auf einen anderen Zustand (Violettfärbung oder Farblosigkeit) hingewiesen ist, den rotgefärbten Zustand, wie er im allgemeinen auf saurem Substrat verwirklicht ist.

Die Zellen zeigen einen Durchmesser von 4—7 μ, wie er allgemein das vegetative Entwicklungsstadium unserer Alge kennzeichnet. Die Gallerte ist deutlich geschichtet. Je nach dem Benetzungsgrad ist nun die Gallerthülle verschieden weit und verschieden zähe. Demgemäß muß innerhalb dieses Entwicklungszustandes eine weitere Unterteilung durchgeführt werden.

2 *a* α, *status familiaris, lamellosus, coloratus, typicus:* Hüllen mittelweit, geschichtet und rot gefärbt, Wuchsform mittelfeuchter Standorte mit saurer Reaktion (Tafel 6/6, 7).

2 *a* β, *status familiaris, lamellosus, coloratus, Ralfsianus:* Hüllen sehr dick, weit abstehend, weich, Wuchsform mit verhältnismäßig starker, lang andauernder Benetzung an Standorten mit saurer Reaktion (Tafel 6/8, 9).

In dem Bestreben, in der Namengebung, so weit als dies möglich ist, die bisher verwendeten Bezeichnungen zu verwenden, wählen wir zur Charakterisierung von Lagern mit dünnen, eng anliegenden Hüllen den Ausdruck « *status magma* », und dies nicht nur im Falle roter, sondern, wie wir später sehen werden, auch im Falle violetter Hüllen.

2 *a* γ, *status familiaris, lamellosus, coloratus, magma* bezeichnet also die enghüllige Zellfamilie mit rotgefärbten, deutlich oder manchmal wegen der Dünne der Hüllen weniger deutlich geschichteten Lagern, wie wir sie vorfinden an extrem trockenen, stark besonnten Wuchsorten (Tafel 6/12).

2 *b.* Die Zellfamilie mit violett gefärbter und geschichteter Gallerthülle, status *familiaris, lamellosus, coloratus, violaceus,* bzw. *status familiaris, lamellosus, coloratus, alpinus.*

Auf schwach saurem oder basischem Substrat (pH über ca. 6,5) sind die unter 2 *a* genannten Formen vertreten durch die entsprechenden Wuchsformen mit violetten Hüllen. Außer der Hüllenfärbung gleichen sie den vorgenannten Formen vollkommen. In der Bezeichnung der diesbezüglichen Lager haben wir die von der Artdiagnose abweichende, violette Färbung der Hüllen besonders zu erwähnen. Wir könnten dies z. B. tun durch die Bezeichnung « *status coloratus, alpinus* », um damit auszudrücken, daß dieser Zustand das enthalte,

was bis anhin hinsichtlich der Hüllenfärbung unter *Gloeocapsa alpina* Näg. verstanden wurde.

Berücksichtigen wir innerhalb dieses Formenkreises mit violetten Hüllen noch die Weite und Beschaffenheit dieser letzteren, wie sie sich unter dem Einfluß eines verschiedenen Benetzungsgrades ergibt, so gelangen wir zur folgenden Unterteilung :

2 b α, status familiaris, lamellosus, coloratus, alpinus, typicus. Formen mit mittelweiten, mittelzähen Hüllen, Wuchsform basischer Standorte mit mittlerem Benetzungsgrad (Tafel 7/5, 6).

Während in der bisherigen Cyanophyceen-Systematik nur unter den rothülligen *Gloeocapsa*-Formen diejenige mit auffallend weit abstehender Hüllgallerte (unter der Bezeichnung *Gloeocapsa Ralfsiana)* als eigene Art abgetrennt wurde, unterblieb diese Abtrennung im Bereiche der Formen mit violetten und mit farblosen Hüllen. Hier wie dort aber liegen derartig ausgebildete Zustände vielfach vor. Wie wir nun diesen Ausdruck zur Bezeichnung weithülliger Formen für diejenigen mit farblosen Hüllen übernahmen, so verwenden wir ihn in derselben Weise auch für die violetthülligen Entwicklungszustände und bezeichnen sinngemäß die weithülligen, violetten Lager mit geschichteter Gallerte als

2 b β, status familiaris, lamellosus, coloratus, alpinus, Ralfsianus, Formen mit weit abstehenden, weichen violetten Hüllen; Wuchsform von Standorten mit langen Perioden der Benetzung (Tafel 7/7, 8).

In entsprechender Weise übernehmen wir auch die Artbezeichnung « *magma* » für die Charakterisierung der Enghülligkeit bei violett gefärbter Lagergallerte, also als

2 b γ, status familiaris, lamellosus, coloratus, alpinus, magma, Formen mit eng anliegenden, zähen, violett gefärbten Hüllen, Wuchsform an Standorten mit langen Trockenperioden (Tafel 7/10).

bb) Einzellige Lager im vegetativen Zustande

Unter den verschiedenen Aspekten, die wir für die Zell*familien* aufgezeigt haben, liegen nun auch Lager mit einer *einzigen* Zelle vor. Für solche müßten wir nun die ganze Skala der Erscheinungsformen wiederholen und mit entsprechenden Namen versehen. Wir möchten dies im Interesse einer möglichst geringen Komplizierung unterlassen und glauben uns hiezu berechtigt durch die Tatsache, daß ja schließlich jede Zellfamilie aus einer Einzelzelle hervorgegangen ist.

cc) Nannozyten

Nun können vegetative Entwicklungsstadien vorliegen, die sich dadurch von den bisher genannten unterscheiden, daß die Zellen kleiner und innerhalb der Lagergallerte weniger regelmäßig gelagert sind. In ihr bilden sie einen formlosen Zellhaufen. Solche Lager zeigen meist schwach gefärbte und undeutlich geschichtete Gallerthüllen. Wir fassen diese Zustände zusammen unter der Bezeichnung *status nannocytosus* und führen sie mit Geitler darauf zurück, daß der Teilungsrhythmus rascher abläuft, als daß die neugebildeten Zellen Gelegenheit hätten, bis zu einer folgenden Teilung zur normalen Größe heranzuwachsen (Tafel 6/5).

b) Dauerformen

Wie bei manchen andern Algen dürfte auch bei *Gloeocapsa* die Bildung von Dauerzuständen bei der Austrocknung des Wuchsortes ausgelöst werden. Jedenfalls fanden wir sie vornehmlich an extrem trockenen Stellen, z. B. am Rande von Tintenstrichen, also im Grenzgebiet zwischen dem Areal der Algen und demjenigen der Flechten. In solchen Dauerformen liegen oft auch die unverpilzten *Gloeocapsa*-Lager vor, die in den Herbarmaterialien den *Gloeocapsa*-Gonidien führenden Flechten vielfach beigemischt sind.

Geht ein *Gloeocapsa*-Lager in den Dauerzustand über, so nehmen seine Zellen an Größe beträchtlich zu. Während ihr Durchmesser im vegetativen Zustande im allgemeinen zwischen 4—6 μ schwankt, erreichen die Dauerzellen einen solchen von bis zu 10 μ, ja wir konnten Dauerzellen beobachten, die einen Durchmesser von 18 μ aufwiesen. Nehmen wir den mittleren Durchmesser einer vegetativen Zelle mit 5 μ, denjenigen einer Dauerzelle mit 10 μ an, so berechnen wir für die letztere ein 7—8mal größeres Volumen als für die erstere.

Um den Protoplasten herum bildet sich innerhalb der Lagergallerte, den Zellen anliegend, eine nicht dicke, aber zähe, derbe Hülle; diese ist offenbar eine Neubildung der heranwachsenden Zellen. Die Dauerzellen sind kugelig oder an den Flächen polygonal abgeplattet, immer aber mit mehr oder weniger abgerundeter Oberfläche (Tafel 6/1, 10, 11 und 7/9, 10).

Sind die Dauersporen reif, so zerfällt die Lagergallerte und verschleimt, so daß schließlich Gruppen oder Einzelzellen als Arthrosporen (Nováček, 1934) dicht nebeneinander liegen. Diese sind imstande, Perioden intensiver Trockenheit zu überdauern. In Materialien extrem trockener Standorte ist die Alge beinahe ausschließlich in Dauerstadien vertreten.

Solche Wuchsorte sind naturgemäß meist stark besonnte Stellen des nackten Gesteins, die sich unter der Wirkung der Einstrahlung in bedeutendem Maße erwärmen. Weniger reichlich kommen Dauerformen an beschatteten Orten, noch seltener in größerer Tiefe von Gesteinsfugen oder gar tiefer im Gesteinsinnern vor.

Damit ist schon angedeutet, daß wir diese Entwicklungszustände unserer Alge meist mit intensiv gefärbten Gallerthüllen vorfinden werden. Oft ist durch die vom Farbstoff dunkel gefärbte Hülle hindurch die blaugrüne Zelle kaum mehr zu erkennen (Tafel 7/9, 10, 11). Dauersporen mit schwach oder gar völlig ungefärbten, aber — entsprechend dem hohen Grad der Trockenheit — mit engen, zähen Hüllen beobachteten wir nur selten und nie in so deutlicher Ausbildung wie die Dauerzustände mit gefärbten Hüllen. An der Innenseite von Höhlen oder unter überhängendem Fels, der nur selten benetzt wird, liegen manchmal Dauerformen-ähnliche Zellen mit kaum gefärbten Hüllen vor.

Die außerordentlich weit verbreiteten und überall, durch das gesamte Untersuchungsgebiet leicht nachzuweisenden Dauerzustände mit gefärbten Hüllen sind nun, wie dies zu erwarten ist, entweder in ihrer roten oder in ihrer violetten Form vorhanden, die ersteren auf saurem, die letzteren auf mehr basischem Substrat.

In diesen beiden Fällen unterscheiden sich die betreffenden Lager kaum anders als durch die Färbung ihrer Hüllen. Diese kann indes so intensiv sein, daß innerhalb der dunkel-violett oder dunkel-braun roten Hüllen die Zellen nur schwer zu erkennen sind. Die Färbung kann, namentlich bei den violetten Formen, so dunkel sein, daß die Lager beinahe schwarz erscheinen. Von einer eigentlichen Schwarzfärbung kann indes nicht gesprochen werden, die Farbstoffkörner in der Hülle mögen noch so dicht liegen, der diffus verteilte Farbstoff noch so intensiv sein.

Nie bergen indes, wie dies aus den Angaben mancher Autoren hervorgehen könnte, die Zellen selbst den Farbstoff. Seine Ausbildung wird zwar zweifellos durch den Stoffwechsel der lebenden Zellen gesteuert; aber er tritt nur in den Hüllen in Erscheinung.

Aus der Bearbeitung der violett-hülligen *Gloeocapsa*-Materialien der Serpentinfelsen von Mohelno durch Nováček geht hervor, daß dieser Autor einen großen Teil der von uns als Dauerformen der *Gloeocapsa sanguinea, status coloratus alpinus* aufgefaßten Zellen und Zellfamilien in einer « ad interim » neu aufgestellten Art *Gloeocapsa chroococcoides* Nováček zusammenfaßte. Dank der Freundlichkeit unseres Kollegen, uns einen Teil seiner Materialien zu unterbreiten, hatten wir Gelegenheit, festzustellen, daß diese Formen weitgehend mit unsern, an extrem trockenen Stellen auf Kalk und Dolomit, da und dort auch

auf Serpentin und anderem Silikatgestein gesammelten Materialien vollkommen übereinstimmen. Durch das Studium sowohl der Nováčekschen als auch unserer eigenen Materialien gelangten wir aber zu der Auffassung, daß diese Formen nicht als distinkte Art aufgefaßt werden dürfen, sondern daß, wenn nicht alle, so doch eine große Zahl der in der Art *Gloeocapsa chroococcoides* Nčk. vereinigten Formen als Entwicklungszustände der violetthülligen *Gloeocapsa sanguinea* aufzufassen sind. Nach dieser Richtung hin scheinen uns alle jene Art darstellenden Abbildungen N o v á č e k s zu deuten.

Status siccus.

Einen *Status siccus,* wie ihn B r a n d beschreibt, haben wir eigentlich nie deutlich beobachten können, sofern er wenigstens mit kleineren als normalen Zellen charakterisiert wird. Als *status siccus* betrachten wir dagegen jene Lager mit normaler Zellgröße, die in eng anliegenden, verhältnismäßig dünnen, aber zähen und meist intensiv gefärbten Hüllen vorliegen, also jene Stadien, die wir in Anlehnung an die Artbezeichnung *Gloeocapsa magma* als « *status magma* » bezeichnet haben. Man könnte diesen Entwicklungszustand ebensogut mit *status siccus* bezeichnen. Vielfach ist es nicht leicht, zwischen *status magma* und *status perdurans* abzugrenzen. Diese beiden Zustände liegen einander zweifellos am nächsten; der letztere geht ja im allgemeinen Fall wohl aus dem ersteren hervor, kann sich aber auch aus dem *status familiaris lamellosus* heraus entwickeln.

Wie alle andern Zustände liegt auch dieser in zwei (weniger häufig drei) Formen vor : im einen Fall mit roten, im andern Fall mit violetten Hüllen, entsprechend der Reaktion des Wuchsortes. In beiden Fällen repräsentieren derartige Zustände das trockene, stark belichtete Gestein, wie wir ihm im Gebirge auf Schritt und Tritt begegnen. Wir haben zur Bezeichnung dieses Entwicklungszustandes den Ausdruck *status magma* vorgeschlagen, weil *Gloeocapsa magma,* die nach unserem Vorgehen in der Art *Gloeocapsa sanguinea* aufgehen muß, durch besonders eng anliegende, dünne und zähe Hüllen charakterisiert ist. Diesen Ausdruck verwenden wir nun nicht nur für die rothüllige, sondern auch für die violetthüllige Form, bezeichnen diese aber als *status magma, coloratus, alpinus.* Wir ziehen diese etwas komplizierte Bezeichnung derjenigen von *status siccus* vor, weil wir ja nicht Kolonien mit kleineren, sondern solche mit normalen Zellen bezeichnen wollen.

c) Keimungszustände

Kommen Dauerzellen in Verhältnisse, die der Entwicklung der Alge günstig sind — es kommt wohl in erster Linie hohe Feuchtigkeit

in Frage —, so sprengt die Dauerzelle ihre Hülle und stößt diese ab (Tafel 7/2); sie scheint spröde zu sein, denn noch lange Zeit nach der Ausstoßung der Dauerzelle ist ein Spaltriß sichtbar.

Nun kann die weitere Entwicklung auf zwei verschiedenen Wegen erfolgen. Die Zelle kann sich sukzedan teilen und in demselben Rhythmus, wie die Zellvermehrung vor sich geht, Gallerte ausscheiden, in die die Tochterfamilien eingebettet liegen (Tafel 6/1—4 und 7/1—4). Oder aber die Zelle kann in besonders reichem Maße Schleimsubstanz ausbilden, so daß diese den Durchmesser der Zelle um ein Vielfaches übertrifft (Tafel 6/14 und 7/12). Erst zögernd folgt die Teilung der Dauerzelle in 2, 4, 8 oder 16 Zellen, die wie ein zentraler oder einseitig gelagerter Kern in ihr eingeschlossen bleiben. Da wir solche Stadien nicht nur bei rot- oder violetthülligen, sondern auch sehr vielfach bei orangerot- und gelbhülligen Formen vorfanden, glauben wir, ihnen eine mehr allgemeine Bedeutung beimessen zu müssen, und nennen sie im Gegensatz zu derjenigen normaler, vegetativer Zustände als Keimungsgallerte (Tafel 6/13, 14 und 7/12, 13). Ob die Entwicklung mehr nach der einen oder mehr nach der andern Art verlaufe, ob also vorgängig der Zellteilung farblose, ungeschichtete Keimungsgallerte reichlich ausgeschieden werde, oder ob die Dauerzelle unmittelbar in ein Lager mit normaler Gallertbildung und regelmäßigem Teilungsrhythmus übergehe, hängt wohl weitgehend von den Feuchtigkeitsverhältnissen des Wuchsortes ab.

d) Bemerkungen zu der im vorstehenden vorgeschlagenen neuen Fassung der Art Gloeocapsa sanguinea

Vielleicht wird man uns daraus einen Vorwurf machen, daß wir, statt die Arten enger zu umgrenzen, ihrer mehrere zusammenziehen; in einem solchen Vorgehen liegt ja tatsächlich die Gefahr, daß Arten weniger übersichtlich werden. Gewiß entspricht es mehr dem Zuge der Zeit und liegt auch im Interesse einer sauberen Systematik, ganz allgemein die Arten enger zu fassen, als dies bisher der Fall war. Bei den Blaualgen und im besonderen in denjenigen Formenkreisen, die unsere Bearbeitung umfaßt, deren Artsystematik noch sehr wenig geklärt ist, liegen die Verhältnisse aber wesentlich anders als in anderen Formenkreisen, wo die Artumgrenzung durch Reinkulturen in standardisierten Nährmedien experimentell festgestellt und durch die statistische Bearbeitung weitgehend gesichert ist.

Im Hinblick auf die Unsicherheit in der Systematik schreibt N a u m a n n : (1925, Untersuchungen über einige sub- und elitorale Algenassoziationen unserer Seen, Ark. för Bot., 19) : « Die meisten Arten,

welche noch in die modernen systematischen Handbücher aufgenommen worden sind, dürften deshalb unbedingt zu streichen sein. » Demgegenüber vertritt Geitler (1930, S. 110) im Anschluß an diese Bemerkung Naumanns die Ansicht, « ich glaube im Gegenteil, daß zu wenig Arten aufgenommen sind. Bei gründlicheren Kenntnissen und einem differenzierteren Beobachten wird die Zahl der guten Arten weiter steigen. Zurzeit sind viele Diagnosen nicht zu eng, sondern zu weit gefaßt, wodurch sie so verschwommen werden, daß sie auf ganz verschiedene Formen passen. Es ist symptomatisch, daß Arten, welche sich nach Untersuchung der Original-Herbarexemplare als gar nicht existierend herausgestellt haben, weil es sich z. B. um eine verkannte Chlorophycee oder Bacteriacee gehandelt hat, weiterhin immer wieder gefunden und in Unkenntnis der Richtigstellung unter dem gleichen Namen angeführt werden. Den spätern Beobachtern lagen zweifellos oft wirkliche Blaualgen vor, auf welche sich die gleiche Diagnose infolge ihrer Verschwommenheit anwenden ließ. »

Wir pflichten Geitler aus voller Überzeugung bei, in allen jenen Fällen, wo sich nachweisen läßt, daß in einer Art verschiedene systematische Einheiten vermengt sind. Hingegen haben wir keinerlei Recht, ohne zwingenden Grund und ohne die gründliche Kenntnis von der systematischen Bedeutung der zur Trennung der Einheiten verwendeten Merkmale, Diagnosen enger zu fassen.

Wenn wir nun gar nachweisen können, daß eine früher als Artmerkmal verwendete Eigenschaft einer Blaualge nicht wirklich arteigen und erbkonstant, sondern nur der Ausdruck der Milieuverhältnisse ist, so haben wir keine andere Wahl, als darauf Rücksicht zu nehmen und die Eigenschaft systematisch in der Bedeutung zu werten, die ihr zukommt.

Wir haben in unseren Untersuchungen an Grünalgen den Umfang der Art und Varietät sehr eng gefaßt. *(Coccomyxa, Cystococcus)* in allen jenen Fällen aber ließen sich auf experimentellem Wege deutliche morphologische Verschiedenheiten der Zellengröße und -form, der Morphologie und Farbe der Kolonie, sodann physiologische Verschiedenheiten aufzeigen, die unabhängig von den Umweltbedingungen und erblich festgelegt sind. In diesen Fällen liegen wirkliche Art- oder Varietätenmerkmale vor, die, wenn auch unter Umständen noch so geringfügig, doch konstant sind und zum Wesen, d. h. zum Genotypus der betreffenden Alge gehören. Mit dem Aufstellen von allgemeinen Forderungen ist es hier eben nicht getan. Man muß jeden einzelnen Fall zu verstehen suchen und, je nach den Ergebnissen der Untersuchung, die Art enger oder weiter fassen.

4. Kapitel

Der Formenkreis der *Gloeocapsa Kützingiana* Näg., sensu nob.

Gelbhüllige *Gloeocapsa*-Formen sind sowohl auf saurem wie auch auf basischem Substrat *Gloeocapsa sanguinea* sehr oft beigemischt. Folgen wir in der Bestimmung solcher Materialien den Angaben der gebräuchlichen Literatur, so werden wir sie als *Gloeocapsa Kützingiana* bezeichnen müssen, wenn sie mit mittelweiten, ungeschichteten Hüllen vorliegen, als *Gloeocapsa rupestris*, wenn eine Zellgruppe von eng anliegenden, dünnen, aber zähen Hüllen umschlossen ist, während wir Dauerstadien, d. h. Zellen mit besonders großem Volumen (Durchmesser von 8—14 μ) jenem Formenkreise zuordnen werden, den N o v á č e k (1934) provisorisch als *Gloeocapsa pleurocapsoides* bezeichnet hat.

Bei der Durchsicht unserer Materialien erging es uns nun gleich wie mit den rot- bzw. violetthülligen Gloeocapsen. Vielfach ließen sich einzelne Entwicklungsstadien guten Gewissens weder der einen noch der andern Art zuweisen, weil sie in ihren wesentlichen Merkmalen genau in der Mitte zwischen jenen Arten lagen und mit ihnen gleitende Reihen bildeten.

Bei genauem Zusehen zeigte es sich in solchen Fällen, daß auch die ökologischen Verhältnisse des Wuchsortes zwischen denjenigen, die wir für die verschiedenen Arten kennen gelernt hatten, lagen und daß, ähnlich wie bei *Gloeocapsa sanguinea* die Merkmale, auf die die Artumgrenzung gegründet war, veränderlich und von den ökologischen Verhältnissen, insbesondere von der Benetzung und der Belichtung, abhängig sind.

So gelangten wir zu der Auffassung, daß, wie bei den rot- bzw. violetthülligen Formen, auch die gelbbraunhülligen « Arten » als Entwicklungszustände ein und derselben Spezies aufgefaßt werden müssen.

In ihrer typischen Form mit mittelweiten, geschichteten und gelb bis braun gefärbten Hüllen, liegt *Gloeocapsa Kützingiana* vor an stark besonnten Wuchsorten mit mittlerem Benetzungsgrad. Sowohl die Intensität der Hüllenfärbung wie auch die Deutlichkeit der Schichtung nimmt ab mit der Intensität der Belichtung. An extrem lichtarmen Stellen, wie in Felsnischen, Rissen und Spalten, finden wir deshalb Formen mit schwach gefärbten Hüllen, und im Innern oberflächlicher Gesteinsschichten gelangen wir zu Lagern mit völlig farbloser Lagergallerte, die von den entsprechenden Formen der *Gloeocapsa sanguinea* im *status pallidus* nur durch die geringere Größe der Zellen zu unterscheiden sind.

Wie die rot- bzw. violetthülligen Formen gehen auch die gelbhülligen unter dem Einfluß extremer Trockenheit in den Dauerzustand

über. In diesem liegen Einzelzellen oder Zellgruppen vor mit dicker, hyaliner Membran und verhältnismäßig dünner, zäher und eng anliegender Hüllgallerte, aus der hier wie dort die Dauerzellen bei der Keimung durch einen Spaltriß heraustreten (Tafel 8/12).

Außer der spezifischen Hüllenfärbung unterscheiden sich diese Dauerzellen in keinem wesentlichen Punkte von denjenigen der *Gloeocapsa sanguinea.*

Bei der Keimung der Dauerzellen zeigen sich dieselben Erscheinungen wie im Formenkreise der rot-violetthülligen *Gloeocapsa.* Die Zellteilung kann eingeleitet werden durch die Ausscheidung einer sehr umfangreichen hyalinen und völlig ungeschichteten Keimungsgallerte, und erst nachdem diese eine Größe vom Mehrfachen des Durchmessers der Dauerzelle angenommen hat, erfolgen Teilungsschritte, durch die ein zentrisch oder exzentrisch gelagertes Häufchen von 2, 4, 8, 16 usw. Zellen entsteht (Tafel 8/12—14). Dieses stellt eine Kugel dar, deren Einzelzellen in regelmäßiger Quadranten-, Oktanten- usw. -Lagerung mit nach den Nachbarzellen zu abgeplatteten Wänden zusammengeschlossen sind. Wie bei den rot -bzw. violetthülligen Formen nimmt mit der Teilung die Größe der Tochterzellen bis zu einem Durchmesser von 3—5 μ fortschreitend ab. Dabei machen die Zellen eine weitgehende Formveränderung durch. Die Dauerzelle selbst ist kugelig oder ellipsoidisch, ovoid, pyramidenförmig mit mehr oder weniger regelmäßig gerundeten Flächen. Diese können auch infolge gegenseitigen Druckes bei ihrer Entstehung abgeplattet sein.

Die Ausscheidung von Keimgallerte kann aber auch in weit weniger ausgiebigem Maße erfolgen. In diesem Falle liegt die Hülle den Zellhäufchen eng an, und das Lager nimmt dann Formen an, wie wir sie unter der Bezeichnung *Gloeocapsa rupestris* Kütz. kennen (Tafel 8/4—6).

Vielleicht steht die Ausscheidung besonders reichlicher Keimgallerte im Zusammenhang mit einer auf eine lange Trockenperiode folgenden und plötzlich eintretenden Periode hoher Benetzung, während das Stadium « *rupestris* » eintreten kann unter spärlicherer, die Keimung aber dennoch begünstigender Feuchtigkeit.

Der Zustand der Lager mit weit abstehenden Gallerthüllen kann, wie wir sie vom *status Ralfsianus* der *Gl. sanguinea* her bereits kennen, auch in gelbhülligen Materialien besonders feuchter Wuchsorte angedeutet sein (Tafel 8/7—8). Doch ist er weniger häufig und auch weniger deutlich ausgebildet als bei *Gloeocapsa sanguinea.* Dies dürfte eine artspezifische Eigenschaft darstellen und mit der Tatsache im Zusammenhang stehen, daß die gelbhülligen Arten ganz allgemein nicht einen so hohen Benetzungsgrad ertragen wie die rot-violetthülligen Formen.

Da wir die Abhängigkeit der Lagerform von dem Feuchtigkeitsgrad des Wuchsortes und der Belichtung als eine gesicherte Tatsache betrachten, so werden wir wiederum versuchen, die verschiedenen Erscheinungsformen als Entwicklungszustände, als « *status* » ein und derselben Art zusammenzufassen.

In der Bezeichnung der einzelnen Formen schlagen wir denselben Weg ein wie im Falle von *Gloeocapsa sanguinea*, verwenden also soweit als möglich die Bezeichnungen, wie sie sich durch die Forschungsgeschichte der betreffenden Form ergeben haben.

a) Vegetative Entwicklung

aa) Die Zellfamilie, status familiaris

Dieser Entwicklungszustand geht aus der keimenden Dauerspore hervor, indem Zellteilung und Gallertausscheidung ungefähr gleichen Schritt halten, so daß Lager mit mittelweiten Hüllen entstehen. Ist der Lichtgenuß gering, so unterbleibt eine Farbstoffeinlagerung in die Gallerte, und gleichzeitig bleibt diese homogen. Teilschichten sind also nicht zu erkennen. Die Zellen weisen einen Durchmesser von 3—5 μ auf. Die Lager befinden sich also im

1, status familiaris simplex.

Wuchsort : mittelfeuchte, wenig besonnte Stellen auf dem Gestein, in Rissen und Ritzen und in der Erdfüllung von Spalten.

Dieser Entwicklungszustand entspricht dem, was in der Literatur als *Gloeocapsa Kützingiana* Näg. bezeichnet wird. Mit G e i t l e r sind wir der Auffassung, daß *Gl. aurata* Stiz. mit in diesen Formenkreis gehört.

1 a, status familiaris, Ralfsianus.

Lager mit weit abstehenden, nicht oder schwach gefärbten Hüllen, an Wuchsorten mit hohem Benetzungsgrad und geringer Belichtung. Wie weiter oben ausgeführt, erlangt diese Standortsform nicht derart weitabstehende Hüllen wie die entsprechende Form von *Gloeocapsa sanguinea.*

2, status familiaris, lamellosus.

An stark belichteten, mittelfeuchten Wuchsorten zeigen sich Lager, die wie die unter 1 aufgeführte Form aussehen, mit intensiver Färbung und deutlicher Hüllenschichtung. Auch diese weisen einen Zelldurchmesser von 3—5 μ auf. Bei ihnen entspricht die Verteilung des Farbstoffes in der Gallerte vollkommen derjenigen von *Gloeocapsa sanguinea.* Sie nimmt von der Peripherie der Hüllschichten bis zu deren innerem Rande zu und ist in den jüngsten (innersten) Schichten inten-

siver als in den äußern (älteren). Die Färbung ist also unmittelbar außerhalb der Zellen am intensivsten (Tafel 8/2—4).

Es ist schwer, derartig ausgebildete Formen unter den bekannten *Gloeocapsa*-Arten einzugliedern. Für *Gl. dermochroa* Näg. und gar für *Gl. fusco-lutea* (Näg.) Kütz., für die geschichtete Hüllen angegeben werden, sind ihre Zellen zu groß, für *Gl. muralis* dagegen zu klein. Wir bringen sie deshalb wohl am richtigsten als Standortsform stark belichteter Wuchsorte bei *Gl. Kützingiana* unter.

2 a, status familiaris lamellosus, Ralfsianus.

Entwicklungszustand stark benetzter und stark belichteter Wuchsorte mit weit abstehenden Hüllen. Diese Form wurde mehrmals in typischer Ausbildung beobachtet. Doch reicht bei ihr wie bei den unter 1 a *a* genannten Entwicklungsstadien die Weite der Hüllen nicht an diejenige der entsprechenden rot- bzw. violetthülligen Form heran. (Tafel 8/7—8).

3. Familien mit großen Zellen und eng anliegender, geschichteter Gallerthülle, status rupestris.

Vielfach begegneten wir in unseren Untersuchungen Materialien, die sich ohne Schwierigkeit als *Gloeocapsa rupestris* Kütz. bestimmen ließen. Es handelt sich dabei um Familien, deren Zellen mit einem Durchmesser von 5—11,5 μ mehr oder weniger regelmäßig im Innern der eng anliegenden intensiv gefärbten, sehr deutlich geschichteten und ziemlich zähen Gallerte gruppiert sind. Vielfach finden sich innerhalb eines Lagers neben Zellen von 5—7 μ im Durchmesser wesentlich größere, und diese letzteren sind von einer dicken, mehr oder weniger farblosen, manchmal aber auch gelbbraun gefärbten Membran umgeben. Ihr Durchmesser kann 10—14 μ erreichen. Diese letzteren müssen als Dauerzellen aufgefaßt werden, woraus hervorgeht, daß es sich in solchen Lagern um Formen handelt, die zu den charakteristischen Dauerformen überleiten bzw. aus diesen hervorgehen. Solche liegen vielfach auf der dem Lichte zugekehrten Seite der Lager neben Zellen im vegetativen Zustande vor.

In mehreren Materialien, besonders deutlich erkennbar in einem solchen, das auf dem Liaskalk bei Berschis (Kanton St. Gallen) gesammelt worden war, konnten wir den Zusammenhang dieser Formen mit echten, einzeln liegenden Dauerzellen feststellen, indem sich dabei nachweisen ließ, daß *Gloeocapsa rupestris*-Formen aus solchen Dauerzellen (Arthrosporen) hervorgingen, also Keimstadien dieser letzteren darstellen müssen. Die detaillierte Beschreibung solcher Fälle werden wir bei der Besprechung der diesbezüglichen Materialien geben. Wir hätten nun die Möglichkeit, in Analogie zu der Behandlung der entsprechenden Formen von *Gloeocapsa sanguinea* diesen Entwicklungszustand auf

Grund der enganliegenden Lagerhüllen als *status magma* zu bezeichnen. Da aber unter den Scytonemin führenden (gelbhülligen) *Gloeocapsa*-Arten bereits eine Art beschrieben ist, in der die typischen Merkmale dieser Form treffend gefaßt sind, nämlich *Gloeocapsa rupestris,* so möchten wir vorziehen, diese Entwicklungsform als *status rupestris* zu bezeichnen (Taf. 8/5—6).

b) Dauerformen, status perdurans

In diesem Zustande finden wir die Alge an extrem trockenen Wuchsorten, hauptsächlich auf Kalk und Dolomit, da und dort aber auch auf Silikatgestein. Sie liegt vor in Einzelzellen, die von einer dünnen,

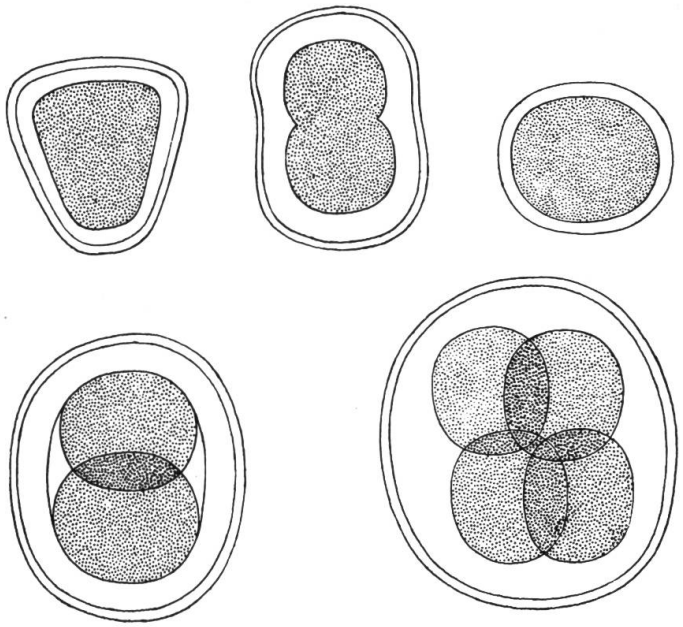


Abb. 34 a
Gloeocapsa Kützingiana. Dauerzellen und ihre ersten Teilungsstadien. Vergr. 1000

aber zähen und meist intensiv gelb bis braun gefärbten Gallerthülle umschlossen sind (Taf. 8/1, 9—11 und Abb. 34 a). In sehr vielen der untersuchten Materialien liegen diese Dauerzellen in äußerst großer Zahl und in sozusagen reinen Beständen vor, oft an der Oberfläche des Substrats, meist aber eingebettet in eine Kruste kohlensauren Kalkes, der im trockenen Zustande eine typische hellgraue Farbe aufweist und bei größerer Ausdehnung auf weite Distanz hin die eingeschlossene Vegetation verrät.

Die Dauerzellen (Arthrosporen) zeigen im allgemeinen denselben Bau und dieselbe Größe wie die entsprechenden Formen der *Gloeocapsa sanguinea;* nur sind ihre Hüllen gelbbraun pigmentiert; auch können sie etwas größer werden als diese. Die Keimung solcher Dauerzellen erfolgt in derselben Weise wie bei den entsprechenden rot- bzw. violetthülligen Formen. Die Gallerthülle wird einseitig gesprengt, und von der keimen-

den (sich teilenden) Zelle wird neue Gallerte ausgeschieden. Auf die verschiedene Ausbildung dieser Gallertsubstanz werden wir bei der Besprechung des *status germinans* näher eintreten. Während des 2-, 4-, 8- und 16-Zell-Stadiums sind die Tochterzellen noch regelmäßig gelagert (Quadranten-, Oktantenstadium), und noch nach weiteren Teilungen bleiben die Zellen in der Form von kugelsegmentähnlichen Körpern erhalten (Taf. 8/12—14). In andern Fällen wird diese regelmäßige Lagerung frühzeitig verwischt, wodurch die Zellen gloeocapsoide Anordnung zeigen, d. h. Gruppen gleichalteriger Zellen, die innerhalb ineinandergeschachtelter, geschichteter Hüllen liegen.

Unter den epilithischen Algen, die uns Herr Kollege F. Nováček zum Vergleich mit unsern Materialien vorlegte, waren gelbhüllige Dauerzellen enthalten, die der Autor als Arthrosporen der von ihm aufgestellten Art *Gloeocapsa pleurocapsoides* bezeichnet hatte. Diese Zellen erwiesen sich als identisch mit den in sehr vielen unserer Materialien außerordentlich reichlich und oft in praktisch reinen Beständen vorhandenen Dauerzellen mit gelben Hüllen.

Da wir solche Zellen bei ihrer Keimung (Zellteilung) unter geeigneten Außenbedingungen in Formen vom *Gloeocapsa rupestris*-Typus und diese unter wiederum entsprechenden ökologischen Verhältnissen in den Typus der charakteristischen *Gloeocapsa Kützingiana* übergehen sahen, so zogen wir es vor, die oben erwähnten Zellen als die Dauerform von *Gloeocapsa Kützingiana* zu deuten. Durch diese Betrachtungsweise erhalten wir einen Formenkreis der gelbhülligen *Gloeocapsa*, der sehr weitgehend mit dem entsprechenden Kreise der *Gloeocapsa sanguinea* übereinstimmt.

Diese Auffassung ist nicht allzusehr verschieden von derjenigen Nováčeks, der in bezug auf *Gloeocapsa rupestris*, die er indes als distinkte Art aufrecht erhält, sich wie folgt ausdrückt: *Convergentia morphologica: Gloeocapsa pleurocapsoides* Nčk. *in statu perdurante, arthrosporis et statu familiaris lamelloso.*

Der genetische Zusammenhang der von uns zusammengelegten gelbhülligen Form bleibt noch experimentell zu ermitteln. Wenn wir, ohne diesen strikten Beweis erbracht zu haben, in der Gruppierung der beobachteten Entwicklungsformen einen andern Weg eingeschlagen haben, als Nováček dies tat, so sahen wir uns dazu durch unsere Beobachtungen am natürlichen Wuchsort genötigt. Die Auffassungen unseres Kollegen sind ja ebensowenig auf experimentellem Wege bewiesen wie die unsrigen, stützen doch auch sie sich größtenteils auf die Beobachtung des Materials am natürlichen Wuchsort.

Die immer wieder zu beobachtende Tatsache, daß überall, wo rot-, bzw. violetthüllige mit gelbhülliger *Gloeocapsa* vermischt vorliegt, beide

in den für die ökologischen Bedingungen des Wuchsortes charakteristischen Entwicklungsformen vorhanden sind, spricht unbedingt für unsere Auffassung. So liegen an extrem trockenen Stellen des Gesteins immer beide Arten in ihren spezifischen Dauerformen, an mittelfeuchten und stark benetzten Wuchsorten dagegen ihre entsprechenden Zustände mit mittelweiten bzw. sehr weiten Hüllen vor.

Daß die Dauerzellen von *Gloeocapsa pleurocapsoides* wohl an einen Zusammenhang mit *Gloeocapsa rupestris* denken lassen, geht auch aus der Bemerkung Nováčeks (S. 133) hervor: « *Gloeocapsa pleurocapsoides latius propagata esse mihi videtur sed cum Gloeocapsa rupestris arthrosporis, statu familiario lamelloso congruens, verisimile saepe permutata est. Gloeocapsa rupestris autem tegumentorum constitutione crassiore, tegumentis externis latis, cyclo vitali ampliore bene differt, sed haec insignia sine studio accurato non exploranda sunt.* »

c) Bemerkungen zu der im Vorstehenden vorgeschlagenen neuen Fassung der Art Gloeocapsa Kützingiana

In seiner Bearbeitung der Algenflora der Serpentinfelsen von Mohelno befaßt sich F. Nováček eingehend mit gelb-braunhülligen *Gloeocapsa*-Arten. Dieser Autor gruppiert die diesbezüglichen Formen in anderer Weise, als wir es tun. Er sieht in ihnen drei distinkte Arten: *Gloeocapsa biformis* Ercegovič, *Gl. rupestris* Kütz. und *Gl. pleurocapsoides* Nčk. Die erstere unterscheidet sich von den beiden letzteren in erster Linie durch ihre wesentlich kleineren Zellen, die einen Durchmesser von 2,5—3,5 μ aufweisen. Die letztgenannten Arten dürften einander näher stehen, was schon daraus hervorgeht, daß sie, nach den Angaben des Autors, in manchen Entwicklungszuständen, so besonders im *status perdurans* und im *status familiaris lamellosus,* kaum voneinander zu unterscheiden sind.

Was *Gloeocapsa biformis* anbelangt, so scheint diese kleinzellige Art nicht in die in unserm Sinne erweiterte Spezies *Gl. Kützingiana* zu gehören. Dagegen dürfte sie den kleinzelligen Arten *Gl. dermochroa* Näg., *Gl. punctata* Näg., *Gl. fusco-lutea* Näg. und z. T. *Gl. ambigua* Krch. nahestehen. Nováček geht sogar so weit, diese Formen in der neuen Art *Gloeocapsa biformis* Ercegovič zusammenzufassen. Er schreibt hierüber (S. 131): *Nostra Gloeocapsa biformis Ercegovič cum iconibus* in Rabenhorst: « Kryptogamenflora XIV »—1931 f. 90, Pascher: « Süßwasserflora H. 12 » S. 90, *Gloeocapsae dermochroae iconibus* in « Algues provenant des récoltes de M. Henri Gadeau de Kerville », cum f. 20 tab. X et f. 43—46 Tab. X *(Gloeocapsa geminata)* in Wille: « Vorarbeiten » *congruens, sinu latiore cum omnibus his*

speciebus idem est et solum dimensione protoplastorum paulisper maiore — 2,5 μ — 3,5 μ — *non nimis differt.*

Identifico eam igitur sicut Gloeocapsa biformis Ercegovič, *in qua Gloeocapsa dermochroa* Näg. *sicut fasis latentionis et Gloeocapsa punctata ut fasis vegetativa, quarum continuitas ontogenetica culturis testata est, amplexae sunt.* »

Während Ercegovič *Gloeocapsa biformis* an den Dolomitfelsen der Adriaküste und Nováček auf Serpentin und Baumrinde beobachtete, konnten wir sie in keinem unserer Materialien mit Sicherheit nachweisen.

Gloeocapsa rupestris ist eine Form, die im allgemeinen unschwer zu erkennen ist, und die den Eindruck erweckt, wenig polymorph zu sein. Nach unserer Auffassung stellt sie aber nicht eine eigene Art, sondern nur ein bestimmtes Entwicklungsstadium einer solchen dar. Die Formen, die unter dem Namen *Gloeocapsa rupestris* zusammengefaßt werden, sehen wir als Zwischenglieder in der Entwicklung vom vegetativen zum Dauerstadium der *Gloeocapsa Kützingiana.*

Gloeocapsa pleurocapsoides Nčk. *(species nova ad interim)* umfaßt einerseits Einzelzellen von großen Ausmaßen (Durchmesser 8 [5—11] μ), meist mit dicker Wand und intensiv gefärbter Hülle und anderseits wenig- bis vielzellige Lager, die in ihrem Habitus so weitgehende Verschiedenheiten zeigen, daß sich der Autor genötigt sah, die einzelnen Entwicklungszustände in zwei Formen, einem « *Gloeocapsa*-Habitus » und einem « *Pleurocapsa*-Habitus » gesondert zu beschreiben.

Ein Teil der in dieser interimistischen Art zusammengefaßten Formen ist in unserm *status perdurans* der *Gloeocapsa Kützingiana* enthalten. Dies gilt insbesondere für sämtliche Stadien des *Gloeocapsa*-Habitus Nováčeks. Dagegen fehlen uns alle im *Pleurocapsa*-Habitus zusammengefaßten Formen.

So überaus reichlich derartige Materialien in unseren Untersuchungen vorlagen, so beobachteten wir doch nie *Pleurocapsa*-ähnliche Lager, wie Nováček sie abbildet (Tafel 3, Abb. 1, 2, 3, 10), die zu der gelbhülligen *Gloeocapsa* nähere Verwandtschaft zeigen. Wir hegen darum Zweifel, ob das von Nováček unter *Gloeocapsa pleurocapsoides* zusammengestellte Material genetisch einheitlich sei..

Die ausgezeichneten Abbildungen, in denen Nováček einzelne Entwicklungszustände von *Gloeocapsa pleurocapsoides* darstellt, lassen keinen Zweifel darüber offen, daß diesem Autor Formen vorlagen, wie wir sie in unserm *status pleurocapsoides* zusammengefaßt haben. Dies gilt insbesondere für die Abbildungen 2 und 6 der Tafel 1. In der ersteren sind die in Keimgallerte eingebetteten Zellgruppen im Oktanten- und 16-Zell-Stadium vortrefflich dargestellt, während Abb. 6 die

ersten Teilungsschritte von Dauerzellen und den Übergang zum *status familiaris lamellosus* wiedergibt. Auch die Abb. 7 hält einen Zustand fest, den wir in der Rohkultur der Alge auf Silika-Gel als Nährsubstrat mehrfach beobachteten.

In allen diesen Abbildungen liegen Entwicklungszustände des *Gloeocapsa*-Habitus vor. Auf Tafel 3 der Arbeit Nováčeks sind Dauerzellen in ihrer typischen Form und ihre ersten Keimstadien leicht kenntlich abgebildet. Unter ihnen stimmen die Abbildungen 2, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11 und 12 mit unsern Befunden überein, während Formen, die den Abb. 1, 3 und 10 entsprechen würden, von uns nie beobachtet wurden. Ohne über die genaue Beobachtung Nováčeks Zweifel zu äußern, können wir uns des Eindrucks nicht erwehren, daß in diesen Materialien Formen vorlagen, die nicht zu *Gloeocapsa Kützingiana* in dem von uns erweiterten Sinne gehören. Dies gilt in besonderem Maße für Abb. 7 der Tafel 5. Das hier abgebildete Material kann nach unserer Erfahrung kaum in den Formenkreis einer *Gloeocapsa* passen.

5. Kapitel

Gloeocapsa nigrescens Näg. emend. Nčk.

Als untere Grenze der Zellgröße darf für den vegetativen Zustand der *Gloeocapsa sanguinea* ein Durchmesser von 4,5—5 μ angenommen werden. Nun beobachten wir aber auf dem Gestein oft Lager mit kleineren Zellen von 3,5—4,5 μ, meist aber mit ziemlich genau 4 μ im Durchmesser. Bei der Durchsicht des Materials fallen diese Lager weiterhin auf durch die Nuance ihrer Hüllenfärbung, die deutlich verschieden ist von derjenigen der violetthülligen *Gloeocapsa sanguinea.* Bei der kleinzelligen Art zeigen die Gallerthüllen einen mehr graublauen, stahlblauen oder grauvioletten Ton, nie aber das reinere mehr oder weniger dunkle Violett der *Gloeocapsa sanguinea* im *status coloratus, alpinus.* Die genannten Merkmale scheinen weitgehend konstant zu sein; jedenfalls beobachteten wir die Färbung der Hüllen nie anders als in der beschriebenen Weise. Mit Nováček sind wir darum der Auffassung, daß diese Formen in einer distinkten Art von *Gloeocapsa sanguinea* abgetrennt werden müssen und stellen sie zu *Gloeocapsa nigrescens* Näg. emend. Nčk.

Wie *Gloeocapsa sanguinea* und *Gl. Kützingiana* zeigt diese Art eine weitgehende Abhängigkeit von den ökologischen Verhältnissen des Wuchsortes. Ihre Hüllen sind weit abstehend und weich an stark benetzten Stellen des Gesteins, mittelweit an mittelfeuchten und eng anliegend und zäh an trockenen Standorten. Ebenso zeigt sich die In-

tensität der Färbung und die Deutlichkeit der Hüllenschichtung als der Ausdruck der Belichtungsverhältnisse.

Neben vegetativen Zuständen kennen wir Dauerformen. Diese unterscheiden sich von denjenigen der *Gloeocapsa sanguinea* nur durch die verschiedene Färbung und die etwas kleineren Ausmaße der Dauerzellen (5—7 μ).

6. Kapitel

Antwort auf bereits erfolgte Kritik

Wir haben die im Vorstehenden entwickelten Auffassungen als vorläufige Mitteilung (J a a g , 1940, J a a g und G e m s c h, 1940) veröffentlicht. Im Jahre 1943 folgte alsdann die ausführliche Arbeit unseres Schülers N. G e m s c h, der unter der Anleitung und Kontrolle von Prof. P. K a r r e r in Zürich aus rothülligen *(Gloeocapsa sanguinea)* und aus violetthülligen *(Gloeocapsa alpina)* Formen den Hüllenfarbstoff, das Gloeocapsin, isolierte und spektrometrisch untersuchte. Er gelangte dabei zu dem Schluß, daß die Farbstoffe beiderlei Herkunft identisch seien. Weiter oben haben wir aus dieser Arbeit drei der wichtigsten Kurvenbilder, in denen die Absorptionsspektren der beiderlei Farbstoffauszüge festgehalten sind, wiedergegeben.

Mit N. G e m s c h und in Übereinstimmung mit der Ansicht von Herrn Prof. P. K a r r e r sind wir der Auffassung, daß über die Identität des Farbstoffes aus roten bzw. violetthülligen *Gloeocapsa*-Materialien Zweifel kaum mehr am Platze sein dürften. Unsere, auf der Beobachtung des Algenmaterials am natürlichen Standort und durch Farbreaktionen in vitro begründete Auffassung von der Identität der beiderlei Hüllenfarbstoffe erscheint uns damit bewiesen, und da, worauf wir bereits mit Nachdruck hinwiesen, andere konstante Merkmale eine Trennung der rot- und der violetthülligen Formen weder erfordern noch erlauben, so sahen wir uns genötigt, dieselben (so weit sie in unserem Untersuchungsmaterial vorhanden sind) taxonomisch zusammenfassen.

Nun haben sich bereits Stimmen gemeldet, die unsere Auffassung nicht billigen. Es sind dies L. G e i t l e r (1942) und seine Schülerin E l i s a b e t h T s c h e r m a k (1943). G e i t l e r äußert sich (in E n g l e r - P r a n t l, Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 1 b *Schizophyceen,* 1942, S. 227) wie folgt :

« *Gloeocapsa* Sekt. *Rhodocapsa* und *Cyanocapsa.* — Eine völlig neue Auffassung hinsichtlich der Membranfärbung von *Gloeocapsa* vertritt O. J a a g (Verh. Schweiz. Nat. Ges., Locarno, 1940, 157). *Gl. alpina* mit violetten bzw. blauen und *Gl. sanguinea* mit roten Hüllen sollen identisch sein; erstere wäre die Ausbildung auf basischem, letz-

tere auf saurem Substrat. Auch die Arten *Gl. Ralfsiana* und *Gl. magma*, beide mit roten Hüllen, sollen mit *Gl. alpina* identisch sein. *Gl. alpina* wäre die Standortsform mittelfeuchter bis feuchter basischer Standorte, *Gl. Ralfsiana* die Form feuchtester saurer Standorte, *Gl. magma* die Form trockenster saurer Standorte. Rote oder violette (blaue) Hüllenfärbung könnte demnach kein systematisches Merkmal abgeben.

Dazu ist zu bemerken, daß an dem gleichen Standort, und zwar auf kleinstem Raum und aufs innigste miteinander vermischt, Gloeocapsen mit roten und violetten Hüllen vorkommen. Schon hiernach ist es ausgeschlossen, daß die Reaktion des Milieus allein für die Membranfärbung maßgebend ist. Außerdem kommen Vertreter von *Gl. alpina* s. lat. mit gleichgefärbten Hüllen auf saurem Rohhumus, aber auch unmittelbar auf Kalkstein, also im alkalischen Medium, vor. Ferner bildet *Gl. alpina* die Gonidienalge der Flechte *Synalissa violacea, Gl. sanguinea* die von *Synalissa ramulosa,* die beide auf Kalk leben.

Zur Stützung seiner Ansicht führt Jaag (O. Jaag und N. Gemsch, ebenda 158) an, daß die chemische und spektroskopische Untersuchung der Farbstoffe von *Gl. alpina* und *Gl. sanguinea* ihre Identität erweist. Abgesehen davon, daß das angewendete Verfahren vielleicht nicht ausreicht, um nahe verwandte Farbstoffe zu trennen, könnte auch ihre tatsächliche Identität nicht die Identität der Arten beweisen; denn der in der Membran auftretende Farbstoff könnte spezifisch durch das lebende Plasma sauer oder alkalisch beeinflußt werden. Jedenfalls erscheint die von Jaag vertretene Auffassung unbewiesen, bevor eine Art mit roten Hüllen in eine solche mit violetten (oder umgekehrt) in Reinkultur übergeführt ist; Jaag schreibt, daß „die Methode der Reinkulturen auf diesem Gebiet bisher unbefriedigende Resultate zeitigte".

Die übrigen Befunde Jaags (Abhängigkeit der Hüllenfärbung von der Belichtung, Abhängigkeit der Dicke der Hüllen von der Feuchtigkeit, Schwankungen der Hüllenschichtung mit dem Lebensrhythmus der Zelle) sind eine Bestätigung der bisherigen Kenntnisse. Die allgemeine Folgerung aus der Inkonstanz dieser Merkmale auf ihre systematische Unbrauchbarkeit ist jedoch nicht zwingend; es handelt sich bloß darum, die Variabilität — wie auch sonst — richtig zu verstehen und entsprechend zu berücksichtigen. »

Hiezu haben wir folgendes zu bemerken : Wir sind mit Herrn Kollegen L. Geitler durchaus einverstanden, daß unsere Auffassung von der Identität der durch uns zusammengefaßten *Gloeocapsa*-Arten erst definitiv erbracht sein wird, wenn es gelungen ist, auf experimentellem Wege eine violetthüllige *Gloeocapsa* in eine rothüllige überzuführen und umgekehrt. Wir haben uns über diese Frage bereits im Vorwort ein-

gehend geäußert und waren uns dieser Notwendigkeit vom Anfang unserer Untersuchungen an vollkommen bewußt. Auch haben wir es an Versuchen nicht fehlen lassen, von denen wir auf experimentellem Wege die strikte Beweisführung erhoffen konnten. Wir mußten aber bereits 1940 mitteilen, daß diese Versuche nicht den gewünschten Erfolg zeitigten, weil die betreffenden Algen in der Kultur nicht in befriedigender Weise zur Entwicklung zu bringen waren, und bis heute sind wir in diesem Punkte — wenigstens was *Gloeocapsa* betrifft — keinen Schritt weiter gekommen. Das hängt aber in keiner Weise mit der Frage der Identität oder Nicht-Identität zusammen, sondern lediglich mit der Erfolglosigkeit in den Kulturversuchen mit den betreffenden Algen.

Nun erlauben wir uns, an unsere Kritiker die Gegenfrage zu richten: Ist etwa durch die Reinkultur der betreffenden *Gloeocapsa*-Arten der Beweis erbracht worden, daß sie systematisch n i c h t zusammengehören? Sind die Autoren, die unsere Auffassung angreifen, in der Lage, die ihrige irgendwie zu beweisen? Uns sind derartige Versuche oder gar Versuchserfolge nicht bekannt. Oder liegen von irgendeiner Seite entsprechende Beweisführungen vor über den systematischen Wert der Intensität der Hüllenfärbung, über die Abhängigkeit derselben von der Belichtungsintensität, über die Hüllenweite oder die Hüllenschichtung? Die Erkenntnis solcher Abhängigkeit, deren Richtigkeit kaum angezweifelt werden kann, ist erarbeitet worden auf Grund von Beobachtungen am natürlichen Standort, keineswegs aber durch experimentelle Beweisführung. Wenn wir also die Identität der beiderlei Farbstoffe mit einwandfreien chemisch-physikalischen Methoden ermittelten und wenn diese Tatsache mit den Beobachtungen in der Natur sich vollkommen deckt (aus diesem heraus hat ja die Forderung der Identität aufgestellt werden müssen), so steht unsere Beweisführung doch gewiß auf wesentlich sichereren Füßen als die Argumentation der genannten Autoren.

Was sollen wir beispielsweise sagen zu Schlußfolgerungen folgender Art? E. T s c h e r m a k schreibt (Wiener Botanische Zeitschrift, 1943, 92, S. 16): «... An diese Beispiele läßt sich nun ein weiteres von einer neuen *Pyrenopsis*-Art: *Pyrenopsis melaena* anfügen.

Die leider durchwegs sterilen Thalli dieser Flechte stammen von zahlreichen Standorten aus der näheren und weiteren Umgebung der Biologischen Station in Lunz (Niederdonau). Sie bilden dort dünne, grauschwarze, pulvrige Überzüge an Kalkfelsen und lassen sich mit unbewaffnetem Auge kaum von den Lagern freilebender *Gloeocapsa*-Arten mit dunklen Hüllen unterscheiden. Daß es sich um eine *Pyrenopsis*-Art handelt, geht aus der zwischen blaß bis intensiv rotviolett und schwarz schwankenden Hüllenfärbung der *Gloeocapsa*-Gonidien und der

krustigen Beschaffenheit des Lagers hervor. Die Gonidienalge besitzt jedoch im Vergleich zu den Gonidien der bekannten *Pyrenopsis*-Arten stets sehr enge Hüllen, und auch die Farbe ihrer Hüllen unterscheidet sich durch ihren violetten Ton sehr deutlich von der blutroten Hüllenfärbung der Flechtenalge von *Pyrenopsis pulvinata* und andern Arten. Infolge dieser Beschaffenheit der Hüllen ist der Thallus bei *Pyrenopsis melaena* dünn, körnig und matt und quillt auch beim Befeuchten nicht auf, während er bei den übrigen *Pyrenopsis*-Arten dick, gallertig, glänzend, leicht quellend und im ganzen viel auffallender ist. »

Wesentlich in dem bisher Gesagten ist also : daß eine Flechte gefunden wurde, deren Gonidien sich durch die Enge und den violetten Farbton ihrer Gallerthüllen von den *Gloeocapsa*-Gonidien der bisher beschriebenen *Pyrenopsis*-Arten unterscheiden und daß deshalb eine neue Art aufgestellt werden müsse.

Dann berichtet E. T s c h e r m a k weiter :

« Eine Artbestimmung der Gonidienalge ist nicht durchführbar. Algenzellen in der Nähe der Thallusoberfläche zeigen infolge Einlagerung von dunkeln Körnchen in den Hüllen — die bis zur völligen Schwarzfärbung führen kann — manchmal eine entfernte Ähnlichkeit mit gewissen Entwicklungsstadien von *Gloeocapsa alpina* Näg. Daß es sich jedoch nicht um diese Art handeln kann, erkennt man an etwas tiefer im Thallus liegenden Algenzellen, die im Unterschied von dem ins Graublau spielenden Ton der Hüllen von *Gloeocapsa alpina,* Hüllen von deutlich rotvioletter Farbe haben. Sie sind auch nie so weit und völlig farblos wie bei *Gloeocapsa alpina.* Auch wurden die für *Gloeocapsa alpina* charakteristischen *Aphanocapsa*-Stadien nie beobachtet. »

Hierzu haben wir folgendes zu bemerken : Die Einlagerung von « dunklen Körnchen » in die Gallerte der Algenzellen der Thallusoberfläche ist nichts anderes als die Ausscheidung von Gloeocapsin durch die lebenden Zellen an die Gallerthüllen. Entsprechend der Kalkunterlage m u ß nach unserer Auffassung dieser Farbstoff violett in Erscheinung treten, und da die Zellen unmittelbar unter der Oberfläche des Flechtenkörpers liegen, also von sehr intensiver Belichtung getroffen werden, so muß die Färbung auch intensiv sein. Dies führt zu der Dunkelfärbung (von vollkommener Schwarzfärbung kann indes nicht gesprochen werden) der Gallerthüllen, die die Autorin erwähnt. Im Innern des Thallus, wohin nur gesiebtes, also abgeschwächtes Licht gelangt (ein Teil wurde ja in den oberflächlichen Thallusschichten absorbiert), müssen die Gonidienhüllen weniger intensiv gefärbt sein und damit im Farbton auch etwas mehr rotviolett erscheinen, Das alles entspricht also vollkommen dem, was *Gloeocapsa sanguinea* sensu nob. immer auf Kalksubstrat aufweist und was gemäß unserer Auffassung

von der Abhängigkeit der Hüllenfärbung von den Umweltsbedingungen erwartet werden muß.

Verfasserin erinnert sich nun zwar an die ähnlichen Bilder, unter denen sie die *Gloeocapsa alpina* kennt. Aber trotzdem gelangt sie zu dem eigentümlichen Schluß, daß es sich nicht um diese Algenart handeln könne, « weil die etwas tiefer im Thallus liegenden Algenzellen, im Unterschied von dem ins Graublau spielenden Ton der Hüllen von *Gloeocapsa alpina,* Hüllen von deutlich rotvioletter Farbe haben». Dieser Schluß ist sicher verkehrt. Wenn man denn schon bei *Gloeocapsa*-Arten zwischen violetten und graublauen (stahlblauen) Farbtönen unterscheiden und ihnen systematische Bedeutung beimessen will (wie zum Beispiel Geitler dies tut, und wie dies vielleicht berechtigt ist), so gehört *Gloeocapsa alpina* Näg. ganz bestimmt in die erstere, sicher aber nicht in die letztere Gruppe, denn ihre Farbtöne sind ausgesprochen rotviolett auf basischem Substrat. Und was hat die « völlige Farblosigkeit » der Hüllen von *Gloeocapsa alpina* hier zu tun ? Wenn diese Art in völlig farblosen Hüllen auftritt, so heißt dies nichts anderes, als daß sie unter sehr geringem Lichtgenuß steht, und es hat den Anschein, daß alle *Gloeocapsa*-Arten unter genügend schwacher Belichtung farblose Hüllen haben, wenn auch die Schwelle, bei der die Färbung der Hüllen beginnt, von Art zu Art verschieden sein mag. Wenn die Hüllen der in Frage stehenden Gonidienalge in den tieferen Lagen des Flechtenthallus nicht vollkommen farblos sind, so heißt dies eben, daß der Flechtenthallus nicht dick genug sei, um das Licht in genügendem Maße zurückzuhalten.

Daß die Autorin im Flechtenthallus keine *Aphanocapsa*-Stadien feststellt, ist wiederum keineswegs verwunderlich. Dort geht der Teilungsrhythmus wohl regelmäßiger vor sich als im pilzfreien Zustande, wo die Benetzungsverhältnisse weniger ausgeglichen sind als im Geflecht des Flechtenpilzes, und Nannozytenbildung bedeutet wohl nichts anderes als das plötzliche Erwachen eines von außen oder von innen heraus angeregten Teilungsreizes, wobei die Zellen nicht Zeit haben, zur normalen Größe heranzuwachsen, bis ein neuer Teilungsschritt erfolgt. Dem Fehlen bestimmter Entwicklungszustände im Flechtenthallus darf nicht systematischer Wert beigemessen werden. Bei manchen Gonidienalgen aus dem Bereiche der Chlorophyceen ist in gleicher Weise die Zoosporenbildung im Flechtenthallus unterdrückt, während sie alsbald in Erscheinung tritt, wenn die Gonidien, vom Pilz befreit oder mit diesem zusammen, in ein geeignetes flüssiges Medium gebracht werden.

Daß die Gonidienalge der von E. Tschermak aufgestellten neuen Flechtenart im Vergleich zu denjenigen anderer *Pyrenopsis*-Arten dünnere Hüllen aufweist, und daß darum der Flechtenkörper dünner und matter erscheint und beim Befeuchten nicht aufquillt, kann durch-

aus mit dem Standort zusammenhängen, indem, je trockener dieser ist, d. h. je länger die Perioden der Trockenheit im Vergleich zu denjenigen der Benetzung sind, auch die Hüllen entsprechend weniger weit und um so zäher ausgebildet werden. Es scheint uns, daß in dieser Hinsicht vergleichende Untersuchungen notwendig wären, um die Konstanz oder Abhängigkeit dieses Merkmals festzulegen. Nur wenn sich eine Unabhängigkeit vom Benetzungsgrad feststellen ließe, dürfte diese Eigenschaft der Algenhüllen als Artmerkmal der Flechte verwendet werden.

E. Tschermak glaubt also die frei vorkommende Alge *Gloeocapsa alpina* und die im Flechtenthallus eingeschlossene Gonidienalge auf Grund der vorerwähnten Beobachtungen und Deutungen als distinkte Arten auffassen zu müssen. Sie fährt in ihrer Beschreibung nun weiter :

« Außer den beiden erwähnten *Gloeocapsa*-Arten kommt an den gleichen Standorten noch eine weitere Art vor, die der Gonidienalge in allem bis auf ihre stets mehr ins Terracotta spielende Hüllenfärbung gleicht, die sie auch in den obersten Thallusschichten beibehält. Abgesehen von ganz seltenen Ausnahmefällen wird sie nie vom Pilz befallen und besitzt daher durchschnittlich kleinere Zellen als die Gonidienalge. Da die drei *Gloeocapsa*-Arten auf engstem Raum nebeneinander und in den gleichen Thallusschichten, also unter völlig einheitlichen Bedingungen, vorkommen und dabei stets die geschilderten Unterschiede aufweisen, kann man wohl nicht annehmen, daß es sich um bloße Standortsmodifikationen einer einzigen Art handelt. »

Halten wir also wiederum das Wesentliche dieser Beschreibung fest. Der Vegetation der freien Alge *Gloeocapsa alpina* und der neuen Flechte *Pyrenopsis melaena* (in der eine neue *Gloeocapsa*-Art eingeschlossen sein soll) war eine dritte *Gloeocapsa*-Art beigemischt, die den Gonidien der genannten Flechte in allem glich, bis auf die mehr ins Terracotta spielende Färbung ihrer Hüllen. Diese Hüllenfärbung hielt sich auch in den äußeren Thallusschichten konstant. Mit dieser Konstanz der Hüllenfärbung scheint es indessen nicht eben weit her zu sein. Denn die Verfasserin betont ja wohl nicht ohne Grund, daß die Farbe in den oberflächlichen Thallusschichten beibehalten wurde (das ist durchaus zu erwarten). In den tieferen Schichten aber wird die Hüllenfärbung wie bei *Pyrenopsis melaena* infolge des geringeren Lichtgenusses verblaßt sein. Doch darüber schweigt sich die Verfasserin aus. Daß dieses Festhalten der so charakteristischen Hüllenfärbung im Flechtenthallus statistisch schlecht fundiert sein muß, geht aus der Tatsache hervor, daß, « abgesehen von ganz seltenen Ausnahmefällen, die Alge nicht vom Pilz befallen wird ». Daß sie kleinere Zellen besitzt als die im

Thallus der neu beschriebenen Flechte eingeschlossene Gonidienalge, entspricht darum wiederum dem, was zum vorneherein zu erwarten ist.

Was wir mit dem folgenden Satz anfangen sollen, ist uns nicht recht klar : « Da die drei *Gloeocapsa*-Arten auf engstem Raum nebeneinander » (frei oder verpilzt ?) « und in den gleichen Thallusschichten » (ein- und desselben Lagers oder verschiedener Lager einer Species oder verschiedener Lager verschiedener Flechtenarten ?), « also unter völlig einheitlichen Bedingungen vorkommen und dabei stets die geschilderten Unterschiede aufweisen, kann man wohl nicht annehmen, daß es sich um Standortsmodifikationen einer einzigen Art handelt. » Es ist hierzu zu sagen, daß weder innerhalb eines und desselben Flechtenthallus einheitliche Bedingungen vorkommen (verschiedene Lichtintensität, eventuell auch verschiedene Reaktion bei Gegenwart bestimmter lokalisierter Flechtenstoffe) noch in den oberflächlichen bzw. tieferen Schichten verschiedener Arten. Das Material, das E. Tschermak vorlag, wurde ja an verschiedenen Wuchsorten (daher wahrscheinlich auch mit nicht völlig identischen Standortsbedingungen wie Insolation, Exposition, Reaktion) und nicht durch die Autorin selbst, sondern durch Herrn Prof. Geitler in der näheren und weiteren Umgebung der Station Lunz (Niederdonau) gesammelt. Es dürfte der Autorin somit nicht leicht sein, von « völlig einheitlichen Bedingungen », unter denen die genannten Algen lebten, zu sprechen.

Auf diesen äußerst vagen, weder statistisch noch experimentell gesicherten Angaben (die im obigen von uns wörtlich und ohne Auslassung wiedergegeben sind) zieht die Verfasserin den Schluß, daß es sich in ihrem *Gloeocapsa*-Material um drei distinkte Arten handelte, die wohl kaum als Standortsmodifikationen einer Art zusammengefaßt werden dürften, und daraus zieht sie den Schluß, sei es demnach auch « sehr fraglich, ob es berechtigt ist, mehrere *Gloeocapsa*-Arten, die noch deutlichere Unterschiede aufweisen, nämlich *Gl. alpina, Gl. sanguinea, Gl. magma* und *Gl. Ralfsiana* als Standortsformen zusammenzuziehen, wie Jaag (1940) dies vorschlägt ».

Das im Bereiche der Blaualgen sozusagen einzige bisher mit gutem Gewissen verwendbare Artmerkmal, die Größe der Protoplasten, in den verschiedenen Entwicklungszuständen wird beim Vergleich ihrer drei *Gloeocapsa*-«Arten» von der Verfasserin nicht einmal herangezogen, geschweige denn statistisch ausgewertet. Sie begnügt sich vielmehr mit der Aufnahme der Zellgrößen « mit Hülle » (2,8—9,6) und « ohne Hülle » (2,4—8 !) in der Diagnose.

Vom Pilz, der mit der Alge zusammen die Flechte bildet, weiß die Autorin nichts (die Flechte fruchtet ja nicht), und die Alge vermag sie auch nicht zu bestimmen. Uns will scheinen, daß auf Grund derart spär-

licher Befunde, wie sie der Autorin vorliegen, eine neue Flechtenart aufzustellen heute nicht mehr zulässig ist, und uns scheint die Frage berechtigt, ob es auf diesem Wege möglich sei, die so sehr im argen liegenden Verhältnisse im Bereiche der Systematik der primitiveren Flechten und derjenigen der Blaualgen zu fördern.

Worauf es uns bei der Besprechung des vorliegenden Beispiels einzig ankommt: Die Argumentation, die von der Verfasserin gegen unsere Auffassung angeführt wird, stellt keine Beweisführung dar. Gewiß, unsere Betrachtungsweise ist als eine Arbeitshypothese aufzufassen, die noch der experimentellen Bestätigung bedarf. Mit Überlegungen, wie sie unsere sehr geschätzte Kritikerin ins Feld führt, kann sie aber doch wohl nicht widerlegt werden.

Wenn L. Geitler unsere Auffassung von der Abhängigkeit der Hüllenfärbung von der Reaktion des Substrats mit dem Hinweis abtun will, daß auf einem Gestein öfters violetthüllige und rothüllige Formen vermischt vorliegen, so müssen wir auch an diesen Kollegen — dem wir übrigens für mancherlei Hilfe zu Beginn unserer Blaualgenuntersuchungen zu hohem Dank verpflichtet sind und dessen Kompetenz in Fragen der Algologie wir hoch schätzen — die Frage stellen, ob er in den Fällen, auf die er sich beruft, die Reaktion des den Fels benetzenden Wassers bestimmt habe. Es scheint uns wahrscheinlich, daß in solchen Fällen eben, wie wir dies in unserm Untersuchungsgebiet vielfach konstatierten, die Reaktion im Bereiche des Umschlagspunktes des Gloeocapsins lag. Dann können violett und rot gefärbte Hüllen nebeneinander vorliegen. Eine Bestimmung der Reaktion ist, namentlich bei nur gelegentlicher Anhandnahme der Frage, vielfach nicht leicht, ganz einfach deshalb, weil wochenlang der betreffende Wuchsort nicht benetzt wird. Wenn die Beobachtung aber zur Kritik der Ergebnisse einer eingehend geführten Untersuchung herangezogen wird, so sollte eine solche Prüfung doch wohl versucht werden.

Ähnliche Fälle kennen wir ja auch aus manchen Formenkreisen von Blütenpflanzen. So blühen z. B. die Garten-Hortensien je nach dem Willen des Gärtners rot oder blau, wenn dieser nur den Boden in entsprechender Weise herrichtet. Ja, es liegt in seiner Hand, ein und dieselbe Pflanze zu zwingen, auf der einen Seite ihres Laubwerks einheitlich rote, auf der andern Seite dagegen einheitlich blaue Blüten auszubilden, indem er die eine Hälfte des Wurzelstockes in einem für « Rot », die andere Hälfte in einem für « Blau » hergerichteten Boden sich verwurzeln läßt, wobei durch eine Trennungswand innerhalb des Versuchstopfes die beiden Hälften der Wurzelsphäre voneinander getrennt werden (Demonstration der Eidg. Versuchsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil, anläßlich der Schweizerischen Landesausstellung

1939 in Zürich). Nun kommt es, wie uns der Direktor dieser Versuchsanstalt, Herr Prof. Dr. F. Kobel, mitteilte, oft genug vor, daß der Gärtner in seinem Bemühen, einheitlich rote oder einheitlich blaue Hortensien heranzuziehen, insofern einen Mißerfolg erleben kann, als ihm, ausgehend von einem genetisch einheitlichen Pflanzenmaterial, mitten unter roten auch violett blühende Individuen aufgehen. Dies ist dann der Fall, wenn die die rote bzw. violette Blütenfarbe auslösende Reaktion des Substrats im Bereiche des Umschlagspunktes für die Bildung der roten bzw. der blauen Modifikation des betreffenden Anthocyans liegt. Die Unterschiede in der Reaktion können in solchen Fällen kleiner sein, als wie wir sie mit unsern Bestimmungsmethoden zu erfassen vermögen.

Gleichzeitig rote und blaue Blüten an ein und demselben Individuum beobachteten wir vielfach auch bei *Myosotis*-Arten, z. B. bei *Myosotis palustris* und *Myosotis Rehsteineri* (vom Bodensee) sowie bei verschiedenen Kulturprimeln. Meist blühen diese rot auf und blau ab. Dabei handelt es sich um genetisch einheitliches Material. Wir wüßten darum derartige unterschiedliche Blütenfarbe nicht anders zu erklären als durch eine außerordentlich geringe Verschiedenheit der Reaktion im Zellsaft der Blütenblätter, deren pH-Wert im Bereiche des Umschlagspunktes des betreffenden Anthocyans liegen dürfte.

Mögen auch bei den Blütenflanzen die Verhältnisse nicht ganz so einfach liegen wie bei den einzelligen (koloniebildenden) Blaualgen und mögen auch die in Frage stehenden Farbstoffe verschiedener Art sein, so zeigen die genannten Beispiele doch, daß im Bereiche des Umschlagspunktes des betreffenden Blütenfarbstoffes außerordentlich geringe pH-Unterschiede genügen können, um im einen Fall rote, im andern Fall violette bzw. blaue Blütenfärbung zu bewirken und daß auf kleinstem Raume, ja an ein und demselben Individuum beiderlei Färbungen vorkommen können.

Den Anstoß zu unserm Versuch, die rote bzw. violette Hüllenfärbung durch die Reaktion des Substrates zu erklären, ging ja gerade von einem Material aus, in dem blaue und violette Farbtöne durch alle mittleren Farb-Nuancen verbunden waren, so daß es vielfach nicht möglich war, eine Kolonie als rot- bzw. als violetthüllig zu erklären. Dabei wiederholen wir, daß die Beeinflussung des Hüllenpigments durch das den Wuchsort der Alge benetzende Wasser nicht unbedingt eine unmittelbare sein muß; sie kann auch auf indirektem Wege erfolgen. Der Anstoß zur Rot- oder Violettfärbung der Hüllen müßte trotzdem in irgendeiner Weise auf die Reaktion des Substrates zurückgeführt werden.

Es wird sich bei *Gloeocapsa sanguinea* mit der Abhängigkeit der Hüllenpigmentierung vom pH-Wert des Biotops wohl ähnlich verhalten wie mit derjenigen der Thallusfarbe einer Reihe von Blaualgen, die der sogenannten rotbunten Tiefenbiozönose angehören. Unter dem Einfluß geschwächten und (durch Absorption im Wasser) filtrierten Lichtes verändern die betreffenden Cyanophyceen ihre Lagerfarbe (chromatische Adaptation), und die Entdecker dieser interessanten Microphytengesellschaft, L. Geitler und F. Ruttner (1935, S. 587—602), schreiben die charakteristische Rotfärbung der Algenlager den speziellen Lichtverhältnissen im Biotop zu.

Dies hindert nun freilich nicht, daß nicht nur verschiedene Arten sich gegenüber der Intensität und der Qualität des Lichtes unterschiedlich verhalten, sondern daß nicht einmal alle Angehörigen ein und derselben Art dem von den Autoren festgestellten Prinzip gehorchen. « Selbst ein und dieselbe Art kann an einem Fundort sehr verschiedene Färbungen aufweisen. So wurden braunviolette, rote und dunkelblaugrüne *Pleurocapsa,* rote und stahlblaue *Croococcopsis* beieinander beobachtet. Die Ursache dieser Erscheinung kann einerseits in der verschiedenen Adaptationsfähigkeit der einzelnen Individuen, anderseits in einem verschiedenen Lichtgenuß begründet sein. Die Mosaike sind ja dreidimensional entwickelt, die tiefer gelegenen Individuen erhalten Licht von anderer Intensität und auch von anderer Zusammensetzung als die oberflächlichen.» (Geitler und Ruttner, l. c. S. 601.) Die genannten Autoren nehmen also zu genau derselben Erklärung Zuflucht, um das unterschiedliche Verhalten einzelner Individuen einer Art verständlich zu machen, die auch wir anwenden, um zu erklären, daß im pH-Bereiche des Umschlagspunktes des Gloeocapsins rot- und violettpigmentierte Lager nebeneinander vorhanden sein können.

Wie aus dem weiter oben angeführten Zitat Geitlers ersichtlich ist, teilt dieser Autor unsere Auffassung, nach der die Intensität der Hüllenfärbung abhängig sei von der Belichtung, die Dicke der Hüllen von der Feuchtigkeit, und daß die Schichtung der Hüllen mit dem Lebensrhythmus der Zellen in Beziehung stehe. Er hat, wenigstens was die Intensität der Hüllenfärbung anbetrifft, diese Auffassung in seinen Werken vielfach vertreten. Doch finden wir auf Schritt und Tritt in der Artsystematik der Blaualgen, insbesondere der *Gloeocapsa*-Arten, daß diese variablen Verhältnisse als Artmerkmale zur Trennung von Arten, ja sogar von Gattungen, beibehalten werden, selbst wenn außer ihnen keine anderen wirklich konstanten Merkmale eine Trennung verlangen oder erlauben. In solchen Fällen, und dazu scheinen uns unbedingt die von uns genau untersuchten und auf Grund der dabei erzielten Ergebnisse zusammengelegten Arten : *Gloeocapsa san-*

guinea, Gl. magma, Gl. Ralfsiana und *Gl. alpina* zu gehören, glauben wir, diese K o n s e q u e n z aus unseren Befunden ziehen zu müssen.

Wenn G e i t l e r den Algologen den Rat gibt, « diese Variabilität nur richtig zu verstehen und entsprechend zu berücksichtigen », so sind wir seiner Auffassung und glauben, eben diese Art der Betrachtung auch konsequent befolgt zu haben.

7. Kapitel

Weitere Untersuchungen über die Systematik von Gattungen und Arten aus verschiedenen Formenkreisen

a) Der Formenkreis von Scytonema-Petalonema

Nachdem sich gezeigt hatte, daß die « scytonemoide » und die « petalonemoide » Ausbildung der Scheiden an ein und demselben Faden vertreten sein kann, lag es nahe, den systematischen Wert dieses Merkmals einer eingehenden Prüfung zu unterwerfen, die Konstanz bzw. Veränderlichkeit der Scheidenbreite bei einigen Arten in Abhängigkeit von den ökologischen Gegebenheiten des Wuchsortes zu prüfen. (Vgl. S. 175.)

In der oben erwähnten Studie verglichen wir je einen extrem stark und einen extrem schwach benetzten Algenstandort auf die Art der Ausbildung des jeweils vertretenen *Scytonema*-Materials. Alle unsere Untersuchungen im Gelände hatten uns gelehrt, daß an trockenen Wuchsorten weithülliges *Scytonema* oder gar *Petalonema* umsonst gesucht werden. Umgekehrt können wir mit Sicherheit erwarten, an einem Wuchsort hohen Benetzungsgrades *Scytonema* mit weit abstehenden Scheiden und echte *Petalonema*-Formen zu treffen, und wir würden auf das höchste überrascht sein, hier Formen mit eng anliegenden, zähen Scheiden zu finden. Versuchen wir die *Scytonema*-Lager eines extrem trockenen Wuchsortes auf dem nackten Gestein, wie wir ihn z. B. auf den senkrechten Kalkwänden am Lac de Barberine vor uns hatten, systematisch zu fassen, so gelangen wir in der Bestimmung der Arten zu *Scytonema myochrous* oder zu *Sc. crustaceum.*

Bei genauem Zusehen erkennt man nun, daß diese beiden Algen in typischer Ausbildung auf ökologisch verschiedenartigen Wuchsorten der Gesteinsoberfläche anzutreffen sind : *Scytonema crustaceum* an Stellen extremer Trockenheit, also solchen, die nur zur Zeit der Niederschläge benetzt werden, während *Sc. myochrous* auf Standorte angewiesen ist, die noch während längerer Perioden nach Regenfällen durch Sickerwasser aus Spaltfugen und Rissen des Gesteins naß oder feucht erhalten bleiben. Solche Standorte können dicht nebeneinander und u. U. nur wenige Millimeter voneinander entfernt liegen. Die lokalen Lebens-

bedingungen und das Mikroklima sind darum nur durch eingehende Betrachtung der Verhältnisse an Ort und Stelle zu erfassen.

Nun überwiegen aber in unserm *Scytonema*-Material an Zahl diejenigen Lager, die weder die charakteristischen Merkmale von *Scytonema myochrous* noch von *Sc. crustaceum* zeigen. Weder weisen ihre Fäden deutliche offene Doppelverzweigungen noch deutliche geschlossene Scheifenbildungen auf. Beiderlei Arten der Verzweigung können auch auf geringe Entfernung hin an ein und demselben Fadenstück verwirklicht sein. An diesen Lagern erscheinen also die Merkmale der beiden Arten in einer eigentümlichen Mischung, die bald mehr nach der einen, bald mehr nach der andern Seite hinweist. Solche Entwicklungszustände sind vornehmlich an Stellen auf dem Gestein zu finden, die in ihrem Mikroklima, inbesondere in ihren Feuchtigkeitsverhältnissen zwischen denjenigen der typischen Standorte von *Sc. myochrous* bzw. *Sc. crustaceum* liegen.

Es drängte sich uns darum die Vermutung auf, daß die spezielle Ausbildung der Fäden und ihrer Verzweigungen durch den Feuchtigkeitsgrad des Wuchsortes bedingt und daß in den beiden Spezies die extremen Entwicklungszustände einer und derselben, aber unter verschiedenen Feuchtigkeitsverhältnissen herangewachsenen Art erfaßt sein könnten.

Was nun nach der Auffassung der klassischen Blaualgensystematik die beiden Arten wesentlich voneinander unterscheidet, ist die Art der Fadenverzweigung (offene Doppelverzweigung bei *Scytonema myochrous,* geschlossene Schleife bei *Scytonema crustaceum*) und der durch sie bedingte Habitus des Lagers.

Wir haben nun versucht, die Bildung offener Doppelverzweigungen bzw. geschlossener Schleifen aus den ökologischen Verhältnissen des Standorts heraus zu erklären. Dabei ließen wir uns von folgenden Überlegungen leiten :

Es ist zu erwarten und läßt sich auch jederzeit an frischem Material nachweisen, daß fädige und kugelige Blaualgen um so derbere, zähere Scheiden und Hüllen ausbilden, je trockener der Standort ist. Umgekehrt ist die Gallerte um so weicher, lockerer und plastischer, je weniger Trockenperioden die Alge im Laufe ihrer Entwicklung ausgesetzt war. Verzweigungen, offene, doppelte sowie geschlossene Schleifen nehmen ihren Ausgangspunkt an Stellen interkalarer Zellteilung, also in Fadenteilen, deren Zellen nach einer Periode der Ruhe zu einem Meristem werden. Durch die Teilung und das Wachstum solcher Zellen entstehen im Innern des Fadens Druckwirkungen, die Stauchungen der Trichome zur Folge haben. Ist die Gallertscheide weich und plastisch, so gibt sie eine Zeitlang dem Druck des sich hochwölbenden Trichoms nach und

schmiegt sich ihm an; nach einiger Zeit aber wird die gestauchte Schleife des Zellfadens die Scheide durchstoßen und schließlich an ihrem Scheitel auseinanderbrechen. Durch Apposition neuer Schichten und durch Intususception werden die beiden Trichome der Verzweigung neue Fadenscheiden aufbauen, die zunächst noch dünner sind als diejenigen des Hauptfadens; schließlich aber werden sie in Dicke, Konsistenz und Färbung nicht mehr stark verschieden sein. In dieser Weise erfolgt die Bildung der für *Scytonema myochrous* charakteristischen offenen Doppelverzweigungen.

Gibt nun aber die Fadenscheide infolge ihrer zähen Konsistenz dem innern Druck des gestauchten Zellfadens nicht nach, so bleibt die Stauchung als geschlossene Schlinge erhalten, und es ergeben sich Bilder, wie sie für *Scytonema crustaceum* charakteristisch sind. Die Zähigkeit oder Druckfestigkeit der Scheide entscheidet also über die Entstehung von geschlossenen Schlingen oder offenen Doppelverzweigungen an den Stellen interkalaren Wachstums. Die Zähigkeit und Plastizität der Gallerte aber ist abhängig vom Benetzungsgrad des Wuchsortes. Hohe Trockenheit verursacht besonders zähe Scheiden, die einen hohen Druck von innen heraus auszuhalten vermögen, und die Folge davon ist die Bildung von geschlossenen Schleifen statt von offenen Verzweigungen der Fäden. Auf diese Weise lassen sich *Scytonema myochrous* und *Scytonema crustaceum* als verschiedene Zustandsformen einer und derselben Spezies und demnach als genetisch zusammengehörig erklären. Die bisherige Art *Scytonema crustaceum* stellt als *status crustaceus* die Entwicklungsform extrem trockener Standorte des an mittelfeuchten Stellen typisch ausgebildeten *Scytonema myochrous* dar.

Nun wechseln an den Wuchsorten auf dem Gestein im Laufe eines Jahres und im Laufe mehrerer Jahre längere und kürzere Regen- und Trockenperioden miteinander ab. Das Wachstum der Algen aber ist in Abhängigkeit von diesen Verhältnissen bald langsamer und bald rascher. So ist es nicht zu verwundern, daß, wie wir dies in einem frühern Kapitel beschrieben, an ein und demselben Thallus und an verschiedenen Stücken desselben Fadens bald zähe, druckfeste, bald weiche, plastische Scheiden gebildet werden und daß demgemäß bald geschlossene Schlingen, bald offene Doppelverzweigungen entstehen müssen. Es gelangen dann Lager zur Entfaltung, bei denen die Artmerkmale von *Scytonema myochrous* und von *Scytonema crustaceum* vereinigt sind, wie wir sie weiter oben beschrieben haben.

Betrachten wir nun im Gegensatz zu dem bisher besprochenen Material eines extrem trockenen Standorts eine *Scytonema*-Probe von einer feuchten oder dauernd nassen Wuchsstelle, so suchen wir darin *Scytonema crustaceum* umsonst. Hier herrscht *Scytonema myochrous* in

typischer Ausbildung, d. h. in langfädigen Lagern mit deutlichen, offenen Doppelverzweigungen fast unumschränkt. Seine Scheiden sind weicher, plastischer, im allgemeinen auch breiter als am trockenen Standort. Sind sie einigermaßen intensiver Belichtung ausgesetzt, so erscheinen sie hier wie dort ziemlich tief braun gefärbt und deutlich geschichtet, während Fäden und Fadenteile, die (z. B. im Innern größerer Lager oder in Felsspalten) dem Lichte mehr oder weniger vollständig entzogen heranwuchsen, farblose und gleichzeitig ungeschichtete Scheiden aufweisen.

Sehr häufig finden wir am dauernd benetzten Wuchsort mit *Scytonema myochrous* vergesellschaftet *Petalonema alatum*, also Lager von unzweifelhaft scytonemoidem Typus, bei denen aber die Zellfäden in breite, weit abstehende, meist deutlich geschichtete und trichterförmig ineinander greifende Scheiden eingeschlossen sind.

Wie wir nun am trockenen Standort alle Übergangsformen zwischen *Scytonema myochrous* und *Scytonema crustaceum* fanden, so lassen sich auch zwischen diesen beiden Formen des nassen Standorts, also typischem *Scytonema myochrous* und typischem *Petalonema alatum*, meist alle Übergangs- und Zwischenformen erkennen : Fäden, deren Scheiden zu dick sind, um als *Scytonema myochrous*, aber zu dünn, um als *Petalonema alatum* gewertet zu werden, und auch hier drängte sich die Vermutung auf, daß die Weite und spezielle Ausbildung der Fadenscheiden nicht konstant, sondern von den besonderen ökologischen Verhältnissen des Standorts, in unserm Falle vom Feuchtigkeitsgrad, abhängig sei. Nach dieser Auffassung wären also die für *Petalonema* charakteristischen, weit abstehenden Gallertscheiden der Ausdruck der andauernd hohen Feuchtigkeit des Wuchsortes, während dieselbe Spezies an einer weniger feuchten Stelle enger anliegende, dünnere Scheiden zur Entwicklung brächte.

Dabei wollen wir gerne die Möglichkeit einräumen, daß es nicht der hohe Benetzungsgrad allein ist, der die Weite der Gallertscheiden bestimmt. Mit ihm können noch andere, von uns bisher nicht erkannte Faktoren mit im Spiele sein. Dem hohen Feuchtigkeitsgrad des Wuchsortes aber scheint uns eine entscheidende Bedeutung dabei zuzukommen.

Nachdem wir eine große Zahl von Algenproben, in denen typisches *Scytonema myochrous* und typisches *Petalonema alatum* vermischt vorlagen, durchgesehen hatten, fanden wir ein Material, an dem sich die Richtigkeit dieser Vermutung einwandfrei nachweisen ließ. Diese Probe wurde Ende August 1941 an einem Kalktuff in der Talschlucht bei Moutier im Berner Jura gesammelt. Kleine Felsköpfe und -zacken, auf die dauernd Wasser abtropfte, waren mit einem dichten, dunkelbraunen Polster eines ziemlich reinen Bestandes von *Scytonema myochrous* überzogen.

Bei der Durchsicht zahlreicher Proben ließ sich nachweisen, wie die fein trichterförmig geschichteten und dem zentralen Trichom eng anliegenden Scheiden an manchen Stellen des Fadens sich auflockern und ausweiten. Dieses Auseinandertreten der Lamellen und die damit verbundene Verbreiterung der Scheiden schreitet in basipetaler Richtung fort, so daß an ein und demselben Faden an der einen Stelle die Merkmale echten *Scytonema myochrous,* an einer andern Stelle dagegen deutliche Übergänge nach *Petalonema* hin auftreten. Die Aufblätterung und

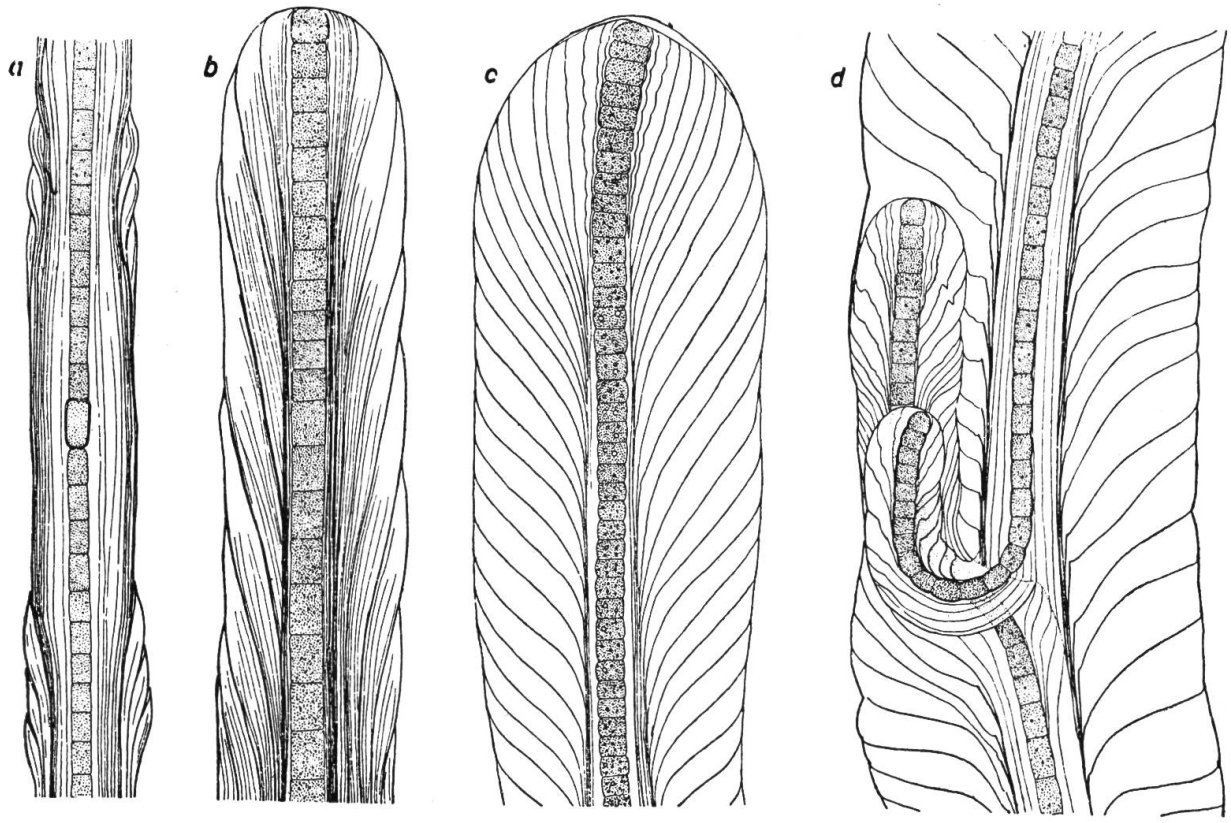


Abb. 35
Die Variabilität in der Ausbildung der Fadenscheide bei *Scytonema myochrous* an dauernd benetzten Wuchsorten. *a)* Mittelstück eines Fadens mit Beginn der Aufblätterung der Lamellen, *b)* und *c)* Fadenenden mit petalonemoider Ausgestaltung der Scheiden (Zwischenformen), *d)* Mittelstück eines Fadens echt *Petalonema*-artig ausgebildet (Endzustand). Vergr. ca. 250. Aus : J a a g , 1943, Boissiera VII, S. 447

Verbreiterung der Fadenscheiden konnte durch alle Zwischenstadien hindurch bis zu den typischen Bildungen echten *Petalonema alatums* verfolgt werden.

Einige Stadien dieser Entwicklung sind in Abb. 35 dargestellt. Das Fadenstück a zeigt die erste Stufe der Auflockerung der Scheiden neben Stellen, die noch echt scytonemoid geblieben sind, b gibt ein etwas weiter fortgeschrittenes Übergangsstadium wieder. Bei c und vollends bei d hat die Auflockerung einen echt petalonemoiden Zustand erreicht.

Unser Material liefert also den Beweis, daß die Weite und Ausgestaltung der Fadenscheide bei *Scytonema myochrous* außerordentlich verschiedenartig sein und alle Zwischenstufen zwischen der einerseits für *Scytonema myochrous* und anderseits für *Petalonema alatum* typischen Ausbildung durchlaufen kann.

Solche oder ähnliche Bilder treten nie in Materialien in Erscheinung, die an dauernd trockenen oder nur zwischen längeren Trockenperioden benetzten Wuchsorten zur Entwicklung gelangten, und es liegt nahe, die Auflockerung der Scheiden auf den hohen Benetzungsgrad, d. h. den andauernd naß oder doch feucht liegenden Standort zurückzuführen. Diese Auffassung findet eine Stütze in der immer zu beobachtenden Tatsache, daß in einem Material dauernd benetzter Wuchsorte auch andere Blaualgen auffallend weite Hüllen ausbilden. Dies trifft in besonderem Maße zu für die *Gloeocapsa-* und *Gloeothece,* aber auch für die *Nostoc-* und *Chroococcus*-Arten, die in den meisten Fällen *Scytonema myochrous* bzw. *Petalonema alatum* mehr oder weniger reichlich beigemischt sind, und die darin immer in äußerst weithülliger Form vertreten sind (Abb. 36). Zeigt das Substrat eine saure Reaktion (pH unter 6,5), so liegt *Gloeocapsa Ralfsiana* mit rotgefärbter Gallerte vor; reagiert das das Gestein benetzende Waser dagegen neutral oder alkalisch (pH über 6,5), so tritt die entsprechende violette Modifikation auf. Auch *Gloeocapsa nigrescens* Näg. sowie die gelbhülligen *Gloeocapsen,* insbesondere *Gloeocapsa Kützingiana,* erscheinen in solchen Materialien in weit abstehenden Hüllen. Diese Auflockerung und Erweiterung der Lagergallerte, der Hüllen und Fadenscheiden, ist also eine ganz allgemeine Erscheinung und eine Auswirkung des hohen Benetzungsgrades des Standorts.

Es stellt sich nun die Frage, ob wir die beschriebenen, ausgesprochen petalonemoiden Entwicklungsstadien unseres *Scytonema myochrous* mit *Petalonema alatum* Berk. identifizieren dürfen, oder ob neben ihnen diese Spezies aufrechterhalten werden müsse. Dem Versuch, alles, was unter der Bezeichnung *Petalonema alatum* zusammengefaßt wird, in die Spezies *Scytonema myochrous* einzubeziehen, stellt sich zunächst ein Hindernis in den Weg, indem die für die beiden Arten angegebenen Werte der Zell- und Trichombreite nicht miteinander übereinstimmen. Wie wir weiter oben sahen, sind für *Scytonema myochrous* 6—12 μ angegeben. Für *Petalonema alatum* dagegen lautet die Angabe : 9—15 μ. Wenn auch diese Maße nicht weit auseinandergehen und sich stark überschneiden, so darf der Unterschied in seiner Bedeutung doch nicht unterschätzt werden bei einem Merkmal, das als weitgehend artspezifisch angesehen wird. Prüfen wir ein *Petalonema alatum*-Material mit Hinsicht auf die Zell- und Trichombreite, so sehen wir, daß sie inner-

halb ein und desselben Lagers nicht geringen Schwankungen unterworfen ist. Sie kann in meristematischen Fadenteilen, namentlich an Fadenenden, den doppelten Betrag der Zellbreite ruhender Trichome

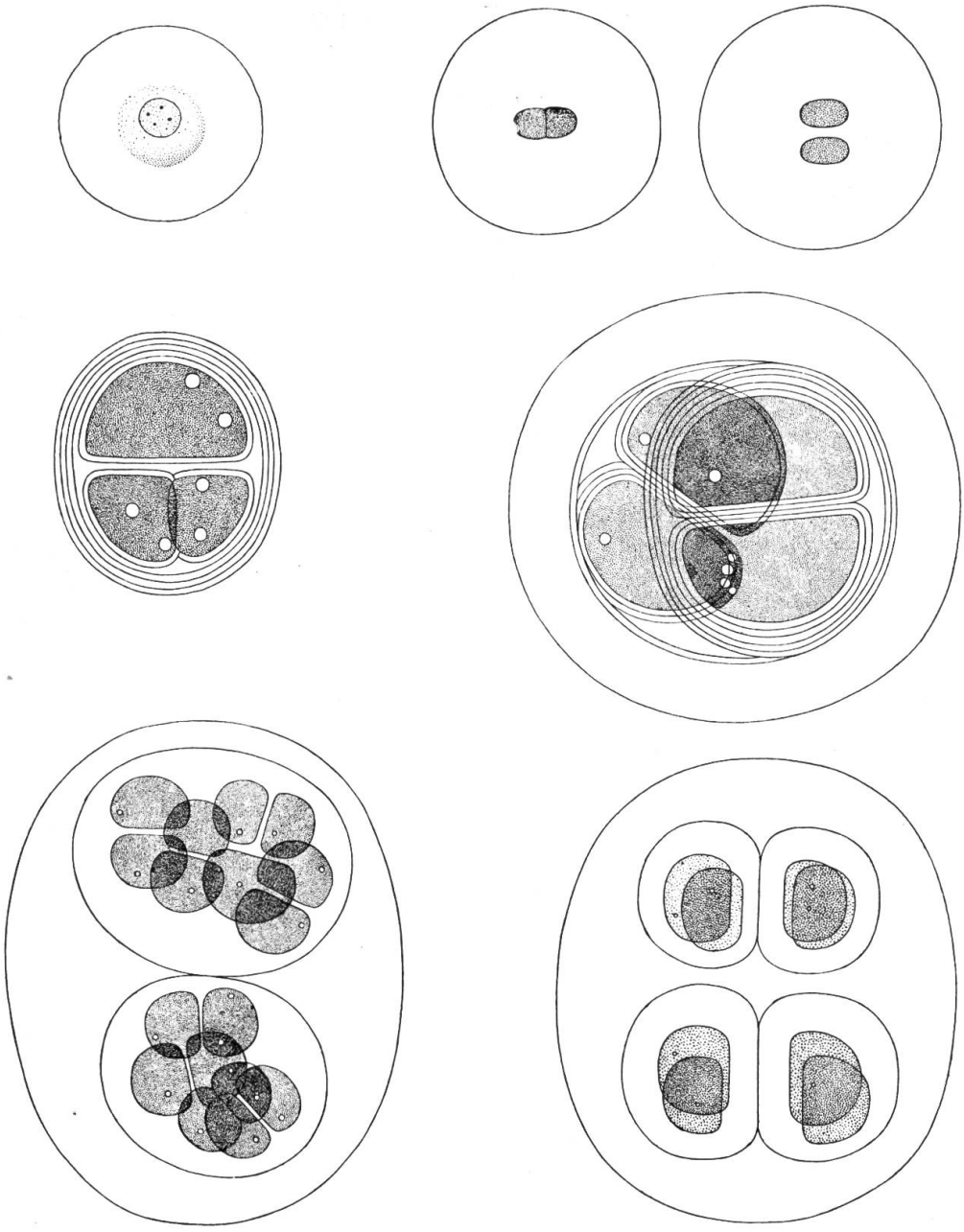


Abb. 36
Begleitformen des *Scytonema myochrous,* status *Petalonema. a) Gloeocapsa sanguinea,* st. *col. Ralfsianus, b) Gloeothece,* st. *simplex, pallidus, Ralfsianus, c—f) Chroococcus sp.* Alle Formen zeigen auffallend weite Gallerthüllen

erreichen. Diese Sachlage steht in scharfem Gegensatz zu anderen *Hormogonales* wie *Oscillatoria* usw., bei denen solche Schwankungen außerordentlich gering sind. Zieht man weiterhin noch die Möglichkeit in Be-

tracht, daß eine oder beide der in Frage stehenden Arten auf Grund getrockneten Materials beschrieben wurden, also nach einer Methode, auf der sehr viele Diagnosen von Blaualgen beruhen und die durchaus unzuverlässige Werte liefert, so erscheinen die Unterschiede, die nach den Angaben in der Literatur in der Zellbreite der beiden Arten bestehen sollen, eher gering.

Zahlreiche Messungen an lebenden Materialien erwecken uns den Eindruck, daß der für *Petalonema alatum* mit 9—15 μ angegebene Wert als Mittel zu hoch sei. In unsern, an vielen Lokalitäten im Schweizerland herum gesammelten und lebend untersuchten Materialien liegt die Zell- und Trichombreite ruhender, also nicht in Zellteilung begriffener Fadenteile zwischen 7—10 μ und deckt sich praktisch vollkommen mit dem für *Scytonema myochrous* angegebenen Wert der Zellbreite. In den meristematischen Teilen der Fadenenden können die Zellen freilich wesentlich breiter werden und den angegebenen Wert von 15 μ erreichen. In Abbildung 35 c tritt die Zunahme der Trichombreite am Fadenende deutlich in Erscheinung; überdies zeigt im ruhenden (nicht meristematischen) Fadenstück der Abbildung 35 d die Zellbreite einen wesentlich geringeren Wert als in den beiden apikalen Meristemen, die in Abbildung 35 b und c dargestellt sind.

Vergleichen wir die übrigen Merkmale, die in den Diagnosen für *Scytonema myochrous* einerseits und *Petalonema alatum* anderseits festgelegt sind, so sehen wir, daß sie in keinem wesentlichen Punkt verschieden sind. So steht nichts im Wege, *Petalonema alatum* Berk. als eine durch dauernde Benetzung des Wuchsortes verursachte Modifikation von *Scytonema myochrous* aufzufassen.

Da unter den drei Bezeichnungen : *Scytonema myochrous* (Dillw.) Ag., *Scytonema crustaceum* (Ag.) Kirchn. und *Petalonema alatum* Berk. der ersten, aus dem Jahre 1812 (C. A. A g a r d h , S. 38) stammend, die Priorität zukommt, soll die Alge in der neuen Umgrenzung unter der Bezeichnung *Scytonema myochrous* (Dillw.) Ag. emend. Jaag fortbestehen und nach unserer Auffassung alles einschließen, was bisher begründetermaßen unter den Spezies *Scytonema crustaceum* (Ag.) Kirchn. und *Petalonema alatum* Berk. zusammengefaßt wurde.

Ob die übrigen, in der Gattung *Petalonema* eingeschlossenen Arten, *P. velutinum* (Rabenh.) Mig., *P. involvens* (A. Br.) Mig., *P. densum* (A. Br.) Mig. und *P. pulchrum* (Frémy) Geitler in gleicher Weise als Standortsmodifikationen von *Scytonema*-Arten betrachtet werden müssen, wodurch also die Gattung *Petalonema* einzuziehen wäre, muß noch untersucht werden. Uns scheint dies auf Grund der vorliegenden Beobachtungen wahrscheinlich; doch läßt sich darüber nichts Sicheres aus-

sagen, bevor die betreffenden Arten auf Grund lebenden Materials genau untersucht sind.

b) Cosmarium laeve Rabenh. var. Woronichinii Messikommer, nov. var.

Bei der Durchsicht unserer Algenmaterialien einer feuchten Molassewand im Tal der Sense bei Schwarzenburg begegneten wir einem *Cosmarium,* dessen Identifizierung uns nicht gelingen wollte. Wir wiesen deshalb das gesamte Material zur Begutachtung unserm verehrten Kollegen, Prof. Dr. E. Messikommer, der diesem Ansuchen in dankenswerter Weise entsprach, indem er die kritische Form einer eingehenden Prüfung und systematischen Bearbeitung unterzog, deren Ergebnis er uns zustellte. Wir möchten nicht unterlassen, diese gründliche Studie im Wortlaut, in dem sie uns vorgelegt wurde, in unsere Arbeit aufzunehmen samt einer Abbildung (36 a), die ebenfalls aus der Feder unseres Kollegen stammt.

E. Messikommer schreibt uns :

«*Cosmarium laeve Rabenh. var. Woronichinii n. var.* (syn. *Cosmarium subquadratum* Nordst. var. *minus* Woronichin).

Kleines *Cosmarium,* 1,55—1,88mal länger als breit; Zellen in der Mitte tief eingeschnürt, Sinus eng-linear, mit erweitertem Apex; Halbzellen halb-elliptisch oder halb-länglich-elliptisch bis schwach pyramidenförmig; mit gerundeten basalen Ecken, gerundeten bis leicht gestutztem Scheitel und einem öfters vorhandenen, schwer zu erkennenden grübchenförmigen Eindruck in der Mitte desselben. Seitenränder meist konvex gerundet, selten über der Mitte leicht retus. Halbzellen in der Seitenansicht eiförmig-elliptisch. Scheitelansicht leicht rhombisch-elliptisch, Achsenverhältnis 1 : 1,3—1,4. Membran dicht und regelmäßig skrobikuliert-punktiert. Chloroplasten axial, 1 pro Halbzelle mit einem zentralen Pyrenoid.

Zell-Länge durchschnittlich 29—30 μ (Extremwert 27—35 μ), Breite sehr konstant 17,5—17,9 μ, Isthmusbreite 7,5 μ (Abb. 36 a).

Die vorliegende *Cosmarien*-Form entstammt einer am 14. September 1941 gesammelten Probe ab einer überrieselten und mit *Eucladium-verticillatum*-Tuff überzogenen Molassewand aus dem Tale der Sense unterhalb des bernischen Ortes Schwarzenburg. Sie ist in der Probe sehr reichlich zugegen und findet sich vergesellschaftet mit *Cosmarium subquadratum* sowie einigen Diatomeen und Cyanophyceen. Die zur Diskussion stehende Desmidiaceen-Form ist zweifellosohne identisch mit *Cosmarium subquadratum* Nordst. var. *minus* n. var. bei Woronichin, N. N. : Beitr. z. Kenntnis der Süßwasseralgen des Kaukasus, VII : Desmidiaceae, in ‚Journal der Russ. Bot. Ges.' XI, Nr. 1—2, 1926, Text S. 71, Abb. 4, S. 85. Die betreffende Alge fand sich in Aufsammlungen

datiert vom 27. Dezember 1915 von einer triefenden Felswand beim Botanischen Garten von Tiflis, ferner in Proben ab nassen Felsen in der Umgebung des Botanischen Gartens. Es scheint sich also um eine mit Vorliebe an überrieselten Felswänden vorzukommende Desmidiaceen-Form zu handeln, die zudem ein alkalisches Milieu bevorzugt.

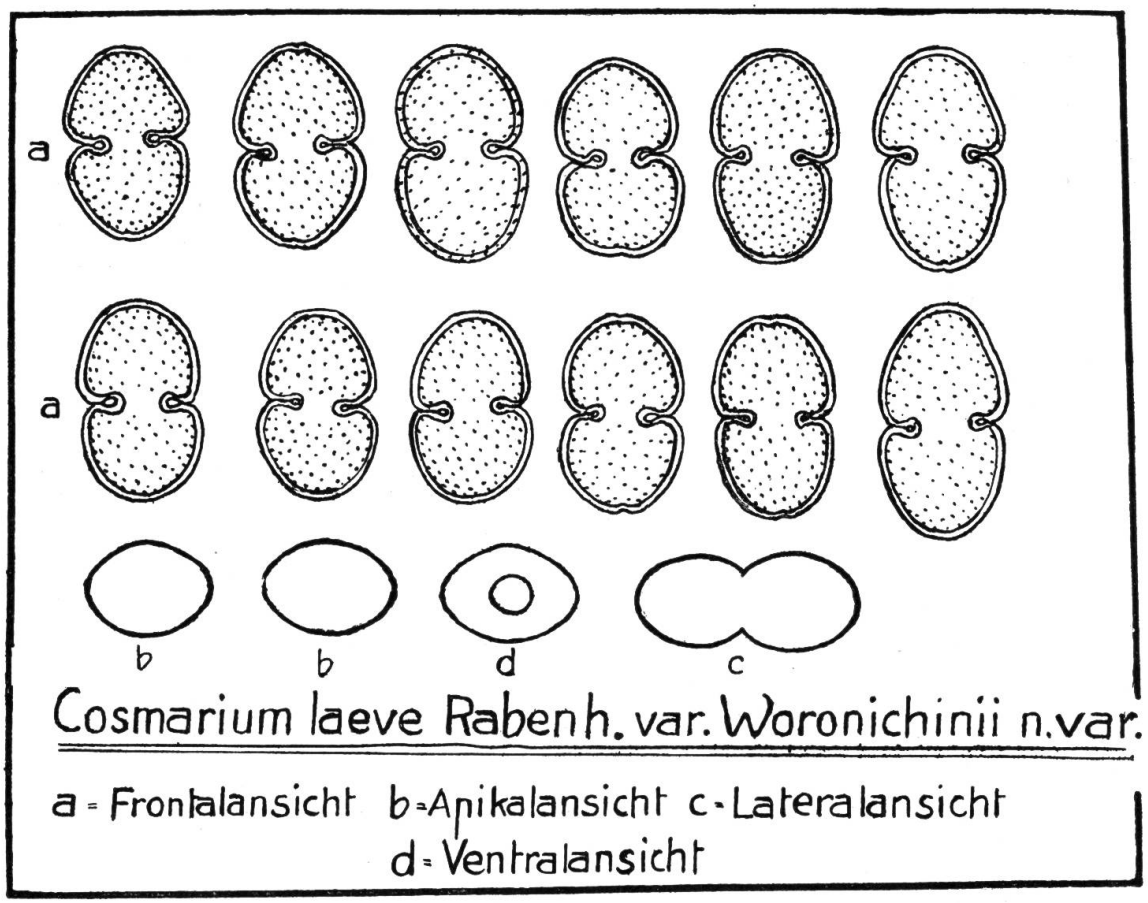


Abb. 36 a
Cosmarium laeve Rabenh. var. *Woronichinii* Messikommer.
Vergr. 800, del. Messikommer

Wir sehen uns gezwungen, die von W o r o n i c h i n vorgenommene systematische Einordnung dieser Alge zu revidieren und abzuändern. Die morphologischen Eigenschaften erlauben es nicht, daß die Alge bei *Cosmarium subquadratum* Nordst. untergebracht wird. In einem gewissen Sinne läßt sich der Entscheid W o r o n i c h i n s begreifen, wenn man berücksichtigt, daß er sich dabei in hohem Maße von der Darstellung des *Cosmarium subquadratum* Nordst. f. *minor* et *latior* usw. bei B ø r g e s e n, F., *Desmidieae* in : W a r m i n g, *Symbolae ad floram Brasiliae cognoscendam* (Vid. Meddel. fra d. naturh. Foren. i Kjobenhavn for aar 1890. Kjobenhavn 1891, S. 41, Tab. IV, Fig. 35) inspirieren ließ. Gerne geben wir zu, daß zwischen dem Novum aus Transkaukasien und dem

südamerikanischen Spezimen gewisse gemeinsame Züge vorhanden sind. Anderseits darf aber doch nicht übersehen werden, daß von einer Kongruenz keineswegs die Rede sein kann. Die Børgesensche Form ist einmal bedeutend größer (das 1½fache); ihre basalen Zellecken sind viel weniger gerundet; der Sinusapex ist zu wenig geweitet, und die Halbzellseiten sind zu wenig konvex. Schon Børgesen machte bei der Charakterisierung seiner Form auf die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen zu *Cosmarium laeve* Rabenh. und *C. pseudopyramidatum* Lund. aufmerksam. Daß in unserem Falle die zu überprüfende Form mit *Cosmarium subquadratum typicum* zusammen vorkam, mag als eigenartiger Zufall gedeutet werden. Für uns steht es fest, daß an eine Verbindung des in Frage stehenden *Cosmarium* mit *C. subquadratum* nicht im entferntesten gedacht werden kann.

Es erhebt sich nun die Frage : wo soll der Anschluß des dissidenten *Cosmarium*s gesucht werden? Wenn man die Literatur durchgeht, so begegnet man einer Reihe von Darstellungen, die den unsrigen stärker gleichen. Neben der bereits erwähnten Abbildung bei Woronichin, C. c. Fig. 4, S. 85, die sich mit einzelnen von unserer Darstellung völlig deckt, können von den wichtigsten Abbildungen noch etwa folgende angeführt werden : *Cosmarium pseudopyramidatum* Lund. f. *minor* n. f. bei Wille, N.: Bidrag till Sydamerikas Algflora I—III, Bih. K. Sv. Vet. Akad. Handl. VIII, S. 16, Taf. I, Fig. 32, ferner *Cosmarium laeve* Rabenh. bei Nordstedt, O. et Wittrock, V.: *Desmidieae* et *Oedogonieae* ab Dr. O. Nordstedt in Italia et Tyrolia collectae. K. Sv. Vet. Akad. Förhandl. 1876, Taf. XII, Fig. 4, usw.

In morphologischer Hinsicht weist unsere Form verwandtschaftliche Beziehungen zu : 1. *Cosmarium laeve* Rabenh., 2. *Cosmarium pseudopyramidatum* Lund., 3. *Cosmarium variolatum* Lund. und 4. do. var. *cataractarum* Racib. auf.

Bei Anlaß der Erörterung der Beziehungen zu *C. pseudopyramidatum* sei zunächst einmal auf die Tatsache hingewiesen, daß der Typus derselben fast doppelt so groß und in seinem Vorkommen an Standorte mit kalkarmem Wasser gebunden ist und daß des weiteren sowohl Typus wie die formae minores gestaltlich durch mehr pyramidische und am Scheitel stärker gestutzte Halbzellen von unserer Form deutlich verschieden sind. Ein Ähnliches gilt in bezug auf *C. variolatum*. Die Varietät *cataractarum* dagegen stimmt in den Umrissen ziemlich gut mit manchen gestaltlichen Prägungen unserer Form überein, doch fehlt ihr, soweit wir feststellen konnten, der Ocellus in der Halbzellmitte; ferner übertrifft sie diese um ein bedeutendes an Größe.

Nach unserer Auffassung ergeben sich am meisten Anknüpfungspunkte gegenüber *Cosmarium laeve* Rabenh. Auch Woronichin ist,

wie aus einer Bemerkung S. 72 zitierter Arbeit hervorgeht, die Ähnlichkeit zu diesem nicht entgangen. Vergleichen wir unsere Abbildungen, so findet man zwischen einzelnen von ihnen und gewissen Darstellungen bei W e s t (Monogr. Brit. Desm. III, Taf. LXXIII, wobei besonders auf Fig. 13 aufmerksam gemacht sein möge) starke habituelle Annäherung. Ein Hauptmoment für uns, das uns veranlaßt, das kritische *Cosmarium* in den Annex von *C. laeve* zu stellen, bildet die morphologische Beschaffenheit der unteren Zellecken und des Sinusapex. Die einzige belangvollere Unstimmigkeit erblicken wir im Fehlen einer eigentlichen ausgeschweiften Vertiefung am Scheitel der Halbzellen, welches Merkmal nach W e s t, l. c. pos. 101, für sämtliche Formen des Arttypus charakteristisch sein soll.

Nach diesen vorangestellten kritischen Erörterungen reihen wir die uns beschäftigende Form bei *C. laeve* Rabenh. ein. Nach Artikel 55 der Sektion 9 der Internationalen Regeln der Bot. Nomenklatur, 3. Ausgabe, 1935, sollte bei einer Transferierung einer Varietät in eine andere Gattung das ursprüngliche Epitheton des Namens beibehalten werden. Im vorliegenden Falle kann jedoch dieser Regel nicht nachgelebt werden, weil das Belassen der Bezeichnung *‚minus‘* zu irrtümlichen Auffassungen und Vorstellungen führen müßte. Die unserer Form zukommende Durchschnittsgröße der Zellen entspricht der oberen Grenze im durchschnittlichen Größenausmaß von *C. laeve*, und aus diesem Grunde mußte die Beibehaltung des Epithetons *‚minus‘ als* widersinnig und irreführend empfunden werden. Wir berufen uns in einem solchen Falle auf Artikel 62 der Nomenklaturregeln, der uns das Recht zur Abänderung des Namens nicht vorenthält. In Anerkennung der Verdienste des ursprünglichen Autors benennen wir die in eine andere Art gestellte Varietät von *C. subquadratum Cosmarium laeve* Rabenh. *var. Woronichinii.*»

III. Teil

Die Algenvegetation einzelner Gebiete

1. Kapitel

Im Gebiete der Hochalpen, der Voralpen und der Südschweiz

A. Auf silikatischen Gesteinen

1. Im Tal des Morteratschgletschers (Kanton Graubünden)

Zum Studium der Algenvegetation der Felswände eignet sich das Tal des Morteratschgletschers wie kaum ein anderes Gebiet unserer Hochalpen. Von der Talsohle, die bei der Station Morteratsch auf 1900 m ü. M. liegt, entlang den beidseitigen Hängen des Gletschertales, bis hinauf in die Gipfelzone der den gewaltigen Gletscherzirkus einrahmenden Bergriesen des Piz Palü, des Piz Bernina und des Piz Morteratsch in 3000—4000 m Meereshöhe steht der nackte Fels an in ausgedehnten, senkrecht abfallenden oder geneigten, nach den verschiedenen Himmelsrichtungen exponierten Wänden, oder in Gesteinssplittern von verschiedenster Größe, die sich vom Gebirgsmassiv loslösten und die seit verschieden langer Zeit am Berghang, oder auf dem Gletscher, oder von diesem abgesetzt, weit unten im Tal liegen. Alte, seit Jahrhunderten fast unverändert dastehende Wände wechseln ab mit solchen, von denen Felspartien sich dauernd ablösen und die daher immer aufs neue der Neubesiedelung ausgesetzt sind.

Manchenorts überragen Lärchen und Arven, hier in mehr oder weniger geschlossenen Beständen, dort einzeln stehend, die obere Kante einer Felswand, eines Felsbandes oder Felskopfes; Erdansammlungen, mit Gebüsch, Gras und Moos bewachsen, füllen natürliche Tröge, Mulden, Vorsprünge und Terrassen, Spalten und Ritzen des Gesteins aus, während an anderen Stellen die nackte und kahle Oberfläche gewaltiger Felswände der Besiedelung offen steht.

So birgt das Untersuchungsgebiet hinsichtlich der ökologischen Verhältnisse seiner Gesteinsoberflächen Algenstandorte verschiedenster Art, eine ganze Stufenleiter, die durch alle Zwischenstufen vom dauernd

benetzten zum dauernd trockenen Fels, von windgeschützten zu windgefegten Stellen, von sonndurchglühten Substraten in S-Exposition zu solchen in E-, W- und N-Lage führt, und dies in einer vertikalen Ausdehnung von weit über 1000 m (Taf. 9 a).

Geologisch liegt das Gebiet in den unterostalpinen Decken Südbündens (Err- und Berninadecke), in denen nach R. S t a u b (1934) die herzynischen Eruptivgesteine fast unumschränkt herrschen. Saure (Kalkalkaligranite und Alkaligranite) und intermediäre Gesteine (Banatite und Quarzdiorite) bilden die Hauptmasse. Daneben kommen auch basische Gesteine vor, wie Gabbrodiorite, Gabbros und Pyroxenite. Vereinzelt finden sich darunter Alkalisyenite und, als sauerste Randfacies, Quarzkeratoporphyre.

Die Reaktion des den Fels benetzenden Sickerwassers zeigt Werte von pH 5,6 bis pH 6,5.

Für die Belichtungsverhältnisse des Wuchsortes einer Vegetation ist, wie wir in einem früheren Kapitel ausführten, in erster Linie die Topographie der Landschaft, die Höhenlage und die Exposition ausschlaggebend. Demgemäß haben wir, auf das Ganze gesehen, mit einem großen Lichtreichtum im Untersuchungsgebiet zu rechnen, denn das Gletschertal ist breit und öffnet sich immer mehr, je höher wir in ihm steigen. Seine Flanken liegen deshalb während langer Dauer im Sonnenschein. Wir dürfen darum, gemessen an den für Davos und Arosa mitgeteilten Strahlungswerten, mit Jahressummen rechnen, die für die horizontale Fläche wohl 100 kgcal/cm² erreichen dürften. Auf dem um 45° nach S geneigten Hang sind die Werte noch entsprechend höher und mögen wohl bei zirka 120 Einheiten liegen. In der für Arosa angegebenen Reihenfolge wird auch im Morteratschtal der Lichtgenuß der verschiedenen Hanglagen abnehmen, und für die lichtärmste Nordwand dürften nach unserer Schätzung gegen 20 kgcal/cm² in Frage kommen.

Die meisten unserer Sammelstellen liegen im offenen Gelände, auf dem die Sonnenstrahlen ungehindert einfallen. Für sie ist daher mit Hinsicht auf den Lichtgenuß in erster Linie die Hanglage maßgebend. Wenige andere Materialien wurden unter überhängendem Fels in Grotten und Höhlen, in einem Fall auch an einer durch Strauchwerk zeitweise beschatteten niedrigen Felslehne gesammelt. Für diese Standorte kommt ein Lichtgenuß in Frage, der weit unter 20 Einheiten liegt.

Bei der Besprechung der Vegetation werden wir für jeden Wuchsort die Belichtungsstufe angeben (Stufen 6—1 unserer S. 99 gegebenen und erläuterten Einteilung), in die er gemäß seiner Höhen- und Hanglage und der Gestaltung seiner nächsten Umgebung (Beschattung durch Baum- und Strauchwerk usw.) gehört.

Hinsichtlich der Niederschlagsmengen zeigt das Untersuchungsgebiet recht beträchtliche Verschiedenheiten. Während jene mit Werten von jährlich 100—120 cm für die tiefer gelegenen Stationen, z. B. am Eingang zum Morteratschtal, für die Höhenlage von 1900 m gering zu nennen sind, befinden sich die am höchsten gelegenen untersuchten Standorte bei 3000 m und darüber, in einem regen- und schneereichen Gebiet, für welches Maurer und Lugeon eine Niederschlagshöhe von ungefähr 260 cm angeben. Von diesen höchstgelegenen bis zu den tiefstgelegenen Untersuchungsstationen werden alle Feuchtigkeitsstufen zwischen 260 und 100 cm jährlichen Niederschlages durchquert.

Nun ist aber die Menge des in der Gegend niedergehenden Wassers für verschiedene Felsflächen von durchaus unterschiedlicher Bedeutung. Sie ist unmittelbar ausschlaggebend in erster Linie für diejenigen Oberflächen, die, abgesehen von Taubildung, nur durch Niederschläge benetzt werden. Es sind dies die Oberflächen nackter Felskuppen, Felsköpfe und Felsvorsprünge und dann namentlich größere und kleinere Gesteinssplitter am Berghang und im Talgrund. Solche Flächen stehen daher in höheren Lagen, z. B. auf der Höhe des Diavolezzapasses, unter anderen Feuchtigkeitsverhältnissen als diejenigen im Rückzugsgebiet des Gletschers, das in einer Zone viel geringerer Niederschläge liegt.

Für anstehende Wände ist dagegen die Niederschlagsmenge des Standortes von weniger unmittelbarer Bedeutung, da dort die Benetzung ja in weit stärkerem Maße von dem Wassernachschub aus höher gelegenen Zonen reguliert wird durch abfließendes Regen- und Schmelzwasser und durch Sickerwasser. Der allgemeine Wasserreichtum insbesondere auch der Schnee- und Eismassen in der Gipfel- und Gletscherregion spielt für diese Art der Benetzung der Felswände eine ausschlaggebende Rolle.

Die ausgesprochene Lufttrockenheit des Untersuchungsgebietes (Rübel, 1910) wirkt sich hauptsächlich auf das nur durch Niederschläge benetzte Gestein aus durch die raschere und intensivere Trocknung des Substrates; für die Sickerwasserflächen dagegen ist sie nur dann von Bedeutung, wenn die nachgeschobene Wassermenge nicht ausreicht, um auch bei größtem Dampfhunger der Luft den Fels naß zu erhalten.

a) Die Felsvegetation

Ein Gang durch das Untersuchungsgebiet lehrt uns, daß das nackte Gestein, gleichviel ob es in mächtigen Felswänden anstehe oder in zahlreichen, größeren oder kleineren Gesteinssplittern den Talboden bedecke, eine reiche Vegetation trägt. Wenn manche Flächen davon frei sind, so lassen sich meist die Gründe für diese Vegetationslosigkeit leicht

erkennen. So kann, vorab in der Gipfelregion, die rasche mechanische Erosion eine Besiedelung verhindern; an überhängenden Felsen und in Grotten und Höhlen können dauernde Trockenheit und Lichtmangel dafür verantwortlich sein; im Bergbach ist es die Scheuerwirkung der Geschiebe, am Gletscherrand der kurze Zeitraum, während dessen der Fels vom abschmelzenden Eis freigelegt war.

Die Vegetation des Gesteins zeigt sich in verschiedener Form. Am auffallendsten tritt sie uns in den sogenannten « *Tintenstrichen* » entgegen, jenen dunkeln Bändern, die, namentlich auf kristallinen Gesteinen der Alpen, an den Wänden herablaufen, vielfach von zuoberst bis zuunterst, viele Meter lang und breit, oft aber auch schmal und kurz, an Schichtfugen des Gesteins unterbrochen und unterhalb derselben, seitlich verschoben, wieder weiterlaufend. Tintenstriche können auch mitten in der Felswand entspringen, sich nach unten hin in zahlreiche schmale Bänder auflösen und allmählich wieder auslaufen. Sie können aber auch auf dauernd benetzten Flächen fehlen, nämlich dann, wenn sich Gesteinspartien von der Wand loslösten (z. B. durch Abschalung) und die Zeit für die Neubesiedelung noch zu kurz war.

Der Bergsteiger nennt die Tintenstriche « Wasserstreifen », der Kletterer meidet sie; denn er weiß, daß dort das Gestein glitschig, schlüpfrig und darum gefährlich ist. Diese Glitschigkeit rührt von der Vegetation her, insbesondere von den gallertigen Lagern ungezählter Blaualgen, die in ihrer Gesamtheit als eine dunkle, vielfach schwarze Schicht von 1—2 mm Dicke sichtbar ist. Im feuchten Zustand läßt sie sich leicht abnehmen; trocken aber haftet sie als feinste Kruste derart fest auf der Felsoberfläche, daß vielfach alle Mühe, sie abzuheben, umsonst ist. Meist sind die Tintenstriche seitlich scharf begrenzt. Sie zeichnen das Gebiet des Sickerwassers ab, durch welches das Areal der Algenvegetation bestimmt wird (Taf. 9 b).

Tintenstriche von besonders schöner und charakteristischer Ausbildung finden sich im Gebiet der Bernina in allen Höhenlagen zu beiden Seiten des Gletschertales, aber auch an den steilen Wänden des Piz Morteratsch, der Isla Pers und, bis in Höhen von über 3000 m, am Piz Boval. In anderen Untersuchungsgebieten durch die ganze Alpenzone, im Gipfelgebiet der Jungfrau z. B. bis in die Höhe von 4000 m, aber auch im Jura und im Molasseland werden wir Tintenstriche oder ähnliche Erscheinungen in größter Mannigfaltigkeit reichlich vorfinden.

Das Verbreitungsgebiet der Gesteinsalgen erschöpft sich nun nicht in den Tintenstrichen. Auch jede Wasseransammlung, gleichviel ob Gletscher- oder Bergbach, Tümpel oder Pfütze, birgt Algen in reicher Zahl, wenn auch, wie wir sehen werden, die Artenzusammensetzung an so

verschiedenen Wuchsorten recht verschieden und für die ökologischen Verhältnisse des jeweiligen Standortes charakteristisch ist.

Außerhalb der Tintenstriche, also an jenen Stellen der Felswand, welche nicht von Sickerwasser, sondern außer der Taubildung nur von Regen und Schnee und rasch abfließendem Schmelzwasser benetzt werden, ist das Areal der Flechten. Diese sind es, welche den nackten Fels der breiten Felsrücken, Rundhöcker, der kleinen Felsköpfe, Felszähne und der Gesteinssplitter am Berghang und im Tal besiedeln.

In Ritzen und Vertiefungen, in denen wenig Detritus, vom Winde angeweht, liegen bleibt, gesellen sich zu ihnen Moose und, wenn die Vertiefungen und Spalten groß genug und mit einer genügenden Menge von Erdreich ausgefüllt sind, auch Gräser, Weiden und Polsterpflanzen, ja schließlich Sträucher und Bäume. Von dieser Vegetation der Spaltenpflanzen soll in der vorliegenden Arbeit nicht die Rede sein, da sie nicht dem eigentlichen Lebensraum der nackten Felswand angehört, sondern, in Erde wurzelnd, unter ganz anderen ökologischen Verhältnissen steht.

Was also die Vegetation der eigentlichen Lithophyten (Felshafter nach Schröter, Felsaufwohner und Felsinwohner nach Bachmann) anbetrifft, lassen sich in diesem ersten Untersuchungsgebiete der Bernina mit aller Deutlichkeit zwei durch ihre ökologischen Verhältnisse und dementsprechend durch ihre Vegetation durchaus verschiedene Zonen erkennen und unterscheiden :

1. die Zone der Algen: das Gebiet hoher Benetzungsgrade umfassend (Tintenstriche, Sickerwasserstreifen, Abflußbahnen von Regen- und Schmelzwasser);
2. die Zone der Flechten: trockene, nur von Niederschlägen oder unbedeutenden und nur kurze Zeit dauernden Abflüssen von Regen- und Schmelzwasser und von Tau benetzte Stellen bedeckend (Scheitelflächen von Felsmassiven, Felsköpfe und -vorsprünge, Gesteinssplitter usw.).

Im allgemeinen sind diese beiderlei Areale auf dem Gestein voneinander ziemlich scharf getrennt und berühren oder vermischen sich nur in der durch mittlere Benetzungsgrade ausgezeichneten, zwischen ihnen liegenden Grenzzone.

b) Verschiedene Benetzungsstufen

Wie die Art und die Dauer der Benetzung einer Felsfläche darüber entscheiden, ob sich Algen oder Flechten darauf einstellen werden, so lassen sich innerhalb der beiden Areale in den ökologischen Verhältnissen noch weitere Abstufungen und diesen entsprechend auch Verschiedenheiten in der ihnen charakteristischen Vegetation erkennen. Sind es

im trockeneren Gebiet der Flechten hauptsächlich Licht, Oberflächenbeschaffenheit usw., welche die Zusammensetzung der Vegetation in erster Linie bedingen (E. Frey, 1921), so sind es im Areal der Algen in viel weitgehenderem Maße die verschiedenen Stufen in der Menge und in der Dauer der Benetzung.

Im Algenareal lassen sich unter diesem Gesichtspunkte die folgenden Stufen auseinanderhalten :

1. Sturzbäche und kleine Wasserfälle, deren Wasser in zahlreichen Kaskaden von Stufe zu Stufe der senkrecht abfallenden oder mehr geneigten Wand herunterfällt.

Diese Bächlein fließen während der warmen Jahreszeit ununterbrochen; aber auch im Winter, wenn sie vereist sind, sickert zur Zeit der Einstrahlung ein dünner Wasserfilm zwischen der Felsoberfläche und der Eisdecke. Ihr Wasser übersteigt auch im Sommer nur selten die Temperatur von 8—12° C.

Ein solcher kleiner Sturzbach, der auf halbem Wege zwischen der Station Morteratsch und der Bovalhütte aus dem Gebiete des Piz Tschierva (3564 m ü. M.) Schmelzwasser von der Reaktion pH 5,95 ins Tal des Morteratschgletschers hinunterführt (ca. 2—5 Sekundenliter), wurde während der Zeit vom 10. Oktober 1933 bis zum 1. Oktober 1940 mehrmals untersucht. Höhe 2450 m ü. M., E-Exposition, Belichtungsstufe III. Das Gesteinsbett dieses Sturzbächleins mit vielen kleinen Wasserfällen (Material Nr. 199) ist reichlich besetzt mit dunkelbraunen, im Wasser flutenden, halbkugeligen Lagern der Blaualge *Desmonema Wrangelii*. Diese ist durch eine zähe Gallerte am Substrat angeheftet. Ihre Fäden tragen auf der klebrigen Oberfläche der Fadenscheiden eng aneinanderschließende Thalli von *Clastidium setigerum, Chamaesiphon curvatus, Ch. subglobosus* und verschiedenen Kieselalgen und sind davon oft über und über bedeckt. An Aufprallstellen des Wassers auf dem Gestein sind rötliche Polster von *Chantransia pygmaea* zu erkennen. Diese Vegetation bleibt das ganze Jahr hindurch erhalten, während die grünen Algen, wie *Spirogyra punctiformis*, die wir reichlich fruchtend antrafen, und Arten aus den Gattungen *Zygnema, Mougeotia, Ulothrix, Oedogonium* u. a. nur in der warmen Jahreszeit zu größerer Entfaltung gelangen.

Andere derartige Sturzbächlein, die wir im Gebiete des Piz Boval in verschiedenen Höhen bis zu 3000 m ü. M. untersuchten, zeigten im allgemeinen dieselbe Vegetation, deren charakteristischer Bestandteil in *Desmonema Wrangelii* mit seinen Überpflanzen und fädigen Watten von Konjugatenalgen stets zu erkennen ist.

Die wesentlichen Merkmale dieses Biotopes sind also : Benetzung des Gesteins durch andauernd fließendes und oft über kleinere Stufen herunterfallendes, sauerstoffreiches, auch im Sommer kaltes Wasser.

Die Vegetation ist charakterisiert durch Cyanophyceen, Chlorophyceen und Konjugatenalgen, die imstande sind, sich fest auf dem Substrat zu fixieren. Dabei kommen nur eigentliche Hydrophyten, Hygrophyten oder Subaerophyten in Frage, die eine dauernd submerse Lebensweise ertragen.

2. Felsflächen, über die das Regen- und Schmelzwasser nicht bachartig, sondern in einem feinen, ausgeglichenen Film andauernd abfließt.

Solche Standorte, die von der Region des ewigen Schnees in Höhen über 3000 m über Meer bis an den Fuß der steil abfallenden Berge in weiter Ausdehnung zugänglich sind, wurden hauptsächlich im Gebiete des Piz Morteratsch, des Piz Boval und der Isla Pers eingehend untersucht. Die einheitliche dunkle Farbe solcher Felswände verrät auf weite Distanz hin eine geschlossene Vegetationsdecke.

Das Material Nr. 205, welches von einer senkrecht abfallenden und nach E exponierten Granitwand in 2650 m ü. M. am Fuße des Piz Morteratsch stammt (auf Tafel 6 a innerhalb der Einrahmung unterhalb der Bildmitte), das durch Wasser von pH 5,75 benetzt wurde und unter einem der Stufe III entsprechenden Lichgenuß stand, zeigte folgende Artenliste :

Bacillariaceae :

Ceratoneis arcus var. *genuina*
Cymbella ventricosa var. *lunula*
Meridion circulare
Microneis microcephala
Navicula cryptocephala
Navicula Rotaeana
Synedra radians
Nitzschia communis
Pinnularia borealis
Tabellaria flocculosa

Desmidiaceae :

Staurastrum Meriani
Staurastrum Bieneanum var. *elliptica*
Staurastrum dilatatum
Staurastrum orbiculare
Cosmarium Naegelianum

Ulothrichaceae :

Ulothrix zonata

Cyanophyceae :

Nostoc sphaericum
Oscillatoria irrigua
Stigonema minutum

Auf der Bodenfläche kleiner Vertiefungen der Felsoberfläche und auf kleinen Absätzen im Gestein, in Schichtfugen usw. :

Zygnemaceae :

Mougeotia recurva *Zygnema* sp.
Zygnema cylindricum

Ein Vergleich dieser Artenliste mit derjenigen des Standortstypus 1 (Material Nr. 199) ist nach mehrfachen Richtungen hin interessant. Die Vegetation des Standortstypus 2, den wir fortan als « dünner Dauerfilm » bezeichnen wollen, ist viel artenreicher als diejenige von Typus 1. Während bei diesem die Kieselalgen eine untergeordnete Rolle spielen und auf Formen beschränkt sind, die sich dank ausgiebiger Ausbildung derber Gallerte auf der Oberfläche der fädigen Algen festzusetzen imstande sind, erlangen sie sowohl hinsichtlich der Arten- als auch der Individuenzahl bei Typus 2 eine hervorragende Bedeutung. Aber auch die Desmidiaceen treten mit fünf reichlich vorhandenen Arten auf, während dieser Formenkreis bei Typus 1 völlig fehlt.

Die Cyanophyceen sind mit drei Arten vertreten; dies sind aber ganz andere als diejenigen, die die charakteristische Vegetation des Typus 1 ausmachen.

Während im erstgenannten Biotop (Sturzbäche) unter den Blaualgen wie auch unter den Grünalgen die fädigen Formen bei weitem vorherrschen, treten diese im zweitgenannten stark zurück. Dafür ergreifen einzellige Algen, insbesondere Desmidiaceen und Bacillariaceen vom Substrat Besitz, während gleichzeitig die Cyanophyceen stark zurücktreten.

Desmonema Wrangelii und dessen Überpflanzen aus der Familie der Chamaesiphoneen fehlen völlig. Diese gehören allesamt in den Lebensraum des verhältnismäßig schnell fließenden Wassers. Dieser Standort ist ihnen zugänglich dank ihrem Vermögen, die Membran zu einer zähen Gallerte zu verquellen und sich solid auf dem Substrat festzusetzen. Diese Fähigkeit ist von geringerem Belange für die Organismen unseres zweiten Standortes, wo das Wasser nicht mit starker Strömung, sondern in einem ausgeglichenen, feinen Film über die Felswand rieselt. Hier genügt zur Anheftung die Adhäsionskraft der kleinen und feinen Algenformen, die wir vor allem unter den Desmidiaceen und Diatomeen vertreten finden.

Die am Standort 2 vorhandenen Zygnemaceen können nicht als für die steile, nackte Felswand typisch angesehen werden. Sie sind durch das ganze Gebiet der Bernina viel reichlicher und üppiger vertreten auf geneigten, wasserberieselten und oft mit Gras bewachsenen Stellen von Fels und Schutthalden.

Pflanzengeographisches Interesse kommt in den besprochenen Beständen hauptsächlich den Zygnemaceen, Desmidiaceen und Diatomaceen zu. *Zygnema cylindricum,* eine durch ihre dunkelgrünen asexuell entstandenen Dauerzellen leicht erkennbare Art, wurde nach Czurda (1932) bisher nur in Nordamerika und in Böhmen beobachtet. Für die Schweiz ist diese Alge also neu. Sie findet sich im Untersuchungsgebiete vielerorts und reichlich vertreten. *Mougeotia recurva,* reichlich fruchtend, stellt für die Schweizer Flora ebenfalls eine Neuerscheinung dar. Unter den Kieselalgen, die von Meister unter andern Autoren im Gebiete der Schweiz recht gründlich untersucht wurden, stößt man weniger auf Neuheiten. Die Arten unserer Liste sind denn auch ohne Ausnahme für das Gebiet der Schweiz bekannt, schließen aber eine Reihe von Seltenheiten wie *Synedra radians* und *Navicula Rotaeana* ein und sind zum großen Teil für hohe Lagen im Gebirge charakteristisch.

Oscillatoria irrigua erlangt stellenweise eine reiche Entwicklung, während die übrigen Cyanophyceen, *Stigonema minutum* und *Nostoc sphaericum,* als weniger typische Beimischung zu werten sind.

Eine Fundstelle, die im Grad der Benetzung und in der Reaktion (pH 5,61) dem Standort Nr. 2 gleicht, sich aber durch geringe Belichtung (Stufe II) von ihm stark unterscheidet, stellte eine unter überhängendem Fels zurücktretende Wand unterhalb der Bovalhütte dar. Am 1. Oktober stellten wir dort folgende Vegetation fest (Material Nr. 239) :

Bacillariaceae :

Caloneis alpestris var. *Grunowii*
Ceratoneis arcus var. *genuina*
Cymbella alpina
Cymbella parva dominierend
Cymbella ventricosa var. *lunula*
Diatoma anceps
Denticula crassula
Diploneis elliptica var. *genuina*
Fragilaria mutabilis
Gomphonema intricatum var. *pumilum*
Melosira Roeseana
Tabellaria flocculosa

Desmidiaceae :

Cosmarium notabile
Staurastrum Bieneanum

Cyanophyceae :

Aphanothece saxicola
Chroococcus minutus
Chroococcus helveticus
Chroococcus turicensis
Gloeothece fusco-lutea
Scytonema mirabile

Clastidium rivulare, epiphytisch auf *Scytonema.*

Cymbella parva dominiert in diesem Material; *Caloneis alpestris* var. *Grunowii* ist daneben am reichlichsten vertreten.

Material Nr. 218, das am 2. Oktober 1939 auf einer ebenfalls grottenartig zurücktretenden Wand unterhalb der Bovalhütte, von überhängenden Felsen überragt, aber etwas stärker als am vorigen Standort belichtet, gesammelt wurde (pH 5,58) ergab folgende Artenliste:

Bacillariaceae:
- *Melosira Roeseana*
- *Tabellaria flocculosa*
- *Eunotia praerupta*

Desmidiaceae:
- *Cosmarium quadratum*
- *Cosmarium pygmaeum*

Zygnemaceae:
- *Zygnema cylindricum*

Cyanophyceae:
- *Aphanothece saxicola*
- *Chroococcus minutus*
- *Cylindrospermum* sp.
- *Tolypothrix distorta*
- *Schizothrix fuscescens*
- *Gloeocapsa sanguinea,* diese in schlecht ausgebildeten Lagern.
- *Cylindrospermum* wurde nur in 2 Exemplaren beobachtet.

Diese Vegetation, die auch anderwärts am lichtarmen Grunde von Höhlen und Grotten zu finden ist, weist als wesentlichen Bestandteil *Chroococcus* in einer oder mehreren Arten auf. Überraschend ist dabei, daß die sonst so lichtliebenden Kieselalgen an so lichtarmen Standorten noch verhältnismäßig reichlich vertreten sind. Wenn es unter den Diatomeen Arten gibt, die schwache Belichtung auf lange Dauer ertragen, so sind darunter wohl in erster Linie die in unserer Liste vereinigten Formen, insbesondere *Melosira Roeseana* und *Tabellaria flocculosa* zu nennen. Die gegenüber Material Nr. 239 gemilderte Lichtarmut am Standort des Materials Nr. 218 kommt im Vorhandensein der drei Konjugatenalgen *Cosmarium quadratum, C. pygmaeum* und *Zygnema cylindricum* wohl am deutlichsten zum Ausdruck.

Bei der Untersuchung der Vegetation andauernd überrieselter, senkrechter Granitwände auf der Isla Pers und am Piz Boval in zirka 3000 m ü. M. erhielten wir Artenlisten, die untereinander und mit denjenigen der Materialien Nr. 205 und zum Teil Nr. 218 sehr weitgehend übereinstimmten. Alle darin vertretenen Arten sind auf ziemlich ununterbrochene Benetzung angewiesen, wenn auch Zygoten und Dauerzellen kürzere oder längere Trockenperioden überdauern mögen.

Von einem in seinen ökologischen Verhältnissen zwischen den unter 1 und 2 genannten Standortstypen stehenden Granitfels am Piz Boval in 2900 m ü. M. stammt Material Nr. 10 A. Es zeigt *Dichothrix gypsophila* als dominierendes Element und reichlich *Zygnema cylindricum.* Beide tragen auf ihren Fäden eine dichte Epiphytenvegetation von *Clastidium*

setigerum, Staurastrum orbiculare und vielen Kieselalgen. *Schizothrix* sp. bildet leicht verkalkte bräunliche Lager, zwischen denen schlecht entwickelte Lager von *Gloeocapsa sanguinea* spärlich eingestreut sind.

Der Bewuchs einer kleinen Steilwand inmitten einer Waldwiese oberhalb der Station Morteratsch (1950 m ü. M.) mag in diesem Zusammenhang ebenfalls Erwähnung finden. Wir beobachteten darin (Mat. Nr. 98; pH 5,80) besonders reichlich entwickelt *Melosira Roeseana* und die Cyanophyceen :

Stigonema minutum
Nostoc sphaericum
Gloeocapsa sanguinea
Microcystis parasitica
Dactylococcopsis rhaphidioides

In diesem Material ist weiterhin eine Grünalge reichlich vertreten, die gewissen Stadien gleicht, die R. Chodat für *Ankistrodesmus pyrenogerus* Chod. angibt. Unsere Alge ist mondsichelförmig gebogen und durch 4—5 Querwände geteilt. Sie gleicht also dem Stadium, das demjenigen der Autosporenbildung bei einer Alge aus dem Formenkreis von *Ankistrodesmus* vorausgeht. Andere als dieses eine Stadium haben wir bei unserer Alge trotz eifrigen Nachsuchens nicht gefunden und glauben darum nicht, daß eine Alge aus der Verwandtschaft von *Ankistrodesmus* vorliege. Eher möchten wir in ihr eine Gattung aus der Reihe der Ulothrichaceen sehen. Doch haben wir für sie bis heute noch keinen Anschluß an eine bekannte Form gefunden und möchten die definitive Benennung ausstellen, bis wir durch weiteres Studium lebenden Materials die Lebensgeschichte dieser Alge besser kennen gelernt haben.

3. Eine weitere Feuchtigkeitsstufe des Standortes stellen Felswände dar, bei denen lange andauernde Perioden der Benetzung durch Niederschläge und Schmelzwasser mit kürzeren Trockenperioden abwechseln.

Es sind dies namentlich Wände, über die bis in den Sommer hinein, das heißt so lange, bis die darüber lagernde Schneekuppe abgeschmolzen ist, Schmelzwasser abfließt. Diese Standorte tragen während der Zeit der Benetzung, also im Frühjahr und Frühsommer, eine zum Teil andere Artenzusammensetzung als im Spätsommer, wenn die Wand trocken ist. Die Materialien Nrn. 204, 206 und 442 bergen die im folgenden beschriebene Vegetation.

Material Nr. 204, am 29. Juli 1933 an einer Steilwand der Isla Pers, einer Felsinsel im Morteratschgletscher, gesammelt; pH 5,72, SW-Exposition, Belichtungsstufe VI.

Gloeocapsa sanguinea
st. *col., Ralfsianus*
st. *col., familiaris lamellosus*
Stigonema minutum
Gloeocapsa compacta
Gloeocapsa atrata
Calothrix parietina
Dichothrix gypsophila
Zygnema cylindricum
Microcystis of. *robusta*
Viele *Diatomaceen* und *Staurastrum* sp.

Gegen Ende des Sommers, also in der Zeit der Trockenheit, fehlen *Zygnema cylindricum, Staurastrum* und die meisten Kieselalgen, während alle Arten der *Cyanophyceen* erhalten bleiben. Diese weisen schon nach der trockeneren Phase, das heißt der Phase periodischer Benetzung und Austrocknung des Standortes hin, während die letzten Vertreter der Liste nach den feuchteren Stufen 1 und 2 hindeuten.

Am Rande des betreffenden Tintenstriches, also da, wo das Wasser früher ausbleibt als in der mittleren Zone, herrscht *Gloeocapsa sanguinea* mit engeren Hüllen vor und geht stellenweise in den st. *magma* über. An solchen Wuchsorten beobachtet man auch schon Lichenisationsanfänge verschiedener Arten der genannten Algen. Auch von diesem dritten Standortstypus mittlerer Feuchtigkeit lassen sich in der Gegend leicht sehr zahlreiche Beispiele mit stets weitgehend derselben Artenzusammensetzung auffinden. Ähnliche Züge wie Material Nr. 204 zeigen z. B. Nrn. 206 und 442, deren Artenlisten in Tabelle 26 nebeneinander und neben Nr. 204 gestellt sind. Material Nr. 206 wurde am 29. Juli 1933 an einer von Schmelzwasser berieselten Granitwand an der Isla Pers gesammelt (pH 5,72, Exposition SW, Belichtung Stufe VI). Material Nr. 442 stammt aus 2800 m Höhe am Piz Boval (pH 5,83, Exposition SE, Belichtung Stufe VI).

In den nun folgenden Vegetationstabellen ist in Form von je zwei Zahlenwerten für jede Art auch die relative Individuenzahl, die Abundanz (erste Zahl) und der Deckungsgrad (zweite Zahl) angegeben. In dieser Art der Bezeichnung folgen wir Braun-Blanquet (1928) und verwenden auch die von diesem Autor vorgeschlagene Stufeneinteilung. Dabei ist den fünf Stufen der Abundanz folgende Bedeutung zugedacht:

5 : die Art ist sehr reichlich vertreten
4 : » » » reichlich »
3 : » » » wenig reichlich »
2 : » » » spärlich »
1 : » » » sehr spärlich »

Unter « Deckungsgrad » verstehen wir in unsern Tabellen den Grad der Flächendeckung, der einer Art entsprechend der Größe ihrer Lager zukommt. Sind in einem Material z. B. *Gloeocapsa sanguinea* (im Dauerzustand) und *Stigonema minutum* mit derselben Individuenzahl (Abundanz beispielsweise 3) gleichzeitig vorhanden, so werden die fädigen Lager der letztgenannten Blaualge in dem von der Vegetation bedeckten Areal ein Vielfaches derjenigen Fläche einnehmen, die von den Zellen der erstgenannten Alge in Anspruch genommen wird. Aus den Zahlenpaaren ergibt sich also ein einigermaßen klares Bild von der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung des Artenmosaiks.

Tab. 26

Algenarten \ Materialien	204	206	442
Gloeocapsa sanguinea st. *col., Ralfsianus*[1]	3,2	2,2	2,2
Gloeocapsa sanguinea st. *col., fam. lam.*[2]	1,2		1,2
Gloeocapsa sanguinea st. *col., magma*	+,2		
Stigonema minutum	2,2	2,2	2,2
Gloeocapsa compacta	1,2	1,2	
Gloeocapsa atrata	1,2	1,2	
Gloeocapsa nigrescens			1,2
Calothrix parietina	2,2	2,2	1,2
Dichothrix gypsophila	2,2		
Dichothrix orsiniana			1,2
Zygnema cylindricum	2,2	2,2	2,2
Microcystis cf. *robusta*	1,2		
Microcystis fusco-lutea	1,2		
Gloeocapsa Kützingiana st. *fam. lam.*		1,2	1,2
Gloeocapsa Kützingiana st. *pleurocapsoides*		1,2	
Chroococcus turicensis		1,2	
Melosira Roeseana		2,2	
Eunotia praerupta var. *bigibba*		1,1	1,1
Chamaesiphon minutus		1,2	
Clastidium rivulare			1,2
Tabellaria flocculosa			1,2
Desmonema Wrangelii			2,2
Cosmarium sp.			1,1
Schizothrix Heufleri			1,2
Synechococcus aeruginosus			1,1
Staurastrum sp.	1,1		

[1] status coloratus, Ralfsianus.
[2] status coloratus, familiaris lamellosus.

In diesen Artenlisten ist diejenige Vegetation, die sich im Laufe der langen Periode der Benetzung, während der das Schmelzwasser abfließt, einstellt, vertreten durch die Arten : *Zygnema cylindricum, Desmonema Wrangelii, Chamaesiphon minutus, Clastidium rivulare, Chroococcus turicensis, Microcystis fusco-lutea* und *Microcystis* cf. *robusta, Cosmarium* und *Staurastrum* sp. und die vielen Kieselalgen, von denen nur die repräsentativsten bestimmt wurden. Daß sie in den Materialien Nr. 206 und besonders Nr. 442 reichlicher vertreten sind als in Nr. 204, kann zwei Gründe haben. Der Benetzungsgrad kann bei den Standorten dieser beiden letzteren Materialien höher sein als bei Nr. 204. Wahrscheinlicher aber ist der Zeitpunkt, an dem das Material eingesammelt wurde, für die Reichhaltigkeit der Liste ausschlaggebend. Im Herbst können ja, wie wir sahen, diese Formen, wenigstens zum Teil, bereits verschwunden sein, während sie sich zur Zeit der Schneeschmelze im Höhepunkt ihrer Entwicklung befinden.

Auf einen Rhythmus von Perioden der Benetzung und der Trockenheit deuten namentlich die Cyanophyceen hin, die wir als Aerophyten kennen lernten. Die Weite ihrer Gallerthüllen, namentlich in den verschiedenen Entwicklungszuständen von *Gloeocapsa sanguinea*, läßt den Grad der Benetzungsdauer innerhalb des Standortstypus erkennen. So läßt die Dominanz des st. *Ralfsianus* in allen drei Materialien untrüglich auf eine lange Dauer der Benetzung und dementsprechend kürzere Perioden der Trockenheit schließen.

4. Standorte, an denen durch das ganze Jahr mehr oder weniger gleich lange Perioden der Benetzung und der Trockenheit aufeinander folgen.

Das Wasser, das den Fels befeuchtet, stammt in diesen Fällen weniger aus Schneegebieten in höheren Lagen als vielmehr aus Erdansammlungen, die nach Regengüssen Wasser in geringen Quantitäten während längerer oder kürzerer Zeit an die tieferliegende Wand abgeben, oder es ist Sickerwasser, das aus Ritzen und Spalten an die Oberfläche tritt. Die dieser Benetzungsstufe zugehörigen Materialien, die am 2./3. Oktober 1939 auf Tintenstrichen steiler Felswände der linken Talseite zwischen den Höhenlagen von 3200 m am Piz Boval und 1900 m oberhalb der Station Morteratsch gesammelt wurden, ergaben die in Tab. 27 zusammengestellten Artenlisten. Die Materialien stammen von folgenden Stellen :

Tab. 27

Algenarten \ Materialien	235	224	210B	209	227	211	216	233	217
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., Ralfsianus*	3,2	4,2	2,2	2,2	4,2	5,2	2,2	3,2	2,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., fam. lam.*	2,2	1,2	2,2	1,2		1,2	2,2		3,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, Ralfsianus*								1,2	
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*	1,2								2,2
Gloeocapsa nigrescens	2,2	1,2	2,2	1,2	2,2		1,2		
Stigonema minutum	1,2	2,2	3,2	3,2	2,2	2,2	2,2	2,2	
Calothrix parietina	2,2		2,2			1,2	2,2	2,2	2,2
Gloeocapsa Kützingiana, st. *fam. lam.*	1,2	1,2						2,2	1,2
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*									2,2
Dichothrix orsiniana		2,2				1,2		2,2	
Dichothrix gypsophila					2,2				
Schizothrix Heufleri	1,2	2,2							
Tolypothrix penicillata		1,2							
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*			2,2					1,2	
Microcoleus vaginatus							1,2		

Nr. 217 : aus 3200 m ü. M. am Piz Boval, E-Exp.
Nr. 209 : aus 2510 m ü. M. unterhalb der Bovalhütte, S-Exp. pH 5,6
Nr. 227 : aus 2400 m ü. M. unterhalb der Bovalhütte, E-Exp. pH 5,9
Nr. 224 : aus 2350 m ü. M. unterhalb der Bovalhütte, SE-Exp. pH 5,7
Nr. 211 : aus 2350 m ü. M. unterhalb der Bovalhütte, E-Exp. pH 5,8
Nr. 216 : aus ca. 2300 m unterhalb der Bovalhütte, E-Exp. pH 5,8
Nr. 233 : aus ca. 2200 m auf halbem Wege zwischen Bovalhütte und Station Morteratsch pH 6,3
Nr. 235 : aus ca. 2200 m, unweit Nr. 233, E-Exp. pH 6,1
Nr. 210 B aus 1900 m ü. M. im Rückzugsgebiet des Gletschers, SE-Exp.

In sämtlichen Listen dieser Tabelle erscheint *Gloeocapsa sanguinea* als die dominierende Form. Sie liegt in drei verschiedenen Entwicklungszuständen vor, entsprechend dem Benetzungsgrad und der Reaktion des Standortes. Erreicht die Feuchtigkeit den höchsten, innerhalb des Standortstypus 4 möglichen Grad, so liegt, wie zu erwarten ist, diese Art in ihrer weitesthülligen Form, dem st. *Ralfsianus*, vor, während in allen Fällen, wo der Benetzungsgrad die untere Grenze erreicht, die engerhüllige Form, die wir als st. *col., fam. lam.* in der Tabelle aufgeführt haben, vorherrscht. Es ist zu erwarten, daß die Farbe der

Hüllen rot sein wird in einem Gebiet, dessen Reaktion tief, d. h. im allgemeinen unter 6,5 liegt, während die Hüllen in violetter Färbung erscheinen werden, sobald die Reaktion höhere Werte erreicht. An Standorten mittlerer pH-Werte werden beide Hüllenfärbungen vermischt vorliegen. Diese aus dem Verhalten des Hüllenfarbstoffes zu erwartenden Tatsachen liegen in unseren Materialien wirklich vor. Aus der reichlichen Vertretung von *Gloeocapsa sanguinea* im *Ralfsianus*-Zustand in sämtlichen Materialien sehen wir den hohen Feuchtigkeitsgrad der Standorte, denen diese Materialien entnommen sind. In ihnen sind z. T. neben den Lagern mit sehr weiten Hüllen auch engerhüllige Zustände der in Frage stehenden Art vorhanden; sie erreichen aber wesentlich geringere Entfaltung. Bei Nrn. 227 und 233 fehlen sie völlig.

Aber auch der Einfluß der Reaktion des den Algenbestand benetzenden Wassers drückt sich in den vorliegenden Listen aus. So namentlich in Nrn. 235 und 217, in denen neben rothülligen auch violetthüllige Lager auftreten. Auch diese können durch engere oder weitere Hüllen ihrerseits wiederum den Feuchtigkeitsgrad ausdrücken. So ist namentlich Nr. 233 in dieser Hinsicht aufschlußreich, indem die «Ralfsianus-Form» sowohl bei den rot als auch bei den violett gefärbten Zuständen verwirklicht ist.

Außer *Gloeocapsa sanguinea* ist keine Art in sämtlichen Materialien vertreten. Doch kehrt *Stigonema minutum* in 8 von 9 Materialien wieder, und zwar in so starker Vertretung, daß auch diese Art als für die in Frage stehende Gesellschaft charakteristisch angesehen werden muß. Tatsächlich ist sie in allen Materialien vertreten, die durch den Benetzungsgrad des Standortstypus 4 und tiefe pH-Werte gekennzeichnet sind. Wenn sie einmal fehlt, so ist nach unserer Erfahrung die zu wenig saure Reaktion schuld. Wir werden später sehen, daß *Stigonema minutum* zu den wenigen Gesteinsalgen gehört, die basisches Substrat strikte meiden und darum im Kalkgebiet unter den normalen Verhältnissen nicht angetroffen werden. Diese ausgesprochene Bevorzugung des sauren Substrates kommt auch in unserer Tabelle zum Ausdruck. Überall da, wo *Stigonema minutum* fehlt, ist violetthüllige *Gloeocapsa sanguinea* vorhanden. Nur zweimal in Nrn. 235 und 233 sind beide, d. h. violetthüllige *Gloeocapsa sanguinea* und *Stigonema minutum* in demselben Material gleichzeitig vertreten, beide aber in dem geringsten Grad der Entfaltung, so daß wir wohl annehmen dürfen, es liege ein Grenzfall vor, also ein pH-Wert, den eben noch das eine wie auch das andere Element zu ertragen vermöge.

In unserem Standortstypus 4 gelangen weiterhin zu ansehnlicher Entfaltung, ohne freilich immer vertreten zu sein: *Gloeocapsa nigrescens* (in 6 von 9 Materialien), *Calothrix parietina* (ebenfalls 6mal vor-

handen), *Gloeocapsa Kützingiana* (4mal vertreten). Diese Alge liegt in der mittelweithülligen und in der enghülligen Form der Dauersporen, d. h. im st. *pleurocapsoides* vor.

Die charakteristische Vegetation des Standortstypus 4 besteht also ausgesprochenermaßen aus Aerophyten, die längere Perioden der Trockenheit zu ertragen vermögen, und dies sind in erster Linie Cyanophyceen. In unsern Listen stellen sie die gesamte Vegetation. Nun wird man bei genauem Zusehen immer spärliche Keime von Grünalgen, Kieselalgen, Bakterien usw. finden. Sie dürften aber nur an zeitlich eng begrenzte Perioden, namentlich an solche der Benetzung des Gesteins gebunden sein.

5. Innerhalb des Gebietes der Tintenstriche stellen jene Felsstellen die trockenste Phase dar, wo die Perioden der Trockenheit diejenigen der Benetzung an Dauer um ein bedeutendes übertreffen. Aber auch sie empfangen außer den Niederschlägen, wenn auch verhältnismäßig spärlich, zeitweise Riesel- oder Sickerwasser.

In der Zusammensetzung der Vegetation unterscheiden sich die Feuchtigkeitsstufen 4 und 5 nur unwesentlich voneinander. In Tabelle 28 sind die Artenlisten von 14 solchen, durch das ganze Untersuchungsgebiet verstreut liegenden Standorten zusammengestellt. Diese Listen zeigen, daß eine nur verhältnismäßig geringe Zahl von Arten diese Vegetation ausmacht. Dabei handelt es sich ausschließlich um Blaualgen. Unter ihnen dominiert über alle andern Arten wiederum *Gloeocapsa sanguinea.* Diese ist auch hier in sämtlichen Materialien sehr reichlich vertreten und zeigt sich entsprechend den lokalen ökologischen Verhältnissen in verschiedenen Entwicklungszuständen. In Übereinstimmung mit der geringen Benetzungsdauer der Standorte auf dem Granitgestein herrschen die Lager mit rot gefärbten, mittelweiten Hüllen entschieden vor. Sie sind in allen Materialien vertreten, und in 8 von den 14 Listen übertreffen sie alle anderen Zustände an Individuenzahl. Die Lager mit sehr weiten Hüllen, die dem st. *Ralfsianus* entsprechen, fehlen überall. Dagegen treten in 8 von den 14 Materialien neben den Zuständen mit mittelweiten Hüllen solche mit eng anliegender Gallerte, also Entwicklungszustände, die wir als st. *magma* bezeichneten, auf. Dabei erreichen diese in 6 Materialien dieselbe Stärke der Entfaltung wie die Lager mit mittelweiten Hüllen.

Aus diesen Vergleichen geht also hervor, daß, wie in der Benetzungsstufe 4, auch im Standortstypus 5 *Gloeocapsa sanguinea* als die eigentliche Charakterart angesehen werden muß. Nur das Verhältnis

Tab. 28

Algenarten \ Materialien	214	210 A	213	225	226	234	241	208	208 A	146	239	215	223	313
Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *fam. lam.*	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	2,2	4,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *magma*	1,2		2,2				2,2	2,2	2,2	2,2		1,2	2,2	
Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *alpinus*, *fam. lam.*						2,2				1,2		1,2		
Gloeocapsa nigrescens	1,2	2,2	1,2	2,2	1,2		1,2				1,2		1,2	
Gloeocapsa Kützingiana st. *fam. lam.*							1,2	1,2		1,2	1,2		1,2	
Gloeocapsa dermochroa . . .	1,2											1,2		
Gloeocapsa Itzigsohnii	1,2													
Stigonema minutum	1,2	2,2	2,2	2,2	2,2	1,2		2,2	2,2	2,2				
Calothrix parietina	1,2	1,2	1,2	1,2		1,2					1,2			1,2
Dichothrix orsiniana				1,2	2,2	1,2							1,2	
Schizothrix Heufleri					2,2		1,2	1,2					1,2	
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*		1,2						1,2			1,2			
Chamaesiphon polonicus . . .	1,2													1,2
Chlorogloea microcystoides . .								1,2						
Gloeocapsa compacta								1,2						

ihrer Entwicklungszustände zeigt sich verschoben. In Übereinstimmung mit der geringeren Benetzungsdauer treten die weithülligen Formen zurück vor denjenigen mit mittelweiten und mit sehr eng anliegenden Hüllen. Dieses Merkmal der Hüllenweite ist ein so zuverlässiger Ausdruck des Feuchtigkeitsgrades des Standortes, daß aus ihm auf die ökologischen Verhältnisse des Wuchsortes zurückgeschlossen werden kann, d. h. daß man aus der Beschaffenheit der Hüllen auf die Lebensbedingungen schließen kann, unter denen die betreffenden Algen heranwuchsen. Der Entwicklungszustand der *Gloeocapsa sanguinea* läßt die Abgrenzung ziehen zwischen den Standortstypen 4 und 5. Wo der st. *Ralfsianus* vorherrscht oder doch deutlich vertreten ist, dürfte im allgemeinen der Benetzungsgrad 4 vorliegen; wo dagegen st. *col., fam. lam.* oder gar st. *magma* vorherrscht, da sehen wir den Benetzungsgrad 5.

Daß auf dem Granit neben rothülliger *Gloeocapsa* dreimal auch die violetthüllige Form auftrat, ist auf die weniger saure Reaktion der betreffenden Mikrostandorte zurückzuführen. Da diese aber zu den Zeiten, da wir im Untersuchungsgebiet weilten, nie so stark benetzt waren, daß zum Zwecke der pH-Bestimmung Riesel- oder Sickerwasser in genügender Menge hätte gewonnen werden können, so kann die Richtigkeit unserer diesbezüglichen Auffassung für die genannten drei Fälle vorläufig nicht bewiesen werden.

Neben *Gloeocapsa sanguinea* ist *Stigonema minutum* am reichlichsten vertreten. Diese Blaualge, der in den Listen des Benetzungstypus 4 neben *Gloeocapsa sanguinea* die größte Bedeutung zukommt, ist auch in den 14 Listen unserer Tabelle 9mal vertreten. Sie tritt also keineswegs zurück an den trockeneren Standorten des Benetzungstypus 5, sondern gehört mit zu denjenigen Algen, die im Ertragen langer Trockenperioden am weitesten gehen.

Eine noch größere Bedeutung als für den Benetzungstypus 4 kommt im Typus 5 der violetthülligen *Gloeocapsa nigrescens* zu. Diese tritt in den 14 Materialien 8mal auf und erreicht dabei 2mal den Deckungsgrad 2. Auch *Calothrix parietina* finden wir in unseren Listen 7mal wieder, *Dichothrix orsiniana* 4mal und *Schizothrix Heufleri* 4mal; *Gloeocapsa Kützingiana* wurde 5mal notiert.

Gegenüber Standortstypus 4 fehlen bei Typus 5 drei Arten; zunächst *Dichothrix gypsophila*; doch möchten wir dieser Tatsache wenig Bedeutung beimessen. Es scheint uns wahrscheinlich, daß *Dichothrix orsiniana* und *D. gypsophila* zusammengehören und daß die verschiedene Ausbildung der Gallertscheiden, durch die sich die beiden hauptsächlich unterscheiden, auf verschiedene Standortseinflüsse zurückzuführen ist. Sodann fehlen *Tolypothrix penicillata* und *Microcoleus vaginatus*. Beide

dürften an den Standort höherer Feuchtigkeit gebunden sein, wodurch sich ihr Ausbleiben in den Materialien des Typus 5 hinreichend erklärt. Neu treten auf : *Gloeocapsa dermochroa* und *Gloeocapsa Itzigsohnii*. Namentlich die letztere zeigt sich auch in den Materialien anderer Untersuchungsgebiete weitgehend an sehr trockene Standorte gebunden.

c) Tintenstriche in Höhen von 2700—3100 m ü. M.

Die höchstgelegene Stufe des untersuchten Gebietes zwischen Bovalhütte (2500 m ü. M.) und den steil abfallenden Wänden unterhalb der Schneekuppe des Piz Tschiervas (ca. 3200 m ü. M.) erscheint dem Auge außerordentlich vegetationsarm. Auf ausgedehnten Flächen ist keine Spur pflanzlichen Lebens zu erkennen, während stellenweise, ausgehend von verhältnismäßig spärlichen Austrittstellen von Sickerwasser, einige dunkle Tintenstriche von geringer Ausdehnung sichtbar sind. Außerhalb ihres Bereiches erkennt man überdies da und dort in Vertiefungen der Felswand schmächtige Moosrasen und über den feinen Ritzen und Spalten die winzigen schwarzen Fruchtkörper der Flechte *Lecidea confluens*.

Das Vorhandensein dieser, wenn auch wenig ausgedehnten Tintenstriche lehrt uns, daß nicht die Höhenlage für die Vegetationsarmut des Gesteins verantwortlich ist. Wo während genügend langer Zeit Sickerwasser austritt, findet auch bis in die höchsten Lagen hinauf eine Reihe von Algen ihr Auskommen, was in den Tintenstrichen zum Ausdruck kommt. Daß der Fels allgemein in hohen Lagen nicht dichter besiedelt ist, beruht einerseits auf der verhältnismäßig großen Trockenheit der der Vegetation zugänglichen Substrate und anderseits auf der raschen Erosion, durch die die Gesteinsoberfläche schneller erneuert wird, als eine Vegetation sich auf ihr anzusiedeln imstande ist.

Von zahlreichen in diesem Gebiet untersuchten Stellen sind in Tabelle 29 die Artenlisten von 5 Materialien zusammengestellt. Diese wurden an folgenden Standorten gesammelt :

Nr. 217,	hellgrauer	Tintenstrich	in 3100 m ü. M.	E-Exp.	am	Piz	Boval	
Nr. 214 A,	dunkelgrauer	»	in 3100 m ü. M.	S-	»	»	»	»
Nr. 210,	»	»	in 3080 m ü. M.	W-	»	»	»	»
Nr. 215 A,	»	»	in 3000 m ü. M.	S-	»	»	»	»
Nr. 213 A,	»	»	in 2700 m ü. M.	SE-	»	»	»	»

Nr. 214A zeigte eine Reaktion von pH 5,8, Nr. 215 eine solche von pH 6,5; an den übrigen Probeentnahmestellen konnte die Reaktion nicht bestimmt werden. Alle diese Wuchsorte stehen unter hohem Lichtgenuß. Sie können in dieser Hinsicht zur Stufe V, Nr. 214 A, sogar zur Stufe VI gerechnet werden.

Tab. 29

Algenarten \ Materialien	217	214 A	210	215 A	213 A
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., fam. lam.*	3,2	3,2	3,2	3,2	3,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., magma* . .	2,2	1,2	1,2	1,2	2,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, perdurans*				1,2	
Gloeocapsa nigrescens	1,2	1,2	1,2		1,2
Gloeocapsa Kützingiana, st. *fam. lam.* .		1,2			
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*	1,2				
Gloeocapsa dermochroa	1,2			1,2	
Stigonema minutum	2,2		1,2		1,2
Calothrix parietina		1,2	1.2		1,2
Scytonema myochrous, st. *crustaceus* . .			1,2		

Wir ersehen aus dieser Tabelle, daß die Zahl der vertretenen Arten gering ist. Sie beschränkt sich auf 7. Diese Verarmung gegenüber den Standorten in geringerer Höhenlage spiegelt aber nicht den Einfluß der großen Höhe über Meer, sondern die ökologischen Verhältnisse, insbesondere die geringe Feuchtigkeit, die kurze Dauer, während der das Sickerwasser den Fels benetzt, wider.

Gegenüber den für die Feuchtigkeitsstufe 4 angeführten Standorten ist in den höchsten Lagen in der Vegetation nur ein gradueller Unterschied vorhanden. Es sind dieselben Arten vertreten, denen wir auch in der Benetzungsstufe 4 begegneten. In den höchstgelegenen Tintenstrichen mit extrem kurzer Benetzungsdauer sind die Charakterarten der Algengesellschaft trockenster Felsstandorte sauren Gesteins gleichsam konzentriert vertreten. Alle Arten, die diese Trockenheit nicht zu ertragen imstande sind, sind nicht zur Entwicklung gelangt. Hätten wir aber in diesen höchsten Lagen Wuchsorte, die hinsichtlich ihrer Benetzungsdauer unter Typus 4 oder einem Typus mit noch höherer Feuchtigkeit einzureihen wären, so würden wir zweifellos auch bei 3000 m ü. M., namentlich was die Blaualgen anbetrifft, weitgehend dieselbe Artenliste finden, wie wir sie in Höhen um 2000 m ü. M. beobachteten.

d) Die Entstehung der Tintenstriche

In unserm Untersuchungsgebiet läßt sich der Vorgang der Felsbesiedelung ebenso gut verfolgen in der am höchsten gelegenen Zone von rund 3000 m ü. M., wo dank der für die Gipfelregionen charakteristischen raschen Erosion meist junge Felsoberflächen anstehen, wie

auch in dem tiefstgelegenen Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers. Hier wurden im Laufe der letzten 100 bis 200 Jahre an ganzen Felsmassiven schrittweise neue Flächen der Besiedelung freigegeben, nicht durch Erosionswirkung, sondern infolge des allmählichen Rückzugs des Gletschers.

Solche Verhältnisse zeigt besonders deutlich das reichgegliederte Rundhöckermassiv auf der linken Talseite zwischen Station Morteratsch und dem heutigen Gletscherrand. Beim ersten Anblick tritt einem der Fortschritt in der Besiedelung vor Augen in der Ausdehnung und Färbungsintensität der Tintenstriche, die beide mit der Entfernung vom Gletscherrand und mit der Höhenlage, also mit der längeren Dauer der eisfreien Zeit dieser Felsflächen zunehmen. In einer bestimmten Entfernung vom heutigen Gletscherrand waren es ja zunächst die höher gelegenen Felsmassive, die vom Eise befreit wurden, und erst allmählich schmolz auch von den tiefer gelegenen und zuletzt von den unmittelbar über dem Talboden anstehenden Felsen das Eis ab.

Seit vielen Jahren verfolgt die Gletscherkommission der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft die Veränderungen, d. h. den Rückzug, bzw. das Vorstoßen des Morteratschgletschers, und seit 1878 werden markante Rückzugsstadien durch Jahreszahlen auf Gesteinssplittern, die der Gletscher absetzt, markiert. So läßt sich an Ort und Stelle ersehen, seit wieviel Jahren eine Felsoberfläche der Besiedelung ausgesetzt war. Eine Wand, die z. B. wenige Meter seitlich der Marke « 1878 » ansteht, wurde im Jahre 1878, also vor rund 65 Jahren, vom Eise befreit. Seit diesem Zeitpunkt hatte die Vegetation Gelegenheit, auf den Felsen Fuß zu fassen. Andere Stellen wurden erst später der Besiedelung freigegeben, nämlich um so später, je näher sie sich dem heutigen Gletscherrand befinden. Die Vegetation solcher jüngster Tintenstriche und Sickerwasserstreifen ist in den Artenlisten der Tabelle 30 zusammengestellt. Die dabei berücksichtigten Materialien stammen von folgenden Wuchsorten :

Nr. 239 A, dunkler Tintenstrich am Felsmassiv auf der Höhe der Marke « 1878 » in 1,5 m über dem Talboden. Die untersuchte Stelle stand also seit etwa 65 Jahren der Besiedelung offen.

Nr. 310 A, dunkel-rotvioletter Tintenstrich auf der Höhe der Marke « 1878 », in etwa 6 m über dem Talboden.

Nr. 313, Tintenstrich von rotvioletter Farbe auf einer senkrechten, etwa 2,5 m hohen Wand zunächst dem heutigen Gletscherrand (Fels seit etwa 30 Jahren eisfrei).

Nr. 143, Sickerwasserstreifen von rotvioletter Farbe an einer fast senkrecht abfallenden Wand zunächst dem Gletscherrand, zirka 10 m über dem Talboden.

Nr. 311, rotbrauner Rieselwasserstreifen auf der halbkugelig gerundeten Oberfläche eines mächtigen Rundhöckers, etwa 12 m über dem Talboden.
Nr. 238, wie 311, aber tiefer gelegen, etwa 5 m über dem Talboden.
Nr. 241 A, wie 311, aber in größerer Entfernung vom Gletscherrand.

Tab. 30

Materialien / Algenarten	143	238	239 A	241 A	310 A	311	313
Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *fam. lam.*			2,2			1,2	4,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *magma*	2,2	1,2		2,2	1,2		
Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *alpinus, fam. lam.*	1,2				1,2	2,2	
Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *alpinus, perdurans*	2,2						
Gloeocapsa Kützingiana, st. *fam. lam.*	1,2				1,2		
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*	1,2		2,2	1,2		1,2	
Gloeocapsa nigrescens			1,2	1,2			
Schizothrix Heufleri				1,2			
Calothrix parietina	2,2	1,2	1,2	2,2	1,2	1,2	1,2
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*			1,2				
Chamaesiphon polonicus		1,2			2,2		
Siphononema polonicum, st. *chamaesiphonoides*		4,2					
Chlorogloeoa microcystoides				1,2			2,2

Auch diese jüngste Felsvegetation wird, wie aus der vorstehenden Tabelle hervorgeht, ausschließlich durch Blaualgen bestritten. Unter diesen herrschen zwei Arten, *Gloeocapsa sanguinea* und *Calothrix parietina*, deutlich vor. Sie sind in allen Materialien vertreten, die erstere wiederum in ihren für Standorte mit langen Trockenperioden charakteristischen Stadien mit mittelweiten und eng anliegenden Hüllen und anderseits, entsprechend der Reaktion des Sickerwassers, in roter oder violetter Hüllenfärbung.

Die berücksichtigten Standorte lassen sich nicht ohne weiteres in eine der fünf für gut ausgebildete Vegetation aufgestellten Benetzungsgrade einreihen. Am ehesten gehören sie zu Stufe 5. Während der Zeit der Benetzung (insbesondere Schneeschmelze) ist aber die Wasserfüh-

rung etwas stärker, das Wasser nicht langsam abtropfend, sondern mit ziemlich starker Strömung fließend. Diesem Umstand ist wohl das Auftreten von *Siphononema polonicum* und *Chamaesiphon polonicus* sowie dasjenige von *Chlorogloea microcystoides* zuzuschreiben. Auffallend ist, daß *Stigonema minutum* fehlt; diese Art scheint nicht zu den ersten Ansiedlern zu gehören.

Auf der rechten Talseite, wenig oberhalb der Station Morteratsch, stehen ebenfalls mächtige, vom Gletscher abgeschliffene Rundhöcker und, etwas höher gelegen, bis zu 20 m hohe, steil abfallende Granitwände an. Beide sind, verglichen mit den Rundhöckern und Felswänden der gegenüberliegenden Talseite, um Jahrhunderte früher vom Gletschereis befreit worden.

Dies zeigt sich deutlich in ihrer Vegetation. Die Rundhöcker sind mit Flechten über und über bedeckt, und von weither erkennt man die gelbgrünen Flecken von *Rhizocarpon geographicum*. Das Gestein ist kompakt, und außer dem oberflächlich abfließenden Regen- und Schmelzwasser besitzt der Fels keine Wasserreserven. Für eine Algenvegetation ist darum auf ihm kein Platz. Anders verhalten sich die Steilwände, die auf ihrer oberen Kante von Wald bestanden und von Klüften und Rissen reichlich durchzogen sind. Aus diesen tropft Wasser ununterbrochen ab, und so ist es nicht verwunderlich, daß diese Wände von einem sehr dichten Belag der uns bereits bekannten Algenvegetation bedeckt sind.

Auf diesen Steilflächen sind namentlich die Benetzungsstufen 3 und 4 verwirklicht. Das Sickerwasser zeigt mit pH-Werten von 5,07, 5,12 und 5,18 unter allen von uns untersuchten Wuchsorten die sauerste Reaktion. Die Vegetation (Mat. Nrn. 22—24) ist dieselbe, wie wir sie unter ähnlichen ökologischen Verhältnissen im Gebiet des Piz Morteratsch und des Piz Boval beobachteten. Immer ist es *Gloeocapsa sanguinea* im st. *Ralfsianus* und im Zustande mittelweiter Hüllen, die über allen anderen Algen dominiert. Daneben sind *Stigonema minutum* und seine Begleiter in geringerer oder größerer Dichte vertreten. An manchen Stellen aber begegneten wir *Gloeocapsa sanguinea* in fast reinem Bestande. Sie bedeckt dort in 1—2 mm dicker, weicher Kruste den Fels und kann leicht mit dem Messer abgenommen werden. Diese reinsten Bestände, die wir auf allen unsern Exkursionen begegneten, dienten denn auch als Ausgangsmaterial für die Untersuchungen, die unser Schüler *N. Gemsch* zum Studium des roten Hüllenfarbstoffes, des Gloeocapsins, durchführte.

An einigen Stellen gelangen *Scytonema myochrous, Scytonema mirabile* und *Petalonema alatum* zu reichlicher Entwicklung. In einem früheren Kapitel haben wir unsere Auffassung begründet, daß diese (zum mindesten aber die erste und die letzte) in drei distinkten Arten ausein-

andergehaltenen Blaualgen Entwicklungszustände einer und derselben Art *(Scytonema myochrous)* darstellen. Sie unterscheiden sich einzig durch den Bau und die Weite ihrer Gallertscheiden, und diese Verschiedenheit ist auf den höheren oder geringeren Benetzungsgrad des Standortes zurückzuführen.

Die Üppigkeit, in der in unserm Untersuchungsgebiet die Algenvegetation vorliegt, ist ein getreues Abbild für die lange Dauer, während der eine Felswand vom Eise befreit war, und die Rückzugsstadien des Morteratschgletschers lassen sich mit großer Deutlichkeit aus der Ausbildung der Tintenstriche herauslesen. Daß dabei nicht ein absoluter Maßstab angewandt werden kann, liegt auf der Hand, da ja Lokalklima und Benetzungsverhältnisse dabei eine ausschlaggebende Rolle spielen.

Das Studium der Vegetation auf den Felswänden des Bernina-Morterasch-Gebietes hat uns gelehrt, daß die Gesellschaft der Algen und Flechten in ihrer Zusammensetzung in sehr hohem Maße vom Benetzungsgrad der Wuchsstelle abhängig ist. Diese Vegetation zeigt eine so feste Fügung der charakteristischen Arten, daß schon aus der bloßen Kenntnis der Benetzungsverhältnisse auf die Zusammensetzung der Mikrophytenflora der Gesteinsoberfläche geschlossen werden kann, wie umgekehrt die ökologischen Verhältnisse der Wuchsorte sich in deren Algenvegetation erkennen lassen.

2. *Bei Bivio*

Auf der linken Talseite, hoch über dem Flüßchen, welches, vom Stallerberg herkommend, im unteren Teil des Dorfes Bivio (Kanton Graubünden) in die Julia einmündet, erhebt sich in einer Höhe von zirka 2100 m ü. M. eine Steilwand aus Prasinit. Sie ist wohl 100—200 m hoch, etwa 300 m breit und nach S-SE exponiert. Der nackte Fels, bis weit in den Frühling hinein mit Schnee bedeckt, ist stellenweise bröckelig, und die Rinnsale des Schmelzwassers haben tiefe Furchen ins Gestein eingefressen. Ausgedehnte Flächen der Wand wurden infolge rascher Erosion erst in neuerer Zeit freigelegt, während andere Felspartien, wohl seit Jahrhunderten von Menschenhand unberührt und durch Verwitterung und Steinschlag kaum verändert, der Besiedelung offen stehen.

Auch in diesem Untersuchungsgebiet wurde die Vegetation zahlreicher Wuchsorte verschiedener Benetzungsgrade untersucht.

Dabei fanden besondere Berücksichtigung:

1. alte, von Sickerwasser während langer Dauer benetzte Flächen mit gut entwickelten Tintenstrichen,
2. alte, während längerer Dauer trocken liegende Wände,

3. junge Gesteinsflächen, die zeitweise, namentlich zur Zeit der Schneeschmelze und nach Regengüssen, benetzt werden,
4. junge Flächen, die von Niederschlägen und Sickerwasser nicht berührt werden.

Die unter den Benetzungsgraden 1 und 2 genannten Standorte des Morteratsch-Gebietes, also Sturzbäche und andauernd von einem dünnen Wasserfilm berieselte Wände fehlen im Untersuchungsgebiete von Bivio.

Drei gut ausgebildete Tintenstriche mittleren Feuchtigkeitsgrades, d. h. mittlerer Benetzungsdauer, ergaben aus je zehn untersuchten Proben die in den Kolonnen 1—4 der Tabelle 31 aufgeführten Artenlisten. Vergleichen wir diese mit denjenigen aus dem Gebiete von Morteratsch, so zeigt sich eine sehr weitgehende Übereinstimmung mit den Materialien der Tabellen 26 und 27.

Tatsächlich entsprechen unsere Tintenstriche von Bivio in ihrer Ökologie ungefähr denjenigen der Benetzungsstufe 5 im Morteratsch-Gebiet; auf verhältnismäßig kurze Perioden der Benetzung folgen längere Zeiten der Trockenheit. Lichtklimatisch ordnen sich alle untersuch-

Tab. 31

Materialien / Algenarten	453	454	352	455
pH	6,31	6,51	6,86	6,54
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., fam. lam.*	2,2	1,2	2,2	2,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., magma*	4,2	2,2	2,2	
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*			2,2	2,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, perdurans*	1,2	2,2	4,2	1,2
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*			1,2	1,2
Gloeocapsa Shuttleworthiana			2,2	
Scytonema myochrous		2,2	1,2	
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*	1,2		1,2	
Tolypothrix sp.	2,2			
Stigonema minutum			1,2	
Synechococcus maior		1,2		1,2
Nostoc microscopicum	2,2	2,2		1,2
Dichothrix Meneghiniana		2,2		2,2
Plectonema sp.			1,2	

ten Wuchsorte in die Stufen III und IV ein. Dieser weitgehenden Übereinstimmung in den ökologischen Verhältnissen der beiderlei Arbeitsgebiete entspricht auch eine ähnliche Zusammensetzung der Flora.

Wie dort dominiert hier *Gloeocapsa sanguinea* in ihren enghülligen Dauerzuständen, wobei das eine Mal die rothülligen, das andere Mal die violetthülligen Formen vorherrschen. Wenn daneben auch Kolonien mit weiteren Hüllen (st. *fam. lam.*) vorliegen, so entsprechen diese jenen engbegrenzten Stellen des Substrates, z. B. Vertiefungen, die hinsichtlich der Benetzung etwas günstiger gelegen sind und also im Genusse höherer mittlerer Feuchtigkeit stehen.

Gloeocapsa Kützingiana liegt nur im Zustande der Dauerzellen vor. In *Gloeocapsa Shuttleworthiana* mit ihren orangerot gefärbten Hüllen tritt ein neues Element in Erscheinung, dem wir im Morteratsch-Gebiet nicht begegneten.

Unter den fädigen Formen erreichen *Scytonema myochrous* st. *typicus* (Mat. Nrn. 454 und 352) und st. *crustaceus* (Nrn. 453 und 352), *Dichothrix Meneghiniana* (Nrn. 454 und 455) und *Tolypothrix* sp. (Nr. 453) größere Entfaltung. Die letztere Alge läßt sich in keiner der bis heute beschriebenen Arten unterbringen; zur Neubeschreibung aber ist das Material in nicht genügend gutem Zustande erhalten und muß zur endgültigen Bestimmung einer späteren Arbeit vorbehalten werden.

Auffallend ist die geringe Entwicklung von *Stigonema minutum,* das in den Kolonnen 1, 2 und 4 der vorstehenden Tabelle fehlt, in der dritten Kolonne (Mat. Nr. 352) dagegen, wenn auch nicht stark, so doch deutlich vertreten ist. Auf Grund der an anderen Orten gewonnenen Erkenntnisse möchten wir diesen Tatbestand durch die verhältnismäßig wenig saure Reaktion des Sickerwassers erklären. Diese Deutung läßt freilich die Frage offen, warum in den Materialien Nrn. 453 und 454 *Stigonema minutum* fehlt. Diese wuchsen ja unter noch geringerem pH als Material Nr. 352.

In dieser Tabelle von Bivio ist aber auffallend und auf den ersten Blick befremdend, daß in den von Silikatgestein (Prasinit) stammenden Materialien violette und rot gefärbte *Gloeocapsa* gleichzeitig zugegen ist. So lange wir um die Farbänderung des Gloeocapsins als Ausdruck der Reaktion des Wuchsortes nicht wußten, waren uns diese Listen unverständlich. Die rotgefärbte *Gloeocapsa* war man ja gewohnt als für Silikat-, die violette *Gloeocapsa* dagegen als für das Kalkgebiet charakteristisch zu betrachten. Indes ließ das leichte Aufschäumen des Substrates bei Zusatz von Salzsäure erkennen, daß der Kalk nicht völlig fehlte, und dies tritt auch in Erscheinung in der Reaktion des Sickerwassers, die in ihren höchsten Werten dem Neutralpunkt derart genähert ist, daß der

ganze pH-Bereich innerhalb desjenigen Gebietes liegt, in dem der Farbumschlag des Gloeocapsins erfolgt. Dieser ist ja nicht auf einen engen pH-Bereich beschränkt, sondern liegt, wie *N. Gemsch* (1943) auf experimentellem Wege nachwies, zwischen pH 6,0 bis pH 7,8.

Interessant erwies sich in den Materialien von Bivio das Verhalten der *Gloeocapsa sanguinea* beim Übergang ihrer rot bzw. violett gefärbten Dauerzellen in den vegetativen Zustand. Dieser Übergang erfolgt beim Eintritt höherer Feuchtigkeit und ist zunächst erkennbar in der Ausscheidung einer hyalinen dichten Gallerte, die die Dicke der Dauerzellen weit übersteigen kann. Wir haben auf S. 200 diese Schleimbildung

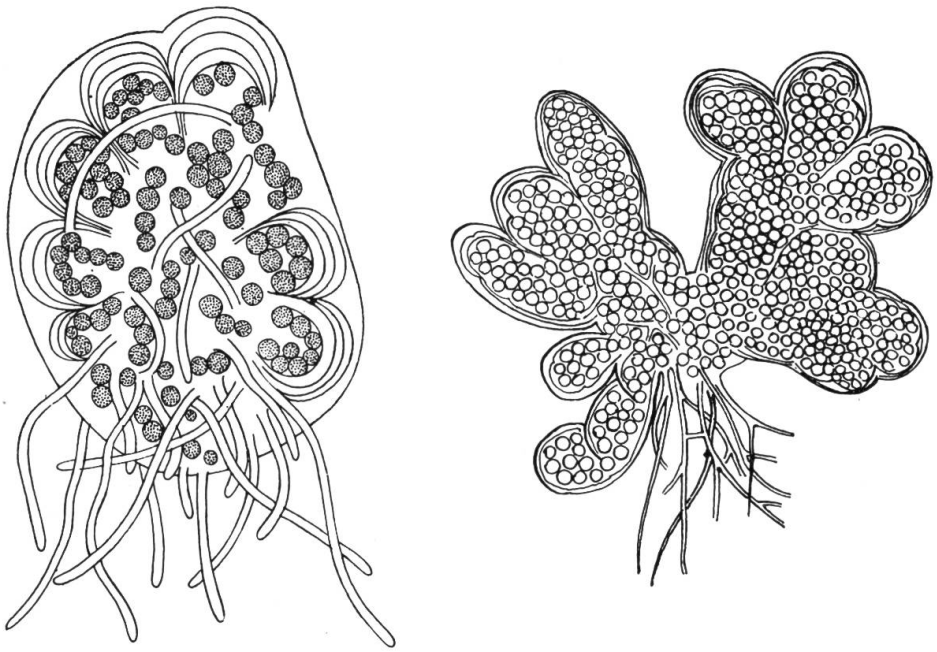


Abb. 37
Frühe Stadien der Lichenisation am Lager von *Nostoc microscopicum;* Vergr. 500

Keimungsgallerte genannt. Durch sie werden benachbarte Dauerzellen in eine zusammenhängende, klebrige Hülle eingeschlossen, innerhalb derer Zellteilungen vor sich gehen, die die Alge in das vegetative Stadium, den st. *fam. lam.*, überführen.

Nostoc microscopicum findet sich im mittleren, feuchteren Bezirk dreier Tintenstriche in gut ausgebildeten Lagern. Am Rand der Bestände dagegen, beim Übergang vom Algen- zum Flechtenareal, finden wir die Lager dieser Alge in Anfangsstadien der Lichenisation, und alle Übergänge vom freilebenden Nostoc zu Zuständen, in denen seine Lager von Pilzhyphen reichlich durchwuchert sind, bis zu gut entwickelten *Collema*-Flechten sind unschwer zu finden (Abb. 37).

Ähnliche Erscheinungen zeigt auch *Gloeocapsa sanguinea*, und zwar sowohl in ihren rot- wie in ihren violetthülligen Lagern. In ihre jungen Gallerthüllen hinein treibt ein Pilz seine Hyphen. Diese legen sich durch Apressorien an die Zelloberfläche. An der Stelle, wo der Pilz der Alge anliegt, teilt sich die letztere. Gleichzeitig aber verzweigt sich auch die Hyphe, so daß schon die ganze Nachkommenschaft einer befallenen Zelle dem Pilz von Jugend an ausgeliefert ist. Weichen die Algenzellen auseinander, so verlängert der Pilz seine Hafthyphen. Der Inhalt aller so befallenen Zellen wird in dieser Weise ausgesogen und geht zugrunde (Abb. 38).

Daß tatsächlich der Pilz für dieses Absterben verantwortlich ist, daß er also nicht als Saprophyt bereits tote, sondern nur lebende Lager aufsucht, zeigen Kolonien, in die der Pilz erst in einem spätern, vielzelligen Stadium eindringt. Das Lager ist dann nur teilweise vom Pilz

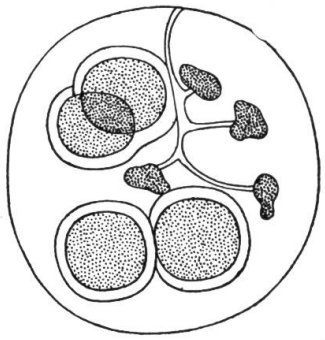


Abb. 38
Erstes Stadium der Lichenisation eines Lagers von *Gloeocapsa sanguinea*. Die befallenen Zellen sind abgetötet, die pilzfreien dagegen zeigen keine Spuren irgendwelcher Schädigung. Vergr. ca. 1500

durchwuchert. In denjenigen Teilen, die von ihm befallen sind, erscheinen die Zellen geschwächt, geschrumpft, teilweise entfärbt oder vollkommen aufgelöst, während in den übrigen Teilen der Kolonie die vom Pilz verschont blieben, die Zellen turgeszent und durchaus normal entwickelt sind (Abb. 38).

Die trockeneren Randgebiete der Tintenstriche bieten also Verhältnisse, unter welchen der Pilz die Algen überwältigt und abtötet. Darum kann es dort nicht zur Flechtenbildung kommen. Unmittelbar außerhalb dieses Areals, wo der Benetzungsgrad noch geringer ist, findet diese dagegen in reichem Maße statt. Dort suchen wir freilebende Algen in der Regel umsonst; dort ist, wie wir dies auch im Gebiete um Morteratsch sahen, das eigentliche Areal der Flechten. Es sind also offenbar die ökologischen Verhältnisse, in erster Linie die Feuchtigkeit, die darüber entscheiden, zu welchem Resultat der Pilzbefall gelangen wird.

Im zentralen Gebiete der Tintenstriche, wo die Benetzung am intensivsten und von der längsten Dauer ist, fehlen die genannten Anfänge der Lichenisation. Sporen von Flechtenpilzen lassen sich dort freilich reichlich nachweisen, gelegentlich auch Hyphenstücke und kleinere

Myzelstränge. Ihrem Aussehen nach können diese mit den die Algenlager durchwuchernden Pilzen zusammengehören. Die Fälle aber, wo sie in solche Lager eindringend beobachtet werden können, sind im zentralen Teil der Tintenstriche recht selten. Jedenfalls erlangen sie nie eine ähnliche Bedeutung wie am Rande der Tintenstriche. Daß es dieselben Pilze sind, welche das eine Mal (in den Randgebieten) die Algenlager abtöten, das andere Mal (im trockeneren Gebiet außerhalb der Tintenstriche) mit den Algen zu wohlausgebildeten Flechten heranwachsen, dürfte nach dem, was sich immer wieder im Mikroskop beobachten läßt, außer Zweifel stehen.

Wie haben wir uns das Abhängigkeitsverhältnis der beiden Flechtenpartner zueinander vorzustellen? Sicher ist, daß ein Angriff des Pilzes auf ein Algenlager in durchaus ähnlicher Weise wie derjenige, den wir von parasitischen Pilzen auf Blütenpflanzen kennen, erfolgt. Statt daß, wie dort, Kutikula und Zellgerüst zu durchbrechen sind, bis der Parasit in die ihm zusagenden Organe gelangt, hat der Pilz das Gallertlager der Alge zu durchbrechen, um auf die assimilierende Zelle zu stoßen. Dabei dürfte der äußersten, derben Gallertschicht, die von manchen Autoren als « Kutikula » bezeichnet wird und die die weichere Gallerte der Algenlager in einer wenige μ dicken Kruste umgibt, eine ähnliche Rolle zukommen wie der echten Kutikula der höheren Pflanzen. Sie dürfte mit ein Faktor sein, der der Alge hilft, dem Angriff passiv Widerstand zu leisten.

Außer Zweifel ist auch, daß sich der Pilz auf Kosten der Alge ernährt, während er selbst, soviel uns heute bekannt ist, seiner Wirtspflanze nichts zum Leben Notwendiges zu bieten hat; denn alle nicht befallenen Kolonien wachsen normal heran. Er ist also offenbar ein ausgesprochener Parasit, der auf der Wirtspflanze eine Krankheit hervorruft, welcher sie schließlich erliegt.

Warum befällt der Pilz im Gebiet höherer Feuchtigkeit des Tintenstriches die Alge nicht? Gelingt ihm der Einbruch in die Gallerthülle nicht, oder ist er nicht virulent genug?

Wir sehen nur selten Pilzhyphen auf gut ausgebildeten Algenkolonien. Der Angriff wird offenbar gar nicht versucht, und wir können uns keine bessere Erklärung geben als die, daß der Pilz unter höherer Feuchtigkeit leidet, selbst schwach ist und nur zu sehr geringer Entwicklung gelangt. Er ist in noch höherem Maße Aerophyt als die Algen, auf die er spezialisiert ist.

Daß er im trockeneren Gebiet der Tintenstriche dagegen reichlich vorhanden und gleichzeitig hochvirulent ist, zeigt sich an dem Resultat, das in der Abtötung der Alge sichtbar wird.

Schwieriger ist das Verhältnis der beiden Partner zueinander im noch trockeneren Gebiete zu verstehen, wo die Alge nicht mehr abgetötet wird, sondern zu einer fertigen Flechte auswächst. Es ist nicht zu erkennen, ob unter den veränderten äußeren Verhältnissen der höheren Trockenheit der Pilz weniger virulent oder umgekehrt die Alge resistenzfähiger ist, oder ob sie sich gar an den Pilz gewöhnte, also tolerant werde und darum keinen Schaden mehr nehme.

Gewiß liegen die Verhältnisse ähnlich wie in jenen Fällen bei höheren Pflanzen, wo die Heftigkeit des Krankheitsbefalls von den Außenbedingungen abhängt. Die Pflanzenpathologie lehrt uns ja, daß dabei z. B. die Reaktion des Bodens weitgehend ausschlaggebend ist. Eine Herabsetzung des pH-Wertes des Bodens kann beispielsweise eine als immun angesehene Runkelrübensorte hundertprozentig anfällig erscheinen lassen (F i s c h e r und G ä u m a n n 1929). Für den verschiedenen Ausgang des Pilzbefalles finden wir keinen anderen Faktor als die Feuchtigkeit, d. h. den Benetzungsgrad des Wuchsortes, unter dessen unmittelbarem oder mittelbarem Einfluß die Virulenz des Pilzes vermindert oder aber die Resistenz der Alge erhöht wird.

In jungen Lichenisationsstadien ragen, namentlich bei befallenen *Collema*-Lagern, die Pilzhyphen wie ein Rhizoidenbüschel aus dem dem Substrat zugekehrten Pol des Algenlagers heraus. Gewiß helfen sie dort der Alge, sich aus dem Substrat mit Mineralstoffen zu versorgen; dadurch wird es dem Flechtenlager möglich, sich vom Substrat zu erheben, was ja der Alge allein nicht möglich wäre (Abb. 37).

Bei der Besprechung weiterer Standorte werden wir noch vielfach Gelegenheit haben, auf dieselbe Erscheinung, die hier besprochen wurde, hinzuweisen. Wir werden alsdann auch noch andere Algengattungen finden, die dieselben Anfänge der Lichenisation aufweisen.

Auf den in neuerer Zeit durch Steinschlag, Abschalung usw. freigelegten und ausschließlich durch Niederschläge benetzten Felsflächen ist die Vegetation arm. Algen sind darauf nicht zu finden. Nur da und dort, namentlich in Gesteinsritzen, wo sich etwas Detritus angesammelt hat, sind spärliche *Collema*-Lager oder kaum von bloßem Auge sichtbare Pusteln von *Rhizocarpon geographicum* vorhanden. Im Mikroskop erscheint das Abschabsel solcher Felsflächen als ein formloses Netzwerk von Pilzhyphen, in deren Maschen *Cystococcus*- und *Protococcus*-Gonidien stecken. Ihre Zuordnung zu bestimmten Flechtenarten ist in diesem Stadium nicht durchführbar.

Mit der zunehmenden Dauer, während welcher diese verhältnismäßig jungen Felsflächen der Besiedelung offen standen, wird die Vegetation reichhaltiger. Sie besteht ausschließlich aus Flechten und stellt die erste und die endgültige Besiedelung dieser Standorte dar. Anflie-

gende Algenkeime werden nur dann zur Entwicklung gelangen, wenn sie innert kurzer Zeit ihren geeigneten Pilzpartner finden.

Tritt eine junge Felswand unter überhängendem Gestein zurück, so daß weder Niederschläge noch Riesel- und Sickerwasser sie benetzen, so fehlt jede Vegetation, wenn man von den Bakterien absieht, die außerhalb unserer Betrachtung blieben.

Wird die junge Wand dagegen von Zeit zu Zeit durch abfließendes oder aus dem Gestein heraussickerndes Wasser benetzt, und ist damit die Möglichkeit gegeben, einer Algenvegetation als Substrat zu dienen, so entwickeln sich auf ihr von Anfang an dieselben Arten, wie wir sie auf Felsflächen fanden, die bereits seit langer Dauer der Besiedelung offen standen. Ein Vergleich der Artenlisten von jungen und alten Felsflächen ergab eine beinahe vollkommene Übereinstimmung in ihrer Zusammensetzung. Nur die Dichte der Vegetation ist um so größer, je älter die Wand ist.

Die Untersuchungen in Bivio lehren uns also, daß die Besiedelungsverhältnisse in diesem Gebiet der Alpen in sehr weitgehendem Maße dieselben sind, die wir auch im Tal des Morteratschgletschers und an den Steilwänden des Piz Morteratsch, des Piz Boval und der Isla Pers an ökologisch gleichartigen Standorten feststellten.

3. Am Rhonegletscher (zirka 2270 m ü. M.)

An der linken Seite des Gletschers, auf der Höhe des Hotels Belvédère, verteilt ein Bächlein sein Schmelzwasser in dünner, aber ununterbrochen fließender Schicht über einen breiten Felsrücken. Dieser steht in mehreren, nach oben zurücktretenden Stufen im Gelände an und ist von Alpweiden umrahmt. Die Reaktion des Rieselwassers bestimmten wir mit pH 5,85; Mat. Nr. 456, Exp. S. Belichtung Stufe VI.

Die Oberfläche des von Gletschereis glatt geschliffenen Granitgesteins ist bunt gefärbt von rostroten, gelben, grünen und dunkelbraunen bis handtellergroßen runden Flecken. Dabei sind am auffallendsten ausgedehnte Krusten von rotbrauner Farbe, gebildet durch die üppigen Lager von *Pleurocapsa polonica, Chamaesiphon polonicus, Oncobyrsa* cf. *rivularis* und *Homoeothrix* cf. *varians,* die alle neben- und durcheinander wachsen. Was die letztere Blaualge anbetrifft, so sind weitere eingehende Studien über die Größenvariabilität der Fäden und Trichome notwendig. Unsere Form stimmt zwar in Habitus, Färbung usw. mit der Diagnose weitgehend überein, weist aber durchwegs eine zu geringe Zellbreite auf. Wenn wir es vorläufig unterlassen, eine neue Art zu beschreiben, so in der Absicht, zunächst an frischem Material den vollständigen Entwicklungsgang der Alge kennen zu lernen. *Stigonema hormoides* ist in diesen farbigen Krusten ebenfalls immer vertreten.

Die dunkelbraunen wie auch die grünen Flecke auf dem Gestein stellen endolithische Flechtenlager dar. *Hydrurus foetidus* flutet in dezimeterlangen Schnüren im sauerstoffreichen, sommerkalten Wasser. Diese Chrysomonade überdauert im Gebirge die warme Jahreszeit, steigt aber im Winter ins Mittelland hinab, wo sie in vielen Flüssen (Limmat, Rhein usw.) zu reicher Entfaltung gelangt. *Desmonema Wrangelii* tritt überall in größeren und kleineren Beständen auf. Den grünen Saum zwischen Rinnsal und Alpweide bilden fädige Grünalgen: *Spirogyra, Zygnema, Mougeotia* und *Ulothrix,* von denen wir keine fruchtend antrafen. Sie bergen im Gewirr ihrer Fäden eine kleine Flora von Desmidiaceen: *Cosmarium cylindricum, C. Palangula, C. repandum var. minor, C. Margaritiferum, C. Hammeri var. Homalodermum, Staurastrum Sebaldi, Mesotaenium micrococcum, Penium curtum,* sodann *Nostoc microscopicum* und *Ankistrodesmus falcatus,* ferner eine individuenreiche Gesellschaft von Kieselalgen, in welcher *Tabellaria flocculosa* in Form langer Zickzackbänder besonders auffällt. Die Gallertscheiden von *Desmonema Wrangelii* tragen vielfach eine reiche Epiphytenvegetation von *Chamaesiphon curvatus, Clastidium setigerum* und vielen Kieselalgen, namentlich Gophonemen, die sich durch Gallertstiele am Substrat festhalten.

Der Wuchsort dieser Algenvegetation hält in seinen ökologischen Verhältnissen ungefähr die Mitte zwischen den unter 1 und 2 beschriebenen Standortstypen des Morteratsch-Gebietes. Wie diese ist er ununterbrochen benetzt, solange das Gebiet schneefrei ist. Das Gefälle des Rieselwassers ist aber geringer als bei Benetzungsgrad 1, die Strömung demgemäß langsamer, die Wasserführung aber bedeutender als bei Benetzungsgrad 2. Es ist daher nicht verwunderlich, daß die Vegetation unseres Standortes am Rhonegletscher keiner von den genannten Standorten im Morteratsch-Gebiet gleicht, obschon Höhenlage, Substrat und Exposition weitgehend miteinander übereinstimmen.

Mit der Vegetation der Benetzungsstufe 1 des Morteratsch-Gebietes hat unsere Fundstelle am Rhonegletscher gemeinsam: *Desmonema Wrangelii,* dessen Epiphyten *Chamaesiphon curvatus* und *Clastidium setigerum,* die Conjugatenalgen *Spirogyra, Zygnema* und *Mougeotia* und die Grünalge *Ulothrix.* An die Artenlisten der Materialien aus den jüngsten Tintenstrichen im Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers erinnert *Chamaesiphon polonicus;* doch gesellen sich am Rhonegletscher neu hinzu: *Pleurocapsa polonica, Oncobyrsa rivularis* und *Homoeothrix varians.* Die oben genannten übrigen Blaualgen, Desmidiaceen und Diatomeen finden wir nicht im Gebiet der stärksten Strömung, sondern am Rande des andauernd benetzten Gebietes, zwischen Moosrasen und Grasbeständen. An diesen Stellen liegen ökologische Verhältnisse vor, die

schon weitgehend denjenigen des Benetzungstypus 2 vergleichbar sind. Das ist der Standort der einzelligen Formen und kleinen, kugeligen Kolonien, deren Adhäsionskraft am Substrat genügt, um der geringen Wasserbewegung standzuhalten.

Tintenstriche :

Unmittelbar am Gletscherrand, vom Eise überragt und flankiert, wird ein Felsmassiv an zahlreichen Stellen von einem feinen, aber andauernd fließenden Film von Schmelzwasser benetzt. Diese Stellen sind als scharfgezeichnete Tintenstriche von weither sichtbar (Tafel 10 a); sie gleichen in ihrer Benetzung und in ihren übrigen ökologischen Verhältnissen sehr weitgehend der Feuchtigkeitsstufe 2, die wir im Gebiete der Bernina am Fuße des Piz Morteratsch untersuchten : dauernde Benetzung durch einen dünnen Film langsam rieselnden Wassers. Exp. S; Belichtung Stufe VI; pH 5,72.

Die am Rhonegletscher untersuchten Tintenstriche ergaben die folgende Artenliste (Material Nr. 448) :

Spirogyra sp.
Mougeotia sp.
Zygnema sp.
Cosmarium Cucurbita
» *undulatum*
» *Brebissonii*
» *subtumidum*
» *impressulum*
» *notabile* var. *media*
» cf. *insulare*
» cf. *venustum*
Staurastrum punctulatum
Ceratoneis linearis
Tabellaria flocculosa
Glaucocystis Nostochinearum
Mesotaenium micrococcum
Netrium digitus
Closterium Venus
Scenedesmus obliquus
Ankistrodesmus falcatus
Pediastrum tricornutum var. *alpinum*
Pediastrum sp. nov.
Phormidium favosum
Pseudanabaena catenata
Anabaena catenula var. *solitaria*
Aphanothece Castagnei
Cymbella ventricosa
Gomphonema capitatum

und viele andere Kieselalgen.

Der Typus der Vegetation gleicht weitgehend demjenigen, den wir in der Stufe 2 im Morteratsch-Gebiet beobachteten. Hier wie dort ist die Algengesellschaft charakterisiert durch das Vorherrschen der Conjugatenalgen, und zwar solcher sowohl aus der Familie der Zygnemaceen wie auch der Desmidiaceen; im weiteren finden wir einzellige Grünalgen dieser Vegetation beigemischt. Die Cyanophyceen sind vertreten durch Arten, die als Hydrophyten, Hygrophyten oder Subaerophyten bekannt sind. Auch die Kieselalgen erlangen eine ansehnliche Bedeutung.

Außer den Ubiquisten unter den Zygnemales, deren Spezies wegen des Fehlens von Fruktifikationsorganen nicht bestimmt werden konnte, ist die Auswahl der Arten eine ganz andere als im Morteratsch-Gebiete. Die Zahl der untersuchten Materialien der zweiten Benetzungsstufe genügt nicht, um aus ihnen eine Erklärung für diese Verschiedenartigkeit herauszulesen.

4. Im Gebiet um Zermatt

Die weitere Umgebung von Zermatt (Kanton Wallis) war für unsere Untersuchungen in mehrfacher Hinsicht interessant. Das Gebirgsmassiv, welches das Nikolaital umschließt und mit dem gewaltigen Kranz der Dent Blanche (4364 m ü. M.), Dent d'Hérens (4180 m), Matterhorn (4482 m), Breithorn (4171 m), Monte Rosa (4638 m) mit zu den höchsten Erhebungen Europas zählt, zeigt in bezug auf unsere Fragen weitgehend ähnliche Verhältnisse wie die Gegend um den Morteratschgletscher.

Dort wie hier bot sich reichlich Gelegenheit, die Algenvegetation bis in Höhen über 3000 m ü. M. zu verfolgen, und dies in einem Klima, das im allgemeinen ungefähr demjenigen des Berninagebietes entspricht. Könnte die in diesem beobachtete Vegetation als eine spezifische Hochgebirgsvegetation betrachtet werden, so müßte sie sich in Höhen von 1900—3100 m an den Felswänden des Matterhorns, des Gornergrates usw. wiederholen.

In einem Punkte freilich unterscheidet sich das Gebiet um Zermatt von demjenigen des Morteratschtales. Während in diesem der Granit unumschränkt herrscht, liegt jenes vornehmlich in der Zone der sog. Grüngesteine : Amphibolit, Granat-Amphibolit, Prasinit und, besonders am Gornergrat, im Serpentin. In der Gegend von Findelen gesellt sich der Kalk der Dent Blanche-Decke zu den Silikatgesteinen.

Wenn wir in diesem Untersuchungsgebiet hauptsächlich die Vegetation der Grüngesteine zum Gegenstand unserer Untersuchungen machten und in vielen Proben, auf alle Höhenstufen zwischen Zermatt (1700 m ü. M.) und der Hörnli-Hütte am Matterhorn (3100 m) verteilt, analysierten, so hatten wir hiefür einen speziellen Grund. Über die Algenvegetation der Serpentinfelsen einer anderen Gegend, derjenigen von Mohelno in Böhmen, liegt nämlich eine zuverlässige Monographie von F. Nováček (1934) vor, und so war es reizvoll, die Vegetation ein und desselben Untergrundes in so weit auseinanderliegenden Gebieten miteinander zu vergleichen. Die Bearbeitung der Materialien aus der Umgebung von Zermatt wurde nach denselben Gesichtspunkten wie diejenige der Proben aus dem Morteratschtale durchgeführt.

a) Felswand am Matterhorn, unterhalb der Klubhütte des S. A. C., 3000 m ü. M., S.-Exp.

Calcschistes, « Schistes lustrés »

Die Oberfläche der etwa 100 m hohen und mehrere 100 m breiten, senkrecht abfallenden Wand gleicht in der hellen, gelblichen Farbe ihres Gesteins derjenigen eines Steinbruches von gewaltigen Ausmaßen. Sie sieht jung aus, und man möchte, aus der Ferne betrachtend, die helle Färbung der raschen Verwitterung zuschreiben. Doch lehrt die Betrachtung aus der Nähe, daß dem nicht so sein kann, denn die Gesteinsoberfläche ist durch die chemische Erosion stark angefressen, was in feinen, senkrecht verlaufenden Rippen und Kämmen, in ebenso feinen Rinnen und Furchen (Folgen der Auslaugung des Kalkes) zum Ausdruck kommt.

So weit die Felswand übersehen werden kann, ist sie kahl; auch in Spalten, Rissen und kleinen Mulden sucht man umsonst nach einer Vegetation. Nur auf wenigen kleinen horizontalen Vorsprüngen, wo etwas Gesteinsschutt liegen bleibt, sind schmächtige Gräser und Polsterpflanzen zu erkennen.

An wenigen Stellen, kleinen Inseln auf der weiten, gelbgrauen Wand, bezeichnen dunkelgraue, scharf begrenzte Tintenstriche die Sammelstellen des nach Niederschlägen während kurzer Zeit absickernden Wassers. Sie nehmen ihren Ausgang von Schichtfugen und Rissen im Fels und sind sehr spärlich entwickelt, weil die Hauptmenge des auf den kompakten Fels niedergehenden Wassers über Schwarz-Tschuggen nach der E-Seite hin abgeleitet wird. Die Wand ist nicht überhängend; sie wird durch die Niederschläge benetzt. Aus der Vegetationsarmut dieser Wand ziehen wir darum den Schluß, daß unter den lokalen klimatischen Verhältnissen die Menge des meteorisch niedergehenden Wassers nicht genügt, um auf dem Fels eine Algen-, ja sogar nicht einmal eine Flechtenvegetation hervorzubringen, und dies in einem Gebiete mit über 200 cm jährlicher Niederschlagsmenge (Regenkarte von Brockmann-Jerosch). Nur an wenigen Stellen ist das Gelbgrau der mächtigen Wand unterbrochen von scharf umgrenzten Tintenstrichen.

Am 11. Oktober 1939 wurde die Vegetation von zwei unweit nebeneinander liegenden Sickerwasserbahnen in 3100 m ü. M. untersucht. Die eine (Mat. Nr. 1) war völlig trocken und mußte zuerst künstlich benetzt werden, damit es gelang, von der außerordentlich eng anliegenden, dünnen Algenkruste kleine Proben abzuheben. Dieser Tintenstrich von dunkelgrauer Farbe dürfte die Grenze dessen darstellen, was unter den lokalen klimatischen Verhältnissen Algen an Trockenheit noch zu ertragen vermögen.

Der zweite, auf derselben Höhe gelegene Tintenstrich war im Zeitpunkt der Untersuchung naß, so daß das Wasser (pH 6,70) an mehreren

Stellen (1 Tropfen je 5 Sekunden) abtropfte. Der Benetzungsgrad ist also etwas höher als bei Nr. 1, was sofort auch in der üppiger entwickelten, dickeren und leichter abnehmbaren Algenschicht zum Ausdruck kommt.

Die Vegetation des erstgenannten, trockeneren Tintenstriches besteht sozusagen ausschließlich aus *Gloeocapsa sanguinea* im st. *col., alpinus, perdurans.* Die sehr intensiv gefärbten, dunkelvioletten, dickwandigen Hüllen liegen den großen Dauerzellen von 10,8—14,4 μ im Durchmesser eng an. Außer den an Zahl überwiegenden Einzelzellen liegen Zweizellstadien vor. Kolonien mit vier und mehr Zellen fehlen.

Der feuchtere Tintenstrich (Nr. 2) ist in seiner Vegetation reichhaltiger. Neben *Gloeocapsa sanguinea,* die in demselben intensiv violett gefärbten Dauerstadium vorliegt, sind, auffallend reichlich, hellere, gelbbraun-orangerot und rot gefärbte Elemente beigemischt. In den letztgenannten liegt *Gloeocapsa sanguinea* st. *col., magma* vor, wenigzellige Kolonien mit eng anliegenden roten bis rotvioletten dicken Hüllen. Das gelbe Element stellt Dauerzellen und zwei- bis vierzellige Kolonien von *Gloeocapsa Kützingiana* st. *pleurocapsoides* dar, und im orangeroten Material erkennen wir *Gloeocapsa Shuttleworthiana.* Am Rande des Tintenstriches herrscht *Gl. Kützingiana* st. *pleurocapsoides* vor und stellt an manchen Stellen sogar die einzige Vegetation dar. Diese Alge liegt in der trockensten Zone am Rande des Vegetationsstreifens im Stadium der einzelligen Dauerstadien, im nasseren Gebiete, gegen die Mitte der Sickerwasserbahn zu dagegen im st. *quadrantorum* und gelegentlich auch im st. *octantorum* vor. Stellenweise ist *Calothrix parietina* in tief gelbbraun gefärbten, am Scheitel zerfaserten Scheiden beigemischt.

Ein sehr nasser Tintenstrich in zirka 3000 m ü. M., von dem an vielen Stellen Wasser (pH 6,56) in rascher Folge (1 Tropfen je Sekunde) abtropft, zeigte folgende Zusammensetzung (Mat. Nr. 3) :

Gloeocapsa sanguinea, st. *col., fam. lam.* mit Tendenz zu st. *Ralfsianus, Gl. nigrescens, Gl. Kützingiana,* st. *fam. lam., Calothrix parietina* mit sehr weiten Scheiden, *Nostoc microscopicum* und *Camptothrix repens.*

Ein im Zeitpunkt der Untersuchung vollkommen trockener Algenstreifen, dem an erster Stelle beschriebenen vergleichbar, ergab (Mat. Nr. 3 a) : *Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus, perdurans* und *Gl. Kützingiana,* st. *pleurocapsoides.* Die erstgenannte Art zeigte auch vielzellige Kolonien, deren Protoplasten von einer sehr dicken, tief gefärbten Eigenhülle umschlossen, in einer ungefärbten und ungeschichteten sehr zähen gemeinsamen Gallerthülle lagen. Lösten sich einzelne Zellen aus diesem

Verbande los, so blieben deren Höhlungen in der ziemlich starren Gallertmasse erhalten.

Tintenstrich Nr. 5 (Mat. Nr. 4), auf 2950 m. ü. M., naß, in S-Exposition, zeigt eine reichhaltige Zusammensetzung : *Gloeocapsa sanguinea,* st. *col. perdurans* und st. *col., fam. lam., Gl. sanguinea,* st. *col., alpinus,* st. *perdurans* und st. *col., alpinus, fam. lam.,* ferner *Schizothrix Heufleri, Calothrix parietina, Nostoc microscopicum, Gloeocapsa Kützingiana,* st. *fam. lam.* und st. *pleurocapsoides* sowie *Scytonema sp.*

Die Standorte der hier beschriebenen fünf Tintenstriche müssen in der fünften Benetzungsstufe eingereiht werden. Es sind Felsflächen, auf denen kurze Perioden der Benetzung mit längeren Trockenperioden abwechseln. Im Gegensatz zu den Materialien aus dem Morteratsch-Gebiet liegt aber hier ein stark kalkhaltiges Substrat vor, was sich in den verhältnismäßig hohen pH-Werten von 6,56—6,70 ausdrückt.

Makroskopisch zeigt sich die Vegetation unserer fünf Tintenstriche durch ihre hellere, oft blaugraue Farbe verschieden von den dunkleren Tintenstrichen der Morteratsch-Gegend. Sonst ist von bloßem Auge kaum ein Unterschied zu erkennen. Im Mikroskop aber zeigen unsere Materialien vom Hörnli (Matterhorn) ein ganz anderes Bild. Statt des roten Elementes herrscht das violette weit vor, mit anderen Worten, die repräsentativste und reichlichst vertretene Art *Gloeocapsa sanguinea* liegt nicht wie im Morteratsch-Gebiet mit roten, sondern ausschließlich mit violetten Hüllen vor. Im übrigen sind dort wie hier die Hüllen überaus intensiv gefärbt, das eine Mal derb, eng anliegend, das andere Mal weich und weit abstehend, je nach den speziellen Feuchtigkeitsverhältnissen des Standortes. Eine entsprechende Abhängigkeit der Hüllenbeschaffenheit von den ökologischen Verhältnissen des Standortes zeigt auch das gelbe Element, *Gloeocapsa Kützingiana,* welche Art im Zustande mittelweiter und derber, eng anliegender Hüllen (st. *pleurocapsoides*) stellenweise überaus reichlich vorliegt. In den Morteratsch-Materialien haben wir weder ein Vorherrschen violetthülliger *Gloeocapsa* noch des Dauerzustandes von *Gloeocapsa Kützingiana* festgestellt.

In der Artenliste der Hörnli-Materialien fällt am meisten das Fehlen von *Stigonema minutum* auf. Das Studium weiterer Materialien aus dem Silikat- und dem Kalkgebiet wird uns immer wiederum lehren, daß diese Alge dem schwach sauren oder gar alkalischen Substrat fehlt und daß, wenn es sich darum handelt, Unterschiede im Artenbestand stark saurer und alkalischer Standorte ausfindig zu machen, *Stigonema minutum* stets an erster Stelle zu nennen sein wird. Neu treten in den Hörnli-Materialien auf : *Gloeocapsa Shuttleworthiana* und *Camptothrix repens.* Die übrigen Arten aber notierten wir auch im Silikatgebiet von Morteratsch.

Trotz der petrographischen Verschiedenheit des Untergrundes zeigen die Tintenstriche am Hörnli sehr große Ähnlichkeit mit denjenigen im Hochgebirge des Bündnerlandes. Hier wie dort sind es ausschließlich Blaualgen und unter diesen eine verhältnismäßig geringe Zahl ausgesprochener Aerophyten, die imstande sind, diese außerordentlich ariden Standorte zu besiedeln. Mit Ausnahme von *Stigonema minutum* sind es auch weitgehend dieselben Arten, und diese folgen in der Ausbildung ihrer verschiedenen Entwicklungszustände denselben Gesetzen. In beiden Untersuchungsgebieten sind es in erster Linie die spezifischen ökologischen Gegebenheiten des Standortes, die die Zusammensetzung seiner Vegetation bedingen.

b) Oberhalb des Schwarzsees

In zirka 2600 m ü. M. stehen die Zermatter Grüngesteine (Eklogit, Granatamphibolit usw.) in wiederum mächtigen nach E exponierten Wänden an. Fast ununterbrochen tropft Wasser aus den Schichtfugen des blätterig lamellierten Gesteins und überall, wo derart dauernd benetzter Fels dem Licht ausgesetzt ist, ist die Oberfläche in weiter Ausdehnung von Algen einheitlich schwarz gefärbt, während an anderen Stellen periodischer Benetzung und Austrocknung scharf begrenzte Tintenstriche als Bänder und vielgestaltige Flächen abgezeichnet sind. Das Wasser zeigt eine leicht saure Reaktion von pH 6,39. Benetzungsgrad 3 bis 4. Belichtung : Stufe IV.

In der Vegetation (Mat. 5) ist eine ausgesprochene Dominanz von *Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus, Ralfsianus* zu verzeichnen: Kolonien mit sehr weit abstehenden, stärker oder schwächer gefärbten und mehr oder weniger deutlich geschichteten Gallerthüllen. Daneben befinden sich gleich gebaute Lager, die aber statt der violetten eine rote Färbung zeigen. Im übrigen sind alle Abstufungen in der Weite und der Schichtung der Hüllen vorhanden, wie bei den violett gefärbten Kolonien, die wir als : *Gloeocapsa sanguinea* st. *col. Ralfsianus* bezeichneten. Daneben sind *Gloeocapsa Kützingiana,* st. *fam. lam.* und st. *pleurocapsoides* sowie *Scytonema mirabile* und *Sc. myochrous* st. *crustaceus* vertreten. Zehn weitere Proben, die an verschiedenen Stellen der Felswand gefaßt wurden, ergaben dieselbe kleine Artenliste.

Dieser Tatbestand bestätigt in mancher Hinsicht die Deutung, zu der uns die Analyse so vieler anderer, z. T. bereits besprochener Materialien führte. Der in der Nähe von 6,5 liegende pH-Wert des Tropfwassers erklärt das gleichzeitige Vorkommen violett gefärbter und rot pigmentierter *Gloeocapsa sanguinea.* Das Gloeocapsin befindet sich am Umschlagspunkt, und geringste Verschiedenheiten in der Reaktion des Untergrundes können den Umschlag nach Rot bzw. Violett herbeiführen.

Die weiten Hüllen sind eine Folge des hohen Benetzungsgrades und charakterisieren in derselben Weise die rot- wie die violetthülligen Formen. Auch *Scytonema* erscheint in einer durch dicke Scheiden charakterisierten Standortsform. Überraschend ist das Fehlen von Desmidiaceen und Kieselalgen.

An ihrem Fuße tritt die Felswand manchenorts um einige Meter zurück, und das überhängende Gestein bildet darüber ein mächtiges, aber wenig tiefes Gewölbe. Die Innenwand solcher Grotten wird weder von Niederschlägen noch von Sickerwasser befeuchtet. Der Benetzungsgrad nimmt daher vom Rande nach dem Innern zu ab, und in entsprechender Weise wird auch die epilithische Vegetation spärlicher. Wo am Rande solcher zurücktretender Wände das Gestein noch von Sickerwasser benetzt ist, finden wir die dichte Vegetation der Tintenstriche; wo jenes aber fehlt, da sind die Algen ersetzt durch Flechten, insbesondere *Caloplaca elegans*. Noch mehr nach innen zu, wo gleichzeitig mit der Benetzung auch die Belichtung abnimmt, folgen unvollkommen ausgebildete, lepröse Flechtenlager, und an der dauernd trockenen Innenwand fehlt schließlich jede Vegetation. In ihrer hellen, gelbgrauen Farbe stechen solche vegetationsfreien Stellen weithin sichtbar aus der dunkeln Patina der algenbewachsenen Felswand heraus.

Eine horizontale Plattform des Gesteins, auf welche das Wasser einer überhängenden Wand abtropft, zeigt im roten Belag kleiner, wassergefüllter Mulden Massenentwicklungen von *Haematococcus pluvialis*, vermischt mit *Synechococcus maior*, *Gloeocapsa sanguinea* und vielen Kieselalgen (Mat. 6).

c) Die Umgebung von Zermatt, 1700—2000 m ü. M.

Beim Aufstieg durch das Tal des Triftbaches untersuchten wir ein mehr oder weniger trockenes Felsband im Grüngestein und erhielten dabei folgende Artenliste (Mat. 7) :

Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, perdurans*
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*
Gloeocapsa fusco-lutea
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*
Scytonema myochrous
Nostoc microscopicum
Placoma vesiculosa
Calothrix parietina
Tolypothrix byssoidea

Die hohe Trockenheit des Standortes kommt zum Ausdruck in zahlreichen Lichenisationen. Lager von *Gloeocapsa fusco-lutea* und *Nostoc*

microscopicum zeigen starken Pilzbefall. Namentlich bei der ersteren läßt sich beobachten, wie der Pilz in die intensiv gelb gefärbten Lager eindringt, sämtliche Zellen anfällt, indem er seine Haustorien bis ins Innere der Zellen hineintreibt und diese zum Absterben bringt. An der Infektionsstelle teilt sich die Algenzelle, und gleichzeitig verzweigt sich auch die Pilzhyphe. So folgt der fortschreitenden Teilung der Protoplasten auch die Verästelung des Pilzfadens, bis schließlich alle Algenzellen abgetötet sind oder bis, im Gebiete noch höherer Trockenheit, ein physiologisches Gleichgewicht sich einstellt und ein Flechtenthallus entsteht. Interessant ist, zu beobachten, wie in den vom Pilz befallenen Algenlagern der gelbe Farbstoff mehr und mehr verschwindet. *Gloeocapsa sanguinea* scheint der Lichenisation besser zu widerstehen.

Unterhalb der Dörfchen Zmutt und Platten, ca. 1730 m ü. M., liegen in den Wiesen verstreut größere und kleinere Granitblöcke, die sich einst von der Bergwand auf der linken Talseite loslösten. Sie sind auf ihren Zenitflächen mit Gras bewachsen; auf ihren Stirnwänden dagegen tragen sie reichlich Flechten (*Calopaca elegans, Rhizocarpon geographicum* usw.), und an den Rieselwasserstellen sind sie von dunkeln Tintenstrichen bedeckt. Diese zeigen ziemlich reine Bestände von *Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus* (violette Hüllen) und st. *col.* (rote Hüllen), beide im st. *perdurans* an trockeneren, im st. *fam. lam.* dagegen an Stellen reichlicherer Benetzung. *Nostoc microscopicum, Scytonema myochrous* st. *crustaceus* und *Gloeocapsa fusco-lutea* sind da und dort eingestreut (Mat. 8).

d) Am Gornergrat, 2800—3000 m ü. M.

Der Gornergrat liegt im Gebiete des Serpentins und in einer klimatischen Zone, deren jährliche Niederschlagsmenge 200 cm übersteigt. Überall, wo der Fels ansteht, ist er gleichmäßig schwarz überzogen. Nur an verhältnismäßig wenigen Stellen zeigt er eine hellerfarbene Flechtenvegetation oder ist, wie an den unbenetzten, zurücktretenden Wänden von Grotten, kahl.

Im Umkreis von etwa 100 m notierten wir an je 10 Stellen folgende Vegetation (Mat. 9) :

α) dauernd überrieselter Fels :

Desmonema Wrangelii mit *Clastidium setigerum* als Epiphyt
Nostoc microscopicum
Stigonema informe
Synechococcus aeruginosus
Tabellaria flocculosa und viele andere Kieselalgen.

β) Flächen, die während längerer Perioden benetzt und während kurzer Dauer trocken sind (Mat. 10) :

Desmonema Wrangelii mit *Clastidium rivulare*
Schizothrix Heufleri
Nostoc microscopicum
Calothrix parietina
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., fam. lam.* und st. *Ralfsianus*
Gloeocapsa Kützingiana st. *fam. lam.* und st. *pleurocapsoides*
Gloeocapsa dermochroa

e) Am Riffelberg

In 2530 m ü. M. steht Serpentin an; dauernd überrieselt, N-Exp.; Mat. 11. *Gloeocapsen* mit farbigen Hüllen fehlen. Dafür ist der Fels von dicht gelagerten *Plectonema* sp., ganze, abziehbare Fladen bildend, überzogen, und in den von den verschlungenen Fäden gebildeten Maschen liegen in homogenen Gallerthüllen *Gloeocapsa granosa, Gl. punctata, Chroococcus tenax, Chr. Westii, Cosmarium* sp., *Melosira Roeseana, Tetracyclus Braunii* und andere Kieselalgen in großer Zahl. An trockeneren Stellen kleben Rasen von *Trentepohlia aurea.*

Unter überhängendem Fels : *Tolypothrix byssoidea, Schizothrix Heufleri, Chroococcus tenax, Chlorogloea microcystoides, Nostoc microscopicum, Gloeocapsa Kützingiana* und *Gl. sanguinea,* st. *col., alpinus, fam. lam.* (Mat. 12).

An einer während kurzer Perioden benetzten Wand im Kalksilikatgestein oberhalb Findelen (2300 m ü. M.) notierten wir (Mat. 13) : *Nostoc microscopicum, Desmonema Wrangelii* in kümmerlichen Lagern, *Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus, fam. lam.* und st. *perdurans, Gloeocapsa Kützingiana,* st. *pleurocapsoides, Phormidium* sp. Unweit daneben, an einer Austrittstelle von Sickerwasser kamen weiterhin dazu : *Schizothrix gracillima, Calothrix parietina, Synechococcus aeruginosus, Cosmarium* sp. Der Felsgrund des Stellisees (2534 m ü. M.) ist mit einer braunen, verkalkten Kruste von *Calothrix parietina* überzogen.

Die Betrachtung und der Vergleich unserer Listen untereinander lehrt uns, daß die Algenvegetation des ausgedehnten Gebietes um Zermatt in derselben Weise wie in demjenigen des Morteratsch-Tales streng an das Wasser gebunden ist und daß die Dauer und periodische Verteilung der Benetzung ausschlaggebend ist für die Zusammensetzung der verschiedenen Gesellschaften. Auch in diesem Untersuchungsgebiet ist nur eine geringe Zahl von Arten an der ausgedehnten und von weit her dem Auge erkennbaren Vegetation beteiligt. Unter den gefundenen Arten ist kaum eine, die nicht schon im Morteratsch-Tale beobachtet wurde.

Vollkommene Übereinstimmung zeigt sich in der Vertretung derjenigen Arten, die als charakteristisch zu bewerten sind.

Die Ökologie der an erster Stelle beschriebenen Tintenstriche auf der Kalksilikatwand am Hörnli in Höhen von etwas über und etwas unter 3000 m ü. M. entspricht den Benetzungsstufen 4 und 5 des Morteratsch-Gebietes. Entsprechend ist auch die Vegetation.

Die 14 Materialien aus dem Gebiet um Zermatt, deren Algenlisten wir hier aufführten, stellen eine verhältnismäßig kleine Auslese der aus der großen Zahl der untersuchten, in der Besprechung aber nicht einzeln erwähnten Proben. Wir durften diese Auswahl wohl vornehmen, weil schon die wenigen berücksichtigten Materialien ein deutliches und ziemlich vollständiges Bild der Verhältnisse im Untersuchungsgebiete zu vermitteln vermögen, ein Bild, das sich auch auf Grund einer großen Zahl weiterer Proben immer aufs neue bestätigt, ohne von der Algenvegetation des Gesteins wesentlich neue Aspekte ans Licht zu fördern.

5. Im Gebiet des Barberinesees

Das Bergtal von Barberine im Wallis, zwischen dem Tal des Trient und der südwestlichen Landesgrenze gelegen, ist durch den im Jahre 1926 in Betrieb genommenen und den gleichen Namen tragenden Stausee unter Wasser gesetzt worden. Es liegt eingeschlossen zwischen den hochragenden Bergmassiven Les Perrons (2581 m ü. M.) im S, des Bel Oiseau (2630 m) und des Fontabran (2705 m) im E, der Tour Salière (3222 m) und des Mont Ruan (3067 m) im N und des Pic de Tanneverge (2990 m) und der Pointe de la Feniva (2840 m) im W.

Geologisch liegt das Gebiet in der Kontaktzone zwischen dem Kristallin und dem darübergeschobenen Kalksediment. Die Grenze zwischen diesen petrographischen Zonen zieht sich von SW nach NE mitten durch den in N-S-Richtung liegenden Stausee, so daß seine S-Hälfte im Gebiet des Gneis (Granitporphyr, Analyse Nr. 16) liegt, während die nördliche Seehälfte den Grund im Kalk (Bajocien) hat.

In demselben Makroklima und auf derselben Höhenlage von zirka 1900 m ü. M. stoßen also die beiden, so verschiedenen Substrate aneinander. Von weit her lassen sich die beiderlei Gebiete von bloßem Auge unterscheiden. Das Gneisgebiet zeigt sich dem Beschauer in Massiven mit allseits gerundeten Formen und einer Oberfläche, die von dem Gletscher des Mont Ruan, der einst das ganze Tal ausfüllte, mehr oder weniger glatt geschliffen wurde. Solche typische Rundhöckermassive ragen stellenweise weit in den See hinein. Aber auch die Berghänge, die in der unteren Seehälfte zu beiden Seiten das Tal umschließen, zeigen in ihren runden Formen bis in große Höhen hinauf die Wirkung des

Gletschers. Ganz anders erscheint das Gebiet des Sedimentgesteins. Es steht in senkrechten, mehr oder weniger deutlich geschichteten Wänden an, deren rauhe Oberfläche mit scharfen Ecken und Kanten zerrissen und nach allen Richtungen von Schicht- und Spaltfugen durchzogen ist; diese sind ausgefüllt mit feinem, mergelartigem Kalkmaterial, das an der Oberfläche durch Riesel- und Sickerwasser leicht ausgewaschen wird. In dieser rauhen Oberfläche des unter dem Einfluß des Frostes leicht zerbröckelnden Gesteins findet die Verwitterung leichte Angriffspunkte, was eine verhältnismäßig rasche Abtragung solcher Kalkwände und damit eine rasche Erneuerung ihrer Oberfläche zur Folge hat. Vielerorts ist die Verwitterung in den höheren Lagen so weit fortgeschritten, daß breite Zonen besonders leicht zerfallenden Gesteins unter ausgedehnten Schuttfeldern verborgen liegen.

Das Gneisgebiet bietet darum der Besiedelung durch Algen unvergleichlich günstigere Möglichkeiten und eignet sich somit auch besser zur wissenschaftlichen Bearbeitung.

Im Gneisgebiet von Barberine wurden folgende Standorte untersucht :

a) Ein kleiner Bergbach

Vom Zeitpunkt der Schneeschmelze bis anfangs Winter leitet er Schmelz- und Rieselwasser aus dem Gneisgebiete des Bel Oiseau und des Fontabran in den See ab. Bald fließt er mit geringem Gefälle durch Weideboden, bald fällt sein Wasser in zahlreichen kleinen Kaskaden über kahlen Fels, das eine Mal in schmaler Rinne eingeengt, das andere Mal sein Bett weit ausbreitend und in dünner Schicht an der Felswand herunterrieselnd. Demgemäß haben wir in der Untersuchung der Algenvegetation dieses kleinen Bergbaches verschiedene Biotope auseinanderzuhalten :

α) Ein kleiner Wasserfall (Taf. 11a)

Ein solcher ist etwa 100 m vom Seeufer, oberhalb des Hütten-Restaurants, 1900 m ü. M., zugänglich. Fallhöhe ca. 4 m, S-Exp., Belichtung: Stufe VI, pH 5,56; am 12.9.1941 notierten wir folgende Vegetation (Mat. 471) :

Desmonema Wrangelii
Clastidium setigerum, epiphytisch auf *Desmonema*
Chamaesiphon incrustans, epiphytisch auf *Demonema*
Chamaesiphon confervicolus, epiphytisch auf *Desmonema*
Lyngbya sp.
Dichothrix gypsophila, dichte Büschel mit auffallend lang ausgezogenen Trichomenden.

Zygnema sp. (steril)
Cosmarium undulatum var. *minutum*
Cosmarium inconspicuum
Staurastrum punctulatum
Staurastrum polytrichum
Closterium sp.
Glaucocystis nostochinearum
Tabellaria flocculosa und viele andere Kieselalgen.

b) Tintenstriche

a) Standorte der 4. Benetzungsstufe. Solchen begegneten wir auf einer Steilwand N der Hütte, 1910—1920 m ü. M.; von ihnen stammen die Materialien 449, 457 und 682. Ihre Algenbestände sind in Tabelle 32 zusammengestellt.

Tabelle 32

Algenarten \ Materialien	449	457	682
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., Ralfsianus*	5,2	4,2	4,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., fam. lam.*	1,2	2,2	2,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*		1,2	
Gloeocapsa nigrescens	2,2	2,2	1,2
Gloeocapsa Kützingiana	1,2	1,2	1,2
Gloeothece fusco-lutea		1,2	
Stigonema minutum	2,2	2,2	3,2
Nostoc microscopicum	2,2		1,2
Scytonema myochrous	2,2	2,2	
Chroococcus turicensis	1,2		

In derselben Weise wie an den unter *a* beschriebenen Standorten der Benetzungsstufe 4 im Morteratsch-Gebiet sind die in vorstehender Tabelle verarbeiteten Materialien charakterisiert durch die sehr weithülligen Lager der *Gloeocapsa sanguinea;* dies ist in völliger Übereinstimmung mit dem hohen Benetzungsgrad. Dieser tritt überdies deutlich in Erscheinung im Vorhandensein von *Nostoc microscopicum, Chroococcus turicensis* und *Gloeocapsa Kützingiana. Scytonema* liegt, wie zu erwarten war, in recht weithülligen Fäden vor. Die in Material 457 vorkommenden, schwach violett pigmentierten Lager der *Gloeocapsa sanguinea* zeigen dieselbe Hüllenweite wie diejenigen mit roter Hüllen-

färbung. In *Gloeothece fusco-lutea* liegt ein Element vor, das den Materialien des Morteratsch-Gebietes fehlte.

Die Materialien 678, 679, 680, 681, die von Tintenstrichen auf einer S-exponierten Steilwand unterhalb der Hütte stammen, ergaben die in Tabelle 33 aufgeführten Bestände. Benetzungsstufe 5, pH 5,61—6,42, starker Besonnung ausgesetzt.

Tab. 33

Algenarten \ Materialien	678	679	680	681
Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *fam. lam.*	4,2	4,2	3,2	2,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *perdurans*	2,2	1,2	3,2	4,2
Gloeocapsa dermochroa	2,2	2,3		1,3
Gloeocapsa nigrescens	1,2	2,2	1,2	
Stigonema minutum	4,3	3,3	3,2	2,3
Calothrix parietina	2,2	2,2	3,2	2,2
Dichothrix gypsophila	2,2	2,2	2,2	2,2
Hydrocoleus vaginatus	1,2	1,2		

Aus obenstehender Tabelle geht die Einförmigkeit und Konstanz in der Artenzusammensetzung eindrucksvoll hervor. Unter den hauptsächlichen bestandbildenden Arten wechselt das relative Verhältnis der Individuenzahl in den vier Materialien innerhalb nur enger Grenzen. Der etwas höhere Benetzungsgrad des Standortes der Proben 678 und 679 kommt in der Vertretung von *Hydrocoleus vaginatus* und im Vorherrschen des mittelweithülligen Zustandes der *Gloeocapsa sanguinea* zum Ausdruck. In allen Materialien aber sind wiederum *Gloeocapsa sanguinea* und *Stigonema minutum* weit vorherrschend. In drei Proben ist die gelbhüllige *Gloeocapsa dermochroa* vertreten. Sie liegt in den vielzelligen, mehr oder weniger kugeligen Lagern vor, wie wir sie bei G e i t l e r (1930) abgebildet sehen.

c. Rundhöckermassiv

Ungefähr in der Mitte der linken Seeseite, etwa 100 m unterhalb der Kontaktzone des Kristallins und seiner Sedimentdecke, ragt ein Rundhöckermassiv etwa 40 m weit in den See hinaus. Landeinwärts ist auf seinem Grunde das Hütten-Restaurant gebaut. Dieses Massiv erhebt sich in seinem höchsten Punkte ungefähr 10 m über den Seespiegel. Sein Rücken ist mannigfaltig gegliedert in kleine Hügel und Tälchen, Mulden, Löcher und Spalten. Nach S fällt es in fast senkrechten Wänden

zum See ab, nach W hin sind seine Wände verschieden stark geneigt, und nach N läuft das Massiv in ein ziemlich flaches Seeufer aus.

In den von Detritus und Humus angefüllten Mulden, Spalten und Rinnen haben sich Alpenrosengebüsch mit mancherlei Gras und Blumen zu dichten Beständen entwickelt. Dazwischen aber erstrecken sich vielerorts in dem vom Gletscher glatt geschliffenen Gestein flache Rinnen, in denen Schmelz- und Regenwasser, aber auch Sickerwasser aus den Alpenrosenbeständen und aus Felsritzen abfließt oder absickert. Auf diesem Felsmassiv läßt sich eine ganze Reihe von Biotopen auseinanderhalten, die durch ihre ökologischen Verhältnisse und demgemäß auch durch ihre Vegetation weitgehend verschieden sind. Wir haben unter ihnen die folgenden einer Untersuchung unterzogen:

1. Scheitel- und Stirnflächen des nackten Gesteins

Sie werden nur von Niederschlägen benetzt und liefern die trockensten Standorte des Rundhöckermassivs.

Auf ihnen fehlen die Algen. Um so üppiger sind sie von Flechten besetzt. Vielerorts schließen auf solchen Felsflächen die Flechtenlager so dicht aneinander, daß von der Gesteinsoberfläche nichts mehr zu sehen ist.

Am auffallendsten unter dieser Flechtenvegetation ist immer, und nicht nur auf den Felsen unseres Rundhöckermassivs, sondern im gesamten Gneisgebiet von Barberine, *Rhizocarpon geographicum,* dessen gelbe Lager weithin leuchten. Daneben sind noch zahlreiche andere Arten überaus reichlich vertreten. Wir haben unter ihnen die folgenden notiert:

Rhizocarpon alpicola
Rhizocarpon badioatrum
Aspicilia cinerea
Aspicilia alpina
Haematomma ventosum
Acarospora fuscata
Acarospora chlorophana
Physcia stellaris
Thamnolia vermicularis
Lecanora atra
Candelariella vitellina
Lecidea latypaea
» *fumosa*
» *cinereoatra*
Diploschistes scruposus
Psoroma lanuginosum
Gyrophora polyphylla
Gyrophora cylindrica
Umbilicaria pustulata
Parmelia saxatilis
Parmelia prolixa
Placodium saxicola
Placodium chrysoleucum
Caloplaca elegans
Lecidea confluens
Parmelia encausta
Parmelia stygia
Cladonia uncinata
Alectoria lanata
Alectoria ochroleuca
Cetraria islandica
Cetraria cucullata

2. Mehr oder weniger stark geneigte Flächen von Stirnwänden und flachen Mulden, die Riesel- und Sickerwasser aus höheren Lagen ableiten (Tafel 11 b)

Unter diesen Standorten sind die Benetzungsstufen 3—5 mit allen Übergängen vertreten. Entsprechend diesen Feuchtigkeitsverhältnissen zeigt sich auch ihre Vegetation. Auf der einen Seite (höchste Feuchtigkeit) schließt sie an diejenige der Tintenstriche an, auf der andern Seite (höchste Trockenheit) leitet sie zum Flechtenareal über. Solche Übergänge sind an vielen Einzelstandorten verwirklicht, so z. B. in den flachen Rinnen; längs der tiefsten Stelle ihres Querprofils zeigen sich solche Standorte am häufigsten und während der längsten Dauer benetzt, während nach den Rändern der Rinne zu Intensität, Dauer und Häufigkeit der Benetzung abnehmen.

Immer finden wir in solchen Rinnenvertiefungen (Mat. 682—685) als dominierendes Element *Gloeocapsa sanguinea* und *Stigonema minutum*. Die erstere ist im st. *col. fam. lam.*, also im Zustande mittelweiter, intensiv rot gefärbter Hüllen vertreten längs der Mittellinie der Rinne, während ihre Lager um so enghülliger werden, je weiter auswärts, das heißt je näher dem Rande der Mulde das Material gesammelt wurde. *Stigonema minutum*, das in umfangreichen Lagern sehr üppig vertreten ist, liegt an den Stellen höchster Benetzungsdauer, also längs der Mittellinie, in freien, unverpilzten Lagern vor. Je weiter aber ihr Wuchsort außerhalb dieser Linie liegt, um so stärker sind ihre Lager verpilzt, und in den trockensten Orten liegt die Alge ausschließlich als gut ausgebildete Ephebe-Flechte vor. Ihre dunkelolivgrünen Lager bilden alsdann auf dem Gestein dichte, oft m^2 umfassende Rasen. Außer den beiden genannten Algen haben wir keine weiteren finden können.

3. Kleine Wasseransammlung von ca. 30 cm Durchmesser und 4 cm Tiefe auf horizontaler Gneisbank, am Ostufer des Sees beim Hütten-Restaurant.

Der Grund der Wasseransammlung ist mit kleineren Gneissplittern, Flugstaub und Pflanzenresten bedeckt. Während längerer Perioden trocknet der Standort aus.

Im Grundschlamm dieser Pfütze (Mat. 686) findet sich ein individuenreicher Bestand von *Chroococcus minutus* in zumeist zwei-, seltener ein- oder vierzelligen Lagern. Alle Zellen weisen in ihrem Plasma 2 bis 10 deutlich sichtbare Einschlüsse (Ectoplasten) auf. Durch dieses Merkmal unterscheidet sich unsere Alge von *Chroococcus minutus*, der in Migulas *Cryptogamae Germaniae* et *Helvetiae exsiccatae Fasc.* 26 und 27 ausgegeben wurde. Wir glauben aber nicht, daß dieser Unter-

schied es notwendig macht, unser Material zu einer eigenen systematischen Einheit zu erheben.

Neben *Chroococcus,* der wohl 90 % des Bestandes ausmacht, notierten wir : *Synechococcus aeruginosus, Clamydomonas* sp., *Haematococcus pluvialis, Calothrix parietina, Plectonema* sp. und einige Kieselalgen (Tafel 10 b).

Wir haben 4 derartige Wasserpfützen untersucht und darin immer die 3 erstgenannten Arten gefunden, wobei das eine Mal *Chroococcus minutus,* das andere Mal *Haematococcus pluvialis* vorherrschte.

d) Das Gebiet des anstehenden Kalkes

Im Kalkgebiet um den Barberinesee sind es hauptsächlich zwei Felsmassive, die sich für die Untersuchung der Vegetation besonders eignen: 1. eine auf der E-Seite des Sees unweit der Gneis-Kalk-Kontaktzone senkrecht aus dem Wasser aufsteigende Wand von etwa 5 m Höhe, und 2. ein, einen kleinen Fjord bildendes und stellenweise etwas unterhöhltes, etwa 20 m hohes Felsmassiv im oberen Drittel der E-Seeseite. Beide sind nur vom Boot aus zugänglich; so konnten Proben einzig aus dem Gebiet zwischen dem Wasserspiegel und einer Höhe von 2 m darüber gewonnen werden.

Die sehr rauhe Oberfläche des Gesteins ist an beiden Orten ziemlich einheitlich dunkelgrau gefärbt; diese Farbe ist hervorgerufen durch die Algenvegetation, die in sehr dünner oder mitunter 1—2 mm dicker Kruste dem Stein aufliegt.

An der hohen Felswand auf der W-Seite des Sees hellt sich in den höheren Regionen die Patina, die das Gestein färbt, auf. Offenbar ist dort, infolge rascher Oberflächenerneuerung durch Verwitterung und Steinschlag, die Vegetation weniger dicht als in den tieferen Lagen über dem See. Im einheitlichen Hellgrau dieser Flächen zeichnen sich, von weither sichtbar, Bänder von blaugrauer, aschgrauer Farbe ab, die, mehrere Meter breit, von der oberen Kante der Wand bis in geringe Höhe über dem Seespiegel herunterlaufen. In Farbe und Aussehen sind alle diese Bänder einheitlich. Sie stellen die Abflußstellen des über der Felskante sich sammelnden Riesel- und Sickerwassers dar und sind darum in ihrer Entstehung den Tintenstrichen des Silikatgebietes homolog. Es war zu erwarten, daß die verschiedene Färbung auf eine verschiedene Vegetation dieser « Graubänder » zurückzuführen sei.

Betrachten wir zunächst die Vegetation der gleichmäßig dunkelgrau gefärbten Flächen unserer, in die Untersuchung einbezogenen Kalkwände. Wir haben sie an 22 Stellen untersucht und eine dermaßen gleichmäßige, einheitliche Zusammensetzung der Vegetation beobachtet,

daß wir statt der 22 aufgenommenen Listen die Vegetation in einer einzigen darstellen können. Am 13. September 1941 notierten wir (Mat. 687; pH 7,41; Belichtung : Stufe IV) :

Gloeocapsa sanguinea,
st. *col., alpinus, fam. lam.*
st. *col., alpinus, perdurans*
st. *col., alpinus, germinans*
Gloecapsa Kützingiana,
st. *pleurocapsoides*
Scytonema myochrous
Scytonema myochrous,
st. *crustaceus*
Calothrix parietina
Tolypothrix sp.
Synechococcus aeruginosus

Diese Artenliste ist klein. 6 Spezies setzen die Vegetation so ausgedehnter und dicht besiedelter Felsflächen zusammen. Nur das Mengenverhältnis, in dem an verschiedenen Wuchsorter die Arten vertreten sind, ist vielfach, entsprechend den Besonderheiten der jeweiligen ökologischen Verhältnisse, insbesondere der Benetzung, Belichtung usw. verschieden; ebenso unterliegt das Vorherrschen bestimmter Entwicklungszustände gewissen Schwankungen. Diese lassen sich aus den Lebensbedingungen der Wuchsstelle heraus ohne Schwierigkeit erklären.

Unser Standort gehört in die IV. Stufe der Belichtung und 5. Benetzungsstufe (kurze Benetzungs-, lange Trockenperioden). Dieser Hinweis genügt, um die Tatsache zu verstehen, daß ausschließlich Cyanophyceen vertreten sind. Tatsächlich haben wir in sämtlichen 22 untersuchten Proben keine einzige Grünalge und kaum eine oder ein paar ausgebleichte Schalen verirrter Kieselalgen beobachtet. Die immer über allen anderen Arten dominierende *Gloeocapsa sanguinea* liegt ausschließlich in violetthülligen Lagern vor, meist, entsprechend der Trockenheit und der intensiven Insolation, im Zustande von Dauerzellen oder sonst sehr enghülligen Lagern mit derben, intensiv gefärbten Gallerthüllen. Dies ist wiederum in voller Übereinstimmung mit der Reaktion des Standortes, für die wir Werte von pH 6,84—7,71 bestimmten. Daß unter den gegebenen Standortsverhältnissen auch *Gloeocapsa Kützingiana* im Dauersporen-Stadium vorliegt, ist auch verständlich, ebenso, daß die Lager von *Nostoc* vielfach stark verpilzt sind und daß *Collema*-Flechten in frühesten Entwicklungsstadien reichlich vorhanden sind.

Besonders aufschlußreich ist die Betrachtung der in dem vorliegenden Material vertretenen *Scytonema*-Lager. Folgt man bei ihrer Bestimmung der gebräuchlichen Bestimmungsliteratur, so muß man zwei Arten, *Scytonema myochrous* und *Sc. crustaceum* auseinanderhalten. Die Untersuchung der Barberine-Materialien hat uns eines andern belehrt und uns zu der Auffassung geführt, daß *Scytonema crustaceum* eine, durch die ökologischen Verhältnisse der Wuchsstelle bedingte Standortsmodifikation des *Scytonema myochrous* ist.

Der Typus der Art, der durch die reichlichen und gut ausgebildeten freien Doppelverzweigungen charakterisiert ist, zeigt sich in um so schönerer Ausbildung, je nasser der Standort ist. *Scytonema crustaceum* dagegen liegt in « typischer » Ausbildung vornehmlich an sehr trockenen Standorten vor. An Stellen mittlerer Benetzungsgrade, wie sie auf unsern Kalkflächen am Barberinesee vorhanden sind, ist *Scytonema* in Lagern vertreten, die das eine Mal mehr nach *myochrous,* das andere Mal mehr nach *crustaceum* hinweisen. Vielfach liegen sogar in ein und demselben Thallus Fadenpartien vor, welche die Merkmale des echten *Sc. myochrous* tragen, während in geringer Entfernung andere Teile derselben Fäden alle Merkmale des bisherigen *Sc. crustaceum* zeigen. Unter diesen Merkmalen ist es ja in erster Linie dasjenige der « Schlingen », d. h. der geschlossenen Doppelverzweigungen, welches *Sc. crustaceum* kennzeichnet.

Das gründliche Studium, namentlich des Materials Nr. 687, führte uns zu der Auffassung, daß *Scytonema crustaceum* die Standortsform extrem trockener Wuchsstellen des *Scytonema myochrous* darstellt, wie wir umgekehrt in *Petalonema alatum* die entsprechende Standortsform von Biotopen höchster Benetzungsgrade zu sehen haben. Wir begründeten diese Auffassung in einer speziellen Arbeit (Jaag, 1943) und hatten bereits in einem früheren Kapitel (Abhängigkeit der Dicke der Gallerthüllen und -scheiden vom Benetzungsgrad des Wuchsortes) Gelegenheit, darauf hinzuweisen.

6. Im Gebiet der Jungfrau

Im Hochgebirge des Bündnerlandes und des Wallis, insbesondere am Piz Bernina, Piz Morteratsch, Piz Boval und Piz Margna, am Gornergrat und am Matterhorn hatten wir die Felsvegetation bis in Höhen von 3000—3300 m ü. M. nachweisen und untersuchen können. An allen diesen Orten bilden die Algen noch deutliche Tintenstriche, also dicht geschlossene Bestände, während die Flechten meist in der lockeren Vergesellschaftung weniger Arten vertreten sind. Im Gebiete der Jungfrau wollten wir die Lithophyten bis an die Grenze des ewigen Schnees, d. h. bis in Höhen von rund 4000 m ü. M. verfolgen.

Wir wählten zu dieser Untersuchung den Spätsommer (Ende August/ Anfang September 1942), also eine Jahreszeit, in der auf den Felsflächen, die überhaupt je vom Schnee befreit werden, der Schnee abgeschmolzen war. Die Untersuchung wurde während eines kurzen Aufenthaltes in der Hochalpinen Forschungsstation Jungfraujoch durchgeführt.

Eiger, Mönch und Jungfrau bilden jenes landschaftlich so unge-

heuer eindrucksvolle und darum über die ganze Erde hin berühmte Massiv, das die höchsten Erhebungen nicht nur des Berner Oberlandes, sondern auch der gesamten nördlichen Stammkette der Alpen in sich schließt. Unter den drei mit ewigem Schnee bedeckten Gipfeln erreicht derjenige der Jungfrau mit 4166 m die größte Höhe und wird nur vom Finsteraarhorn (4275 m) übertroffen.

Geologisch gehört das Gebiet den helvetischen Decken und unter ihnen der Morcles-Doldenhorn-Decke an, die sich über das Kristallin des Gastern-Massivs und seine Sedimentdecke geschoben hat. Die Gesteine dieser Decke liegen in umgekehrter Schichtenfolge und tragen zuoberst den kristallinen Kern, den Jungfraugranit, der die Gipfel nicht nur der Jungfrau und des Mönchs, sondern auch diejenigen der dazwischen liegenden Kuppen des « Hôtelfelsens » und des « Sphinx »-Felsens bildet.

Im ganzen Gebiet der Jungfrau tritt die Schichtenfolge dieser drei tektonischen Elemente sehr deutlich in Erscheinung, am auffallendsten und auf einen eng begrenzten Raum zusammengedrängt am Hôtelfelsen, jener etwa 80 m hohen Felskanzel, die westlich des Berghauses das Plateau Jungfraujoch nach S hin begrenzt und mit senkrechten Wänden nach dem Jungfraufirn abfällt.

Der im Kristallin des Gastern-Massivs liegende Fuß des Felsens ragt um etwa 8 m aus dem Eise des Jungfraufirns. Darüber folgt eine 13 m mächtige Schicht von Kalksedimenten des Oberen Jura (Malm), in der aber zwei Keile von zermalmten Gneisen eingelagert sind, und über dem Malm folgt, 14 m mächtig, der Jungfraugranit, der kristalline Kern der Morcles-Doldenhorn-Decke. Dieselbe Schichtenfolge sehen wir auch am Sphinxfelsen, im Gebiete des Berghauses und der Hochalpinen Forschungsstation sowie an den SE- und SW-Flanken des Mönchs.

Stünden diese Felsmassive in geringerer Höhenlage im Genusse ähnlicher jährlicher Niederschlagsmengen, wie sie ungefähr denjenigen des Jungfraujochs entsprechen, so würden sie gewiß mit Algen, Flechten und Moosen dicht bedeckt sein; denn auch das kleinste unter diesen Massiven, der Hôtelfels, wäre noch weitaus groß genug, um in Abflußbahnen von Riesel- und Sickerwasser der Besiedelung durch Algen günstige Vorbedingungen zu schaffen. Namentlich die wetterfesten Granite am Fuß und an der Kuppe des Felsens wären einer solchen Vegetation ein günstiger Wuchsort.

Hier im Hochgebirge aber finden wir eine andere Sachlage vor. Die nach S und W hin senkrecht abfallenden Wände des Hôtelfelsens sind vollkommen kahl. Von Flechten und Algen sind darauf keine Spuren zu erkennen. Nur auf der waagrecht liegenden Plattform des Felsgipfels

hat sich, vor allem im Gebiete der Absitzstellen der Bergdohlen, ein spärlicher Bestand von Flechten angesiedelt, in dem *Caloplaca elegans, Rhizocarpon geographicum, Lecidea confluens, Candelariella vitellina* und einige andere Flechten am reichlichsten vertreten sind.

Noch ärmer ist die Vegetation des Sphinxfelsens. Obwohl auch seine Kuppe aus Jungfraugranit besteht und wie diejenige des Hôtelfelsens im Sommer schneefrei ist, konnten wir von Algen keine Spur und von Flechten nur spärliche, weit auseinander liegende Lager finden. Auch auf dem im Malm liegenden Felsband über dem Berghaus und der Forschungsstation oder den Granitfelsen, auf denen diese Bauten ruhen, ist keinerlei Vegetation zu erkennen.

Steigen wir nun aber höher, erklettern z. B. vom Mönchsjoch aus die E-Wand des Mönchs bis zum Rande des ewigen Schnees in zirka 3800 m ü. M., so begegnen wir zwischen ausgedehnten Steilflächen, die dem Auge völlig vegetationslos erscheinen, Felsbändern, die mit Flechten reich bewachsen sind. Wir finden dort vorzugsweise *Rhizocarpon geographicum, Rhizocarpon alpicola, Umbilicaria polyphylla, Lecanora badia, Candelariella vitellina, Caloplaca elegans, Haematomma ventosum* usw. In Felsspalten wuchern da und dort Saxifraga-Rasen in ausgedehnten Polstern. Vielfach sind die Flechten in geraden oder gekrümmten Linien auf dem Gestein ausgerichtet. Sie nehmen den Anfang ihrer Entwicklung meist in kleinen und kleinsten Ritzen, Spalten und Vertiefungen des Gesteins, und beim ersten Zuschauen könnte man den Eindruck bekommen, die Flechten selbst hätten diese Vertiefungen im Gestein geschaffen, so innig schmiegen sie sich diesen an. Dies ist aber nicht der Fall. Die Flechten nützen nur die durch die Verwitterung entstehenden Risse als Ankerplätze für ihre Rhizoiden und das darin kapillar zurückgehaltene Wasser für sich aus. Ritzen und Risse im Gestein sind die Stellen, von denen aus die Flechtenvegetation ihren Anfang nimmt.

Im Gebiete des Mönchs folgen die Flechten den Abflußspuren des spärlich fließenden Schmelzwassers. In andern Gebieten fanden wir solche Wasserspuren von Algen bedeckt, hier dagegen von Flechten, und die noch trockeneren Standorte, die in andern Untersuchungsgebieten den Flechten zukamen, sind hier vegetationslos. Hier im Hochgebirge ist in der Abhängigkeit der Besiedelung von den Feuchtigkeitsverhältnissen des Standorts also eine Verschiebung eingetreten, und diese hilft uns, die Vegetationsverhältnisse im Gipfelgebiet der Jungfrau und des Mönchs zu erklären.

Der kompakte Granit ist hier ziemlich glatt, wenig gespalten und auch an der Oberfläche nur von verhältnismäßig wenigen Rissen und

Ritzen durchzogen. Das bißchen Wasser, das auf diesen senkrechten Flächen, auf denen kein Schnee liegen bleibt und kein Schmelzwasser abfließt, wird von der Sonne in kürzester Zeit weggetrocknet. Während der Nacht und des größten Teils des Tages sind diese Gesteinsoberflächen trocken. So stellt dieser Granitfels einen extrem ariden Standort dar, der trotz der hohen jährlichen Niederschlagsmenge der Gegend sogar den Flechten zu trocken ist. Diese werden auf jene begünstigten Felsflächen zurückgedrängt, wo Schmelzwasser zeitweise abfließt, oder wo in Ritzen und Spalten geringe Wassermengen während bestimmter Zeit zurückgehalten werden, also auf jene Stellen, die in tiefern Lagen von ausgedehnten Algenbeständen besiedelt werden. Hier im Hochgebirge ist in sonnenexponierter Lage trotz der hohen Niederschlagsmenge der Gegend der Standort, gemessen an den Ansprüchen der Algen, zu trocken. Ähnlich liegen die Verhältnisse in dem unter dem Jungfraugranit anstehenden Hochgebirgskalk, auf dem Algen ebenfalls völlig fehlen, während, wie auf dem Granit, die Flechten, hauptsächlich *Verrucaria* sp., die Abflußstellen des Schmelzwassers bewohnen. Vom Mönchsjoch (ca. 3500 m ü. M.) bis zum Gletscherrand (ca. 3800 m ü. M.) zeigen sich in den Vegetationsverhältnissen kaum Unterschiede.

An der SE-Flanke der Jungfrau liegen die Verhältnisse auf weite Strecken hin ähnlich. Große Flächen sind dort vegetationslos, andere dagegen mit Flechten so dicht besetzt, daß sie mit ihrer gelbgrünen *(Rhizocarpon geographicum)* oder orange-roten *(Caloplaca elegans)* oder schwarzen Farbe weithin erkennbar sind. Die gewaltige Felswand an der S-Flanke der Jungfrau birgt aber auch ausgedehnte, typische Tintenstriche (Tafel 12 a). Diese reichen bis unweit unterhalb des Berggipfels, also bis in Höhen von rund 4000 m ü. M. Diese Tintenstrichgebiete stellen Felsflächen dar, wo Schmelzwasser während des Hoch- und Spätsommers sozusagen jeden Tag während einiger Stunden abfließt oder absickert.

Tintenstriche kommen also in den Alpen bis in die größten Höhen vor, sofern hinsichtlich der Benetzung günstige Verhältnisse gegeben sind. Die höchstgelegenen Tintenstriche, die wir im Laufe unserer gesamten Untersuchungen beobachten konnten, sind diejenigen unter dem Jungfraugipfel. Beim Aufstieg vom Rottalsattel zum Jungfraugipfel sind sie gut sichtbar. Sie sind aber leider nicht zugänglich, und wir können darum nichts aussagen über die Zusammensetzung ihrer Vegetation. Es dürfte sich dabei aber, ähnlich wie in den höchstgelegenen Tintenstrichen des Matterhorns und des Piz Boval, um eine Massenentfaltung von *Gloeocapsa sanguinea* und eventuell *Stigonema minutum* handeln (Tafel 12 a; Tintenstriche sind leider auf dem Bilde nicht sichtbar).

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, daß die Algenvegetation in Europa keine klimatische Höhengrenze kennt. Denn es ist durchaus zu erwarten, daß Tintenstriche bis zum Gipfel des Mont Blanc reichen würden, sofern dort schnee- und eisfreie Flächen auf einem nicht allzu rasch abwitternden Gestein der Ansiedelung von Algen zur Verfügung stünden. Diesbezügliche Untersuchungen müssen aber noch in beträchtlichem Maße erweitert werden.

Verfolgen wir die Kryptogamenvegetation nun bergabwärts, so sehen wir, daß die gewaltigen, senkrecht abfallenden Kalkwände über dem Eigergletscher flechten- und algenfrei sind. Bei der Station Eismeer der Jungfraubahn lassen sich solche Wände überblicken. Wohl wurzeln in erdgefüllten Felsnischen Horste von *Poa alpina*. Flechten und Algen aber fehlen. Ihnen ist die glatte Wand zu trocken.

Betrachten wir nun die N-Flanke des gesamten Massivs Eiger-Mönch-Jungfrau von der Kleinen Scheidegg aus, so sucht man in den Gipfelzonen, die beinahe das ganze Jahr hindurch vereist sind, Tintenstriche umsonst. Aber von jener Höhenlage an, wo das Eis abschmilzt, wo also Schmelzwasser abfließt, erscheinen sofort deutliche Algenbänder, und diese nehmen an Zahl und Größe talwärts immer zu. Die Eiger-Nordwand, die unter dem Eigergletscher abfallende N-Flanke des Schwarzmönchs und diejenige des Silberhorns zeigen Tintenstrichgebiete von sehr eindrücklicher Ausbildung und lassen damit erkennen, daß auch die glatte Oberfläche des Hochalpenkalks von dichten Algenbeständen bedeckt sein kann, wenn diesen nur während genügend langer Dauer Wasser zur Verfügung steht.

Der Weg vom Berghaus nach dem Plateau des Jungfraujochs (3460 m ü. M.), dem Hôtelfels und dem Eispalast (einem in den Jungfraufirn kunstvoll eingehauenen, weitläufigen Raum) führt über eine durch einen Bretterverschlag nach der Gletscherseite hin abgeschlossene Galerie der nackten, senkrecht abfallenden Felswand entlang. Diese liegt ein Stück weit im Gneis und ist während langer Perioden, im Sommer wohl andauernd, feucht, an manchen Stellen sogar von einem sehr dünnen Film fließenden Wassers benetzt.

Durch die Bretterwand ist die Gesteinsoberfläche der direkten Besonnung entzogen, aber durch einige Fenster fällt diffuses Tageslicht auf den Fels. Dieser ist an den Stellen mäßiger Belichtung von einem dichten, grünen Algenüberzug bedeckt. In dem davon gefaßten Material 698 bestimmten wir folgende Arten :

Chloridella neglecta Pascher, eine kugelige, einzellige Heterokontenalge, die an Individuenzahl die übrigen Arten weit übertrifft, sodann

Hormidium flaccidum A. Br. *Stichococcus bacillaris* Gay *Coccomyxa cf. turicensis* Jaag *Chamaesiphon subglobosus* (Rostaf.) Lemmerm. *Phormidium fragile* *Phormidium autumnale*	Diese Arten sind ebenfalls sehr reichlich und ungefähr gleich stark vertreten, erreichen die erstgenannte aber an Individuenzahl nicht.

An den Abflußstellen des Schmelzwassers bildet *Phormidium autumnale* ausgedehnte, dunkle, blaugrüne, schleimige Lager in fast reinem Bestande.

Die hier aufgeführten Arten verleugnen die Ansprüche nicht, die wir von ihnen auch aus der Ebene kennen. Dort bildet *Phormidium autumnale* auf dem flachen Grund und den Ufern von Flüssen weit ausgedehnte Bestände, vor allem in der kalten Jahreszeit. Der im Sommer andauernd benetzte, im Winter dagegen von einer Eiskruste bedeckte Wuchsort mit verhältnismäßig schwacher Belichtung auf dem Jungfraujoch entspricht also weitgehend dem Standortstyp, den die Blaualge in der Ebene bewohnt. Auch die im Material festgestellten Grünalgen kennen wir bereits aus der Ebene. Dort bilden sie an den der direkten Besonnung entzogenen Stellen, auf Baumstämmen, beschattetem, feuchtem Fels usw. die bereits mehrfach erwähnten, fast reinen Bestände. Der extrem hochgelegene Wuchsort hindert also diese Algen an ihrer Entwicklung in keiner Weise. Wenn sie auf den freien Felsflächen des Jungfraumassivs und anderer Gebiete im Hochgebirge nicht zu finden sind, so liegt dies allein am Fehlen geeigneter Standorte, insbesondere genügender Feuchtigkeit und, was die grünen Algen anbetrifft, in erster Linie des Schutzes vor direkter Besonnung.

Dies gibt uns die Erklärung für die Verarmung an Arten in den höchstgelegenen Gebieten des Gebirges : es ist das Fehlen geeigneter Standorte. Sobald diese gegeben sind, finden wir auch eine große Zahl derjenigen Arten, die wir aus der Ebene kennen.

7. Bei Mels (480 m ü. M.)

Unweit hinter dem Bahnhof Mels, jenseits der Seez, ist in einem früher ausgebeuteten Steinbruch der graue Melser Sandstein angeschnitten. Dieser Quarzitsandstein gehört der untern Trias (Buntsandstein) an und enthält in einem Bindemittel aus Sericit und Quarz weisse und blaßrötliche Quarz- und Feldspatkörner. Etwas weiter talabwärts schließt sich ihm der rote Verrucano an, eine permische Ablagerung aus metamorphen Konglomeraten, Breccien, Quarzitsandsteinen, Sandsteinen, Tonschiefern, vulkanischen Tuffen usw.; er ist ganz ein Silikatgestein.

Dieser Steinbruch, dessen senkrechte, etwa 8 m hohe Wände nach N und NW exponiert und auf ihrem Scheitel mit Wald bestanden sind, ist für unsere Untersuchungen in besonderer Weise geeignet, weil hier auf saurem Substrat in geringer Höhenlage, nördlich der Alpen, eine reiche Algenvegetation ausgebildet ist und deren Vergleich mit derjenigen des Silikatgesteins südlich der Alpen und im Hochgebirge interessante Schlüsse zuläßt.

Wir haben in diesem eng begrenzten Untersuchungsgebiet unter Berücksichtigung der verschiedenen ökologischen Verhältnisse der einzelnen, unweit nebeneinander liegenden Standorte 14 Materialien untersucht (Tabelle 34). Nr. 358 entstammt einer in jüngster Zeit durch Sprengung freigelegten Felsoberfläche, die nach NW exponiert ist und durch den darüber anstehenden Laubwald beschattet wird (Belichtung Stufe I); das Material stammt aus dem Bezirk eines durch seine Vegetation lebhaft grün gefärbten Rieselwasserstreifens. Außerhalb dieses letzteren ist der graue Fels vegetationsfrei. Diese lebhaft grüne Algenkruste besteht zur Hauptsache aus *Protococcus viridis,* dem vereinzelte Lager eines, ohne Reinkulturen kaum bestimmbaren *Cystococcus,* sodann verstreut liegende Einzelzellen von *Synechococcus aeruginosus,* beigesellt sind.

Dauern die Perioden der Benetzung länger, ist die Menge des abfließenden Rieselwassers größer und die Felsoberfläche seit längerer Zeit der Luft ausgesetzt, so tritt an die Stelle der Grünalgen ein Überzug von Blaualgen. Insbesondere *Schizothrix,* eine Alge, die sich mit keiner der bis heute beschriebenen Arten vollkommen identifizieren läßt und am ehesten mit *Schizothrix arenaria* übereinstimmt, bildet ausgedehnte zusammenhängende Krusten, in denen Kalk gefällt wird. Wird der Fels aber trocken und zeitweise besonnt, so schrumpfen diese Lager, lösen sich in Form von Schuppen und Fetzen vom Fels ab und werden vom nächsten größeren Rieselwasser weggespült (Mat. 359, Tafel 13 a).

Die nach W exponierte senkrechte Wand (Tafel 12 b) zeigt eine ziemlich glatte Oberfläche, die seit vielen Jahrzehnten freigelegt ist und die annähernd auf der gesamten Fläche durch Riesel- und Sickerwasser zeitweise, an verschiedenen Stellen aber während verschieden langer Dauer, benetzt wird; Belichtung: Stufe II. Der Fels zeigt sich demgemäß im Schmucke einer dicht geschlossenen Algendecke, die nur da fehlt, wo die Oberfläche durch die Absplitterung äußerer Gesteinslamellen in jüngster Zeit erneuert wurde. Da durch diese Absplitterung fortwährend neue Felsflächen freigelegt werden, läßt sich auf diesen die Aufeinanderfolge der sich ansiedelnden Arten, die Entwicklung der Tintenstrichvegetation schön verfolgen. Ihre jüngsten Stadien liegen in den Materialien Nrn. 101, 105 und 114 vor. Ihre Artenzahl ist sehr

gering. So sind in Material 114 nur zwei Arten vertreten, *Gloeocapsa sanguinea* im Zustande mittelweiter und mittelstark rot gefärbter Hüllen und *Stigonema minutum*. Dieses tritt gegenüber der ersteren, die wohl 70 % der Individuen (bzw. Kolonien) ausmacht, stark zurück. Nrn. 101 und 105 weisen dieselben Arten auf; *Gloeocapsa sanguinea* bestreitet in diesen Materialien 90—95 % des gesamten Bestandes, während *Stigonema* etwas mehr als in Nr. 114 zurücktritt. Dagegen sind zahlreiche Zellen, mitunter auch Zellnester, von *Mesotaenium macrococcum* var. *micrococcum* eingestreut.

Etwas weiter fortgeschrittene Stadien der Vegetationsentwicklung liegen in den Materialien Nrn. 103, 102, 104 und 124 vor. Im wesentlichen, namentlich im Vorherrschen der *Gloeocapsa sanguinea* und des *Stigonema minutum*, zeigen sie dasselbe Bild wie die vorigen Materialien; aber weitere Arten haben sich dazu gesellt. Als neue Elemente treten auf : *Tolypothrix* cf. *epilithica* (Nr. 103), *Scytonema myochrous* st. *crustaceus* und *Nostoc microscopicum* (Nr. 102), *Culothrix parietina* (Nr. 104) und *Gloeocapsa nigrescens* (Nr. 124). Interessant ist das Auftreten von *Gloeocapsa sanguinea* mit violett gefärbten Hüllen in den drei letztgenannten Materialien. Diese Erscheinung läßt sich unschwer erklären durch die Reaktion des Sickerwassers, die sich mit pH 6,6 im Bereich des Farbumschlagspunktes des Gloeocapsins befindet.

Gut entwickelte Tintenstriche sind in den Materialien Nrn. 123 und 125 vertreten. Der allgemeine Aspekt im mikroskopischen Bild hat sich auch hier nicht verändert. Wohl ist eine ganze Reihe neuer Formen dazugekommen. Diese aber treten gegenüber den Hauptarten *Gloeocapsa sanguinea* und *Stigonema minutum*, die zusammen immer noch 90—95 % der vorhandenen Lager ausmachen, stark zurück. Die neuen Elemente erscheinen unter den Hauptvertretern eher spärlich eingestreut, wenn sie auch gelegentlich in größeren Nestern, wie *Scytonema crustaceum*, oder sogar in ausgedehnten Beständen, wie *Trentepohlia aurea*, auftreten können. Die neu hinzugekommenen Arten sind : *Gloeocapsa punctata, Synechococcus aeruginosus, Scytonema myochrous* st. *crustaceus, Calothrix parietina, Phormidium favosum, Microcoleus paludosus, Microcystis* cf. *parasitica, Schizothrix* cf. *arenaria, Trentepohlia aurea* und Flechtenanfänge, insbesondere Lichenisationsstadien der Lager von *Nostoc sphaericum*.

Diese Liste zeigt, daß in den Materialien Nrn. 123 und 125 ökologisch nicht ganz einheitliche Standorte in die Untersuchung einbezogen wurden. *Trentepohlia aurea* weist auf einen Standort hin, der während langer Perioden trocken liegt und unter schwacher Belichtung steht (Stufe II), die Flechtenanfänge sogar auf Felsflächen, die nur von Niederschlägen benetzt werden. Sie leiten zu dem Areal der voll ent-

Tab. 34

Material Nr.	123	125	124	104	102	103	105	114	101	91	353	445	358	359
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., Ralfsianus*														
st. *col., fam. lam.*	4; 5	4; 5	4; 5	3; 3	4; 5	4; 5	5; 5	4; 5	4; 5	4; 5	3; 3	4; 5		
st. *col., magma*											1; 2			
st. *col., perdurans*														
st. *col., alpinus, fam. lam.*	+; 2	+; 2	+; 2	+; 2	+; 2							+; 2		
st. *col., alpinus, perdurans*										+; 2				
Gloeocapsa compacta														
Gloeocapsa punctata	+; 2	1; 2												
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*										+; 1				
Gloeocapsa nigrescens			+; 2											
Gloeothece fusco-lutea												+; 3		
Chroococcus tenax												+; 1		
Microcystis cf. *parasitica*		+; 2												
Synechococcus aeruginosus	+; 1	+; 1											+; 1	
Stigonema minutum	2; 2	2; 2	2; 2	4; 5	2; 2	2; 2	1 + 2	2; 2	1; 2		2; 2			
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*	1; 2	1; 2		1; 2	1; 2									
Calothrix parietina	+; 2	+; 2	+; 2	+; 2						+; 2	+; 2			
Dichothrix Orsiniana											+; 2			
Phormidium favosum	+; 2	+; 2												
Microcoleus sociatus											+; 2			
Microcoleus paludosus	+; 2	+; 2												
Tolypothrix cf. *epilithica*	+; 2	+; 2				1; 2					+; 2			
Schizothrix cf. *arenaria*		+; 2												5; 5
Nostoc sphaericum	+; 2	+; 2												
Nostoc microscopicum					+; 2							+; 2		
Melosira Roeseana	+; 1													
Trentepohlia aurea	+; 3	+; 2												
Mesotaenium macrococcum		+; 1					+; 1		+; 1		+; 1			
Protococcus viridis													5; 2	
Cystococcus sp.													0; 1	
Flechtenanfänge	+; 2	+; 2												

wickelten Flechten hinüber. Im Gegensatz dazu verraten *Microcoleus paludosus, Phormidium favosum* und *Schizothrix* cf. *arenaria* Stellen, über denen verhältnismäßig häufig Sickerwasser in beträchtlichen Mengen abfließt. Die Liste liefert uns so einen Querschnitt durch die auf der Felswand vertretene Vegetation, soweit Algen an ihr beteiligt sind.

Die Vegetation entwickelt sich auf unserer Felswand noch über das Stadium der Tintenstriche hinaus, indem sich auf ihren nur regenbenetzten Stellen reichlich Flechten einstellen. Überdies aber entfalten sich auch ausgebreitete Moosrasen auf dem mehr oder weniger glatten Fels. Diese nehmen ihren Ausgang in Ritzen und Löchern des Gesteins, ausgefüllt von feiner Erde, die durch das herabrieselnde Wasser aus dem über der Wand anstehenden Waldboden mitgeführt wird. Solche Erdkrümchen kleben sich aber auch auf der schleimigen Oberfläche der Cyanophyceenalgen an, so daß diese ganz mit brauner Erde bedeckt sein können; diese Krusten werden von Moosprotonemen, *Trentepohlia* usw. durchwuchert, und dadurch immer fester zusammengehalten, so daß die dichten Moosrasen einer höheren Vegetation als Ausgangspunkt dienen können. In ihnen setzen sich schließlich Blütenpflanzen an.

Gesamthaft betrachtet, lassen sich in den angeführten Artenlisten die ökologischen Verhältnisse der verschiedenen Standorte deutlich erkennen. Die der Sonne abgewandte Exposition verrät sich in der verhältnismäßig schwachen Färbung der Hüllen von *Gloeocapsa sanguinea,* im Vorhandensein der *Gloeocapsa punctata,* deren Hüllen ungefärbt sind, und im reichlichen Auftreten von Grünalgen, unter denen *Trentepohlia aurea* in größeren Beständen, *Protococcus viridis* sogar als die über alle anderen Algen dominierende Art auftreten kann. Die saure Natur des Gesteins tritt in der Rotfärbung der Hüllen von *Gloeocapsa sanguinea* und in der starken Entfaltung von *Stigonema minutum* in Erscheinung. Daß in verschiedenen Materialien Übergänge von der Rot- zur Violettfärbung der Hüllen angedeutet sind, zeigt, daß die Reaktion des Riesel- und Sickerwassers dem Umschlagspunkt des Gloeocapsins, also einem pH-Wert von 6,5, nahe ist.

8. Bei Erstfeld

Das Gebiet um Erstfeld, das wegen des anormalen Kontaktes zwischen den kristallinen herzynischen Gesteinen des Aarmassivs und dessen Sedimentdecke das besondere Interesse der Geologen auf sich gezogen hat, eignet sich auch zum Studium der Algenvegetation in hervorragendem Maße, weil hier in demselben Makroklima, derselben Höhenlage und Exposition das basische und das saure Substrat unmittelbar aneinanderstoßen.

In mächtigen Felswänden steht unterhalb des Dorfes Erstfeld zu beiden Seiten der Reuß der autochthone Malmkalk (Argovien, Sequanien, Portlandien) in SW-Exposition an, in vielen Verfaltungen steil nach S ansteigend, während auf der Höhe des nördlichen Dorfeinganges der Erstfelder Gneis, ein Orthogneis von 74—70 % SiO_2, in nicht weniger senkrechten Wänden mit steil ansteigender Kontaktzone unter dem Kalk zum Vorschein kommt, und dessen gewaltige Felswände bis zum Gotthard das Reußtal einschließen.

Klimatisch liegt die Gegend von Erstfeld am Übergang vom ozeanischen zum Kontinentalklima. Sie zeigt eine mittlere Niederschlagsmenge von 140 cm und steht den Nord- und Südwinden (Föhn!) offen. Die Felsvegetation auf der rechten Talseite befindet sich indirekt unter dem Einfluß der überaus niederschlagsreichen (zirka 300 cm), hochragenden Bergwände des Schwarzgrates (2021 m), Belmetens (2417 m), Hohen Faulens (2518 m) und des Rinderstocks (2214 m), die steil gegen das Reußtal abfallen. Der Wald, der sie bedeckt, nimmt die Niederschläge der höheren Regionen in sich auf, um sie, wenigstens zum Teil, als Riesel- und Sickerwasser, da und dort auch in kleinen Sturzbächen, über die senkrecht abfallenden Kalk- und Gneiswände nach dem Talgrund abzuleiten.

Die vergleichende Untersuchung der Vegetation des Gneises einerseits und des Malms anderseits wurde in einer Höhe von 520 m ü. M. auf der rechten Talseite im Gebiete ihrer Kontaktzone oberhalb des unteren Dorfeinganges von Erstfeld vorgenommen.

a) Der Gneisfels

Wie kaum anderswo diesseits der Alpen zeigen die Steilwände mit ihren vom einstigen Reußgletscher gerundeten Formen sowie die dem Berghang vorgelagerten Felstrümmer eine einheitliche, dunkle, düstere Farbe, als ob sich in vergangener Zeit der Ruß der Gotthardbahnlokomotiven darauf niedergeschlagen hätte. Diese dunkle Patina besteht aber nicht aus Kohlenstaub, sondern aus einem geschlossenen Bestand von Blaualgen, wie wir ihn von den Tintenstrichen anderer Bergwände her kennen. Wenn in unserm Untersuchungsgebiet die Felsvegetation nicht in Form von Tintenstrichen, sondern in einer ganz einheitlichen Dunkelfärbung des anstehenden Gesteins und der Felsblöcke im Talgrund ausgebildet ist, so liegt dies in verschiedenen Faktoren begründet : hohe Niederschlagsmenge der Gegend, Reichtum und gleichmäßige Verteilung von Riesel- und Sickerwasser auf breiten Felsflächen und Dauerhaftigkeit, d. h. sehr langsame Verwitterung des Gesteins.

Aus der Nähe betrachtet zeigt die Algenschicht eine deutlich braunrote Färbung. Sie bedeckt den Fels lückenlos, liegt ihm äußerst eng an,

quillt aber bei Benetzung rasch auf und läßt sich alsdann leicht abnehmen.

Die Zusammensetzung dieser Algenschicht, die viele Tausende von Quadratmetern bedeckt, ist außerordentlich eintönig (Materialien 150 bis 156) : *Gloeocapsa sanguinea* und *Stigonema minutum* bestreiten wohl 99 % dieses ausgedehnten, dichten Bestandes, während *Plectonema*-Fäden, *Calothrix parietina* und *Synechococcus aeruginosus* nur spärlich beigemischt sind. Die erstgenannte Art, *Gloeocapsa sanguinea,* liegt in den verschiedensten Entwicklungszuständen vor, entsprechend den speziellen ökologischen Verhältnissen ihres Standortes : status *col., perdurans* und st. *col. magma* an trockensten, st. *col., fam. lam.* an mittelfeuchten und st. *col., Ralfsianus* an Sickerwasserstellen, sodann in schwachgefärbtem Zustande st. *pallidus* in Vertiefungen und Ritzen. Wie kaum anderswo läßt sich in diesem Material die Zusammengehörigkeit der als Arten getrennten *Gloeocapsa magma, sanguinea* und *Ralfsiana* nachweisen. Alle diese Entwicklungszustände gehen lückenlos gleitend ineinander über, entsprechend dem Grade der Benetzung und der Belichtung. Violetthüllige Gloeocapsa fehlt vollständig, was angesichts der sauren Reaktion des Riesel- und Sickerwassers (pH 5,81 bis 6,23) durchaus zu erwarten ist. Die beiden erstgenannten, dominierenden Arten zeigen etwa denselben Deckungsgrad. An vorspringenden, also trockeneren Stellen der Felswand ist die Vegetation der Algen vertreten durch eine solche von Flechten und Moosen, und zwischen diesen beiden Arealen liegt wie andernorts jene Zone, in der Pilzhyphen in die Algenlager hineinwachsen und die befallenen Zellen abtöten.

Die zum Teil hausgroßen Felsklötze, die am Rande des Dorfes zwischen Gärten und Wiesen liegen, ergeben dieselbe Artenliste wie die Felswände (Material 156). Nur herrscht das enghüllige Stadium von *Gloeocapsa sanguinea* (st. *magma*) fast unumschränkt, und dies wiederum in voller Übereinstimmung mit dem geringen Benetzungsgrad dieser Felsklötze, die nur von Niederschlägen befeuchtet werden.

b) Der Kalkfels

Unterhalb von Erstfeld, kaum 10 m neben jener Stelle, welcher die im vorigen Kapitel beschriebenen Proben entnommen sind, in genau der gleichen Höhe und Exposition, den gleichen Winden ausgesetzt und von denselben Niederschlägen und ungefähr derselben Menge von Riesel- und Sickerwasser benetzt, steht der Malmkalk in einer mächtigen senkrechten Wand an. Diese zeigt in ihrer Algenvegetation schon makroskopisch ein durchaus anderes Bild als das Urgestein. Auf dem Kalk zeigt sich die Algenkruste nicht in jener dunkeln Farbe, sondern in derselben bläulich-grauen Patina, welche, wie wir in den folgenden Kapiteln

sehen werden, den Steilwänden am Säntis, Bürgenstock, im Kalkgebiet des Hochgebirges, des Hochjura und dessen letzten Ausläufern im Schaffhauser Randen eigen ist.

Auf dieser Kalkwand ob Erstfeld wurden folgende Biotope untersucht :

1. Ein « Grauband », d. h. ein von Rieselwasser mäßig benetzter Streifen der senkrechten Felswand. Benetzungsstufe 3; pH 7,24; Belichtung : Stufe IV; Mat. 134.
2. Rückwand einer ca. 3 m tiefen Grotte, bergfeucht, aber nicht tropfend, schwach belichtet, pH 7,28; Belichtung: Stufe I; Mat. 133, 135, 137 und 139.
3. Horizontale Felsbank, auf die ziemlich regelmäßig Wasser aus etwa 10 m Höhe abtropft (1 Tropfen je Sek.), pH 7,25; Belichtung: Stufe II; Mat. 140.

Die Vegetation dieser Standorte ist in Tabelle 36 dargestellt.

Wie aus den ersten beiden Kolonnen der Liste hervorgeht, zeigt sich in unsern Materialien die violett pigmentierte *Gloeocapsa sanguinea* in der ganzen Mannigfaltigkeit ihrer Entwicklungszustände. Diese liegen nicht regellos durcheinander, sondern jeder Zustand charakterisiert je einen Standort von ganz bestimmten ökologischen Verhältnissen, sei es hinsichtlich des Benetzungsgrades, der Belichtung oder der Reaktion des Wassers. Solche Wuchsorte können eng begrenzt oder weit ausgedehnt sein, dicht nebeneinander oder weit auseinander liegen. Im allgemeinen vermischen sich verschiedene Entwicklungsstadien unserer Alge nur an Stellen, wo die unterschiedlichen ökologischen Verhältnisse ihrer Areale einander berühren.

Eine ähnlich weitgehende Variabilität zeigt in unsern Materialien das gelbe Element : *Gloeocapsa Kützingiana,* die im st. *fam. lam.,* im st. *rupestris* und im st. *pleurocapsoides,* also in genau den entsprechenden, durch den Benetzungsgrad der betreffenden Standorte bedingten Zuständen wie *Gloeocapsa sanguinea* vorliegt. Daß weiterhin *Scytonema* mit den drei Arten (im bisherigen Sinne), nämlich *Sc. crustaceum, Sc. myochrous* und *Sc. mirabile* und dazu gleichzeitig noch *Petalonema alatum* vertreten sind, dürfte ebenfalls kein Zufall sein; dieses gleichzeitige Vorkommen unterstützt unsere Auffassung, daß die bisher als distinkte Spezies betrachteten Algen Ausdrucksformen verschieden feuchter Standorte ein und derselben Art sind.

Stellenweise ist auch im Kalkgebiet *Gloeocapsa sanguinea* mit rotgefärbten Hüllen vertreten. Diese Tatsache kann uns nicht überraschen, wissen wir doch von andern Untersuchungsgebieten her, daß auch gelegentlich der Kalk von saurem Wasser überrieselt werden kann (Abfluß aus Moorgebiet usw.). In unserer Zone des Kalk-Gneis-Kontaktes,

wo Sediment- und Urgestein in ansteigender Berührungsschicht übereinanderliegen, sind die Vorbedingungen für diese Erscheinung durchaus gegeben.

Tabelle 36

Algenarten \ Materialien	134	133[1]	140
Gloeocapsa sanguinea,			
st. *col., alpinus, Ralfsianus* . . .	1,2	4,2	
st. *col., alpinus, fam. lam.*	3,2	2,2	
st. *col., alpinus, perdurans*	2,2	1,2	
st. *col., alpinus, germinans.* . . .	1,2		
st. *pallidus*	1,2	2,2	
Gloeocapsa Kützingiana, st. *fam. lam.*	2,2	2,2	
st. *rupestris*	2,2	2,2	
st. *pleurocapsoides*	1,2		
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*	1,2		
Scytonema myochrous	1,3	1,3	
Scytonema mirabile	1,3	1,3	
Petalonema alatum		2,2	
Nostoc microscopicum		2,2	
Synechococcus aeruginosus	1,1	1,1	
Schizothrix Lamyi			5,5
Tolypothrix epilithica	2,3		
Schizothrix lardacea	2,2		
Camptothrix repens	1,2		
		stellenweise	
Trentepohlia aurea		5,5	

[1] In dieser Kolonne sind die Materialien der Nrn. 133, 135, 137 und 139 zusammengezogen.

An lichtschwachen Stellen unserer Kalkwand, namentlich in Grotten und Höhlen (Mat. Nrn. 133—139) ist *Gloeocapsa sanguinea* mit äußerst schwach gefärbten oder völlig ungefärbten Hüllen vertreten. Wüßten wir nicht um die Abhängigkeit der Pigmentdichte von der Intensität der Belichtung, so müßten wir die Formen mit farblosen Hüllen zu *Gloeocapsa Grevillei* stellen. Da die Lager im st. *pallidus* aber durch alle Übergänge der Färbungsintensität mit typisch ausgebildeter *Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus* verbunden sind, so erscheint die Bedeutung der farblosen Formen durchaus klar.

Trentepohlia aurea und *Scytonema myochrous* st. *crustaceus* bilden in der Tiefe der lichtschwachen Grotte, der Material Nr. 139 entnommen ist, ausgedehnte, fast reine Bestände. Auf den Fäden der letztgenannten

Alge kleben reichlich die wenigzelligen Trichome einer noch wenig verständlichen Blaualge : *Camptothrix repens* W. et G. S. West. Geitler hegt Zweifel, ob dieser außer an unserem Standort bisher nur aus Amerika bekannten Alge der Rang einer eigenen Gattung wirklich zukomme. Tatsächlich ist *Camptothrix* manchen Zuständen, die wir bei *Nostoc microscopicum* an nassen Standorten oft beobachten, und die wir in Abb. 40 festgehalten haben, sehr ähnlich. Eine Identifizierung der in Frage stehenden Alge mit diesen *Nostoc*-Lagern ist aber vorläufig noch nicht möglich, und so möchten wir *Camptothrix repens* als Art bestehen lassen. Doch ist in dieser Frage das letzte Wort wohl noch nicht gesprochen.

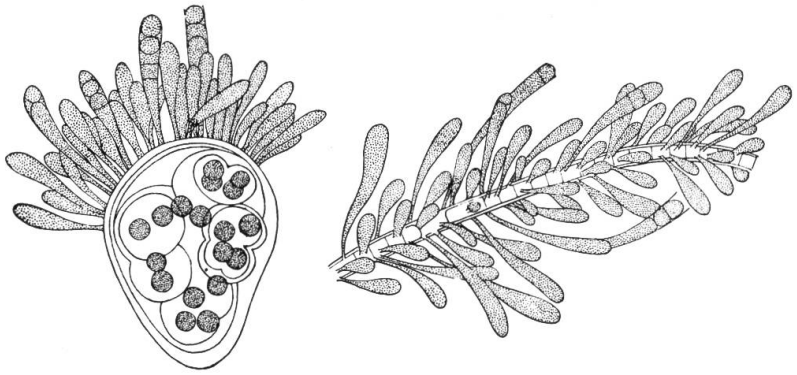


Abb. 40
Chamaesiphon curvatus als Epiphyt auf Lagern von *Gloeocapsa sanguinea* (links) und *Schizothrix fasciculata* (rechts). Aus der Spritzzone eines Wasserfalls oberhalb des Seealpsees am Säntis. Vergr. ca. 350

Die Vegetation des Kalkgesteins unterscheidet sich also in mehrfacher Hinsicht wesentlich von derjenigen des Gneises, nämlich :

1. in der Farbe. Die Gneisvegetation zeigt sich, aus der Ferne betrachtet, in einer sehr dunklen, aus der Nähe gesehen aber in braunroter Farbe; die Vegetation des Kalks erscheint im trokkenen Zustande hellgrau bis bläulichgrau, naß dagegen schmutzig dunkelgrau;
2. in der Dicke der Vegetationsschicht. Gneis : die Algenkruste ist außerordentlich dünn und der Gesteinsoberfläche innig angeklebt. Kalk : eine bis mehrere Millimeter dicke, stark verkalkte, verhältnismäßig leicht abnehmbare, da und dort abblätternde Kruste bildend;
3. in der Artenzusammensetzung. Gneis: neben *Gloeocapsa sanguinea* tritt *Stigonema minutum* als dominierendes Element auf und bestreitet wohl 50 % der Arealdeckung im Bestande. Diese Alge fehlt dem Kalkgebiet praktisch vollkommen. Die Kalkvegetation ist

wesentlich artenreicher als diejenige des Gneises, in welcher neben den beiden dominierenden Arten *Gloeocapsa sanguinea* und *Stigonema minutum* alle übrigen Arten stark zurücktreten;

4. in der Hüllenfärbung der *Gloeocapsa sanguinea*. Gneis: ausnahmslos rothüllige Kolonien; Kalk : Hüllenfärbung violett, nur in Ausnahmefällen rot.

9. Im Taminatal

Die Quellflüsse der Tamina entwässern das Gebiet der Sardona, in dem die Grenzen der Kantone Glarus, Graubünden und St. Gallen zusammenlaufen. Zunächst nimmt das wildbachartige Flüßchen seinen Lauf nach E durch das Calfeisental, das südlichste Tal des St. Galler Oberlandes, biegt bei Vättis nach NE, später nach N um und ergießt bei Ragaz sein Wasser in den Rhein. Nach S hin steht das Taminatal durch den Kunkelspaß mit Reichenau und dem Rheintal in Verbindung.

Die Tamina hat sich ihr Bett tief in die Gesteine der Helvetischen Decken (Mürtschendecke) eingegraben, so tief, daß es rund um das Dorf Vättis bis auf den parautochthonen und autochthonen Kern des Aarmassivs hinuntergreift. So treten im W und E des Dorfes Granit und Gneis an die Oberfläche, und über ihnen türmen sich die triasischen Gesteine, hauptsächlich vertreten in den hochragenden Wänden des Rötidolomits und des Quartenschiefers; dann folgen, bald in normaler, bald in eingewickelter Schichtenfolge, Dogger, Malm, Kreide und tertiäre Ablagerungen.

In diesem Untersuchungsgebiet widmeten wir unsere Aufmerksamkeit hauptsächlich der Vegetation :

1. des nordöstlich von Vättis anstehenden Granits,
2. des im Calfeisental anstehenden Rötidolomits,
3. des im Seewerkalk (obere Kreide) liegenden Gipfelgebietes des Drachenberges,
4. des Schrattenkalks oberhalb Wolfjoos,
5. des auf der linken Seite des Taminatales anstehenden Wildflyschs zwischen Ragaz und Pfäfers-Bad.

a) Das Gneisgebiet

Unter den durch die Alluvionen des Talbodens voneinander getrennten Gneisgebieten wurde dasjenige, das auf der linken Seite des Kreuzbaches nordöstlich Vättis unmittelbar über dem Fall ansteht, auf seine Algenvegetation hin untersucht. Der Gneis bildet dort (980 m ü. M.) eine nackte, etwas gerundete Kuppe mit zum Teil steilen und zum Teil mehr oder weniger stark geneigten, ziemlich glatten Wänden. Diese

sind nach S, SE und E exponiert und empfangen außer den Niederschlägen stellenweise Sickerwasser aus Felsritzen und aus höher gelegenen Beständen von Gras und Gebüsch.

Tabelle 38

Algenarten \ Materialien	129	401	425	405	420	128	407	123
Gloeocapsa sanguinea,								
st. *pallidus*		1,2			2,2			
st. *col., fam. lam.*	2,2	2,2	3,2	3,2	1,2	1,2	1,2	2,2
st. *col., magma*		1,2	2,2					
st. *col., alpinus, fam. lam.* .				3,2				2,2
st. *col., alpinus, perdurans* .					2,2	1,1	1,2	1,1
verpilzt		2,2	1,2		1,2	1,2		
Gloeocapsa Kützingiana,								
st. *fam. lam.*				2,2	1,2			1,2
st. *rupestris*				2,2			1,2	
st. *pleurocapsoides*				1,2		1,1	3,1	2,1
verpilzt				2,2			2,2	
Gloeocapsa nigrescens . . .		1,2	1,2					
Stigonema minutum	4,5	3,2	1,2	2,2	1,2			
Chlorogloea microcystoides . .					1,2			
Scytonema myochrous,								
st. *crustaceus*		1,2	1,2			1,2	1,2	2,3
verpilzt		1,3	1,3		1,3			
Dichothrix Orsiniana						5,5		
Tolypothrix Elenkinii					1,2		2,2	
Chroococcus turgidus					1,1			
Synechococcus aeruginosus . .	1,1				1,1			
Trentepohlia aurea					1,2			
Microcoleus vaginatus . . .				2,2				
Nostoc microscopicum . . .					1,2			

In Tabelle 38 sind die Artenlisten der Vegetation von acht untersuchten Felsflächen zusammengestellt. Sie lehren uns nicht viel Neues, bestätigen aber die früheren Befunde in den übrigen Gebieten sauren Gesteins. Außerordentlich einförmig ist die Zusammensetzung der Materialien Nrn. 129, 401 und 425, die von trockensten, SE-exponierten Stellen stammen. Auch in der Ausbildung mittelweiter bis enger Hüllen bei allen vorhandenen *Gloeocapsa*-Arten, in der Verpilzung verschiedener Blaualgen und im st. *crustaceus* des *Scytonema myochrous* wirkt sich die geringe Feuchtigkeit des Standortes (Benetzungsstufe 5) aus. *Microcoleus vaginatus* und *Nostoc microscopicum* der Materialien Nrn. 405

und 420 deuten dagegen auf höhere Feuchtigkeit ihrer Wuchsorte hin. Die Reaktion des Substrats mit pH-Werten von 6,31—6,52 liegt im Bereich des Umschlagspunktes des Gloeocapsins. Dies kommt zum Ausdruck in den Materialien Nrn. 405, 420, 128, 407 und 123 im gleichzeitigen Vorhandensein rot- und violetthülliger *Gloeocapsa sanguinea* sowie im Zurücktreten von *Stigonema minutum*.

Tabelle 39

Algenarten \ Materialien	400	412	409	424	423
Gloeocapsa sanguinea,					
st. *col., alpinus, germinans*				1,1	1,2
st. *col., alpinus, perdurans*	1,1	1,1	1,1	1,1	1,2
st. *col., alpinus, fam. lam.*	2,2	+, 2	1,2		
st. *col., alpinus, Ralfsianus*	+, 1				
st. *col., fam. lam.*	+, 2				
Gloeocapsa Kützingiana,					
st. *germinans*		2,1	1,1		
st. *pleurocapsoides*	4,2	5,1	4,4	4,1	5,5
st. *rupestris*			1,2	1,2	
st. *fam. lam.*				+, 1	
Gloeocapsa Shuttleworthiana			1,1		
Scytonema myochrous, st. *crustaceus* .	+, 2	1,2			
Tolypothrix Elenkinii	1,3				
Chroococcus tenax	1,1				
Synechococcus aeruginosus		1,1			

b) Am Drachenberg

Die in Tabelle 39 zusammengestellten Artenlisten stammen aus dem Gebiet des Seewerkalks auf der Höhe des Drachenloches im Gipfelgebiet des Drachenberges, 2600 m ü. M. Sie wurden Sickerwasserstellen der nach E exponierten Steilwand entnommen. Benetzungsstufe 5, Belichtung: Stufe V; pH 7,01—7,29 (Tafel 13 b). Die extreme Trockenheit der Standorte erklärt die außerordentliche Einförmigkeit dieser Vegetation, die aus 7 Arten, in Material Nr. 409 aus nur 3 und in Nrn. 424 und 423 sogar aus nur je 2 Arten zusammengesetzt ist.

c) Auf dem Rötidolomit

Der Rötidolomit stellt einen Bestandteil der helvetischen Trias dar und entspricht dem oberen Muschelkalk der germanischen Fazies. Er ist ein schon aus der Entfernung kenntlicher dolomitischer Kalk oder Dolo-

mit, von äußerlich weißgelber bis gelbroter Farbe, karrig anwitternd. Oft ist er kieselig und enthält Kieselknollen.

Wir untersuchten seine Algenvegetation auf der rechten Seite des Calfeisentals an einem Felsband, das sich in etwa 1250 m ü. M. in E—W-Richtung südwestlich Vättis über dem Lauf der Tamina hinzieht.

Tabelle 40

Algenarten \ Materialien	421	130	126	426	425	127
Gloeocapsa sanguinea,						
st. *col., alpinus, perdurans*	2,1	3,1	2,1			2,1
st. *col., alpinus, fam. lam.*	1,2		2,2	4,2	2,2	1,2
st. *col., fam. lam.*					3,2	
st. *pallidus*					1,2	1,2
verpilzt				1,3		
Gloeocapsa Kützingiana,						
st. *pleurocapsoides*	3,1	1,1				
st. *rupestris*	1,2	1,2	1,2			
st. *fam. lam.*				1 2	1,2	
verpilzt	1,3		1,3			
Gloeocapsa nigrescens					1,2	
Calothrix parietina			1,2	1,2	1,2	
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*	1,2		1,2	1,3	1,3	1,2
Nostoc microscopicum		1,2	1,2	1.2		
verpilzt		1,3	1,3	1,3		
Chroococcus turgidus	1,1			1,2		
Plectonema sp.				1,2		
Trentepohlia aurea						2,3
Stigonema minutum					1,3	

Der Rötidolomit liegt dort unmittelbar auf dem Gneis. Er steht in einer senkrechten Wand an, in die an wenigen Stellen Sturzbäche tiefe Rinnen eingefressen haben. Die Felswand ist nach N exponiert. Die Reaktion des Riesel- und Sickerwassers liegt im Bereich von pH 7,08—7,35.

Unter den in einem Gebiet von etwa 100 m Länge am Fuße der Wand untersuchten Materialien haben wir die Artenlisten von 6 Stellen in Tabelle 40 zusammengestellt. Nrn. 421 und 130 wurden leicht vorstehenden Felsköpfen entnommen. Nrn. 126 und 127 stammen von etwas tiefer liegenden, also weniger stark belichteten und etwas feuchteren Wuchsstellen; Nrn. 426 und 425 wurden am Rand der Gischtzone eines kleinen Wasserfalles gesammelt.

Die Vegetation bietet weder hinsichtlich ihrer Artenzusammensetzung noch der Ausbildung der spezifischen Entwicklungszustände

eine Überraschung. Das in Nr. 425 in wenigen Lagern auftretende *Stigonema minutum* kann durch einen höheren lokalen Kieselgehalt des Substrats gedeutet werden.

d) Auf dem Wildflysch im Taminatal

Im Gebiet der Einmündung des Zanuztobels in die Tamina, etwa eine halbe Wegstunde unterhalb Bad Pfäfers, bildet die stellenweise nackte Oberfläche des Wildflyschs die linke Talflanke. Rinnsale, Rieselund Sickerwasser benetzen ihn in mehr oder weniger ununterbrochen fließendem Film, während an anderen Stellen aus den Schuttmassen von Rutschungen Wasser aus einiger Höhe auf den Fels abtropft.

Überall, wo seine Oberfläche während längerer Perioden benetzt wird, ist der Wildflysch von einer hellen, gelbbraunen, rosa- oder dunkelbraunen, stark verkalkten, schleimigen Kruste bedeckt. Diese ist gebildet von einer Algenschicht, die in zusammenhängenden Beständen viele Quadratmeter große Flächen überzieht.

In dieser Vegetation (Mat. 188) beobachteten wir als eine der häufigsten Formen eine Rivulariacee, deren winzige oder 1—2 mm große, halbkugelige Pusteln dicht nebeneinander stehen und zwischen sich neben spärlicher *Gloeocapsa sanguinea* kaum eine andere Art aufkommen lassen. Wären die Lager weich, so könnten wir unsere Alge mit *Rivularia Biasolettiana* identifizieren. Sie sind aber meist steinhart. Wir sind in unsern Untersuchungen zu der Auffassung gelangt, daß dem Merkmal : « Lager hart » oder « Lager weich » kaum eine systematische Bedeutung zukommen kann. Die Härte des Lagers hängt vom Grad der Verkalkung, diese wiederum von dem Kalkgehalt des die Lager benetzenden Wassers ab, und so möchten wir die die Kalkkrusten auf dem Flysch bildende Blaualge vorläufig als *Rivularia Biasolettiana* bezeichnen.

Unter Tropfstellen entwickelt namentlich *Scytonema myochrous* ausgebreitetste Bestände. An der Oberfläche dieser letzteren sind die Fadenscheiden stets dunkelbraun gefärbt und deutlich geschichtet, in der Tiefe der Lager (der Besonnung entzogen) farblos und homogen.

Die Weite der Gallertscheiden unterliegt in ein und demselben Material großen Schwankungen. Von engen Scheiden mit beinahe parallelen, engen Schichten beobachtet man alle Übergänge zu jenen Formen, die in der Literatur als *Petalonema alatum* bezeichnet werden. An einem und demselben Faden lassen sich manchmal deutlich scytonemoide und petalonemoide Zonen erkennen. Diese entsprechen den Standortsbedingungen, unter denen sie heranwuchsen. Das Studium dieses *Scytonema*-Materials des Wildflyschs hat uns bekräftigt in unserer Auffassung,

wonach *Petalonema alatum* als eine Standortsmodifikation von *Scytonema myochrous* aufzufassen ist.

Im Geflecht der *Scytonema*-Lager ist *Gloeocapsa sanguinea* reichlich eingestreut. Diese Alge liegt vor in Lagern mit violetten, roten und farblosen, mittelweiten und sehr weiten Hüllen. Sie ist also in folgenden Zuständen vertreten :

1. st. *pallidus (Aphanocapsa),*
2. st. *col., Ralfsianus,*
3. st. *col., fam. lam.,*
4. st. *col., alpinus, Ralfsianus,*
5. st. *col., alpinus, fam. lam.*

Diese Zustände sind der Ausdruck der ökologischen Verhältnisse des Wuchsortes. An der Oberfläche der *Scytonema*-Lager finden wir die gefärbthülligen, in ihrer Tiefe die Formen mit farblosen Hüllen. Längere oder kürzere Dauer der Benetzung bedingen die Weite der Hülle.

Mit der gemessenen Reaktion des Sickerwassers von pH 7,41 steht das gleichzeitige Vorkommen von rot- bzw. violetthülliger *Gloeocapsa* in Widerspruch. Dazu läßt sich aber sagen, daß unsere pH-Messung in einigen Metern Entfernung vom *Scytonema*-Standort durchgeführt wurde und daß an der mikroskopisch kleinen Wuchsstelle unserer rothülligen *Gloeocapsa* die Reaktion durch irgendeinen Lokaleinfluß um ein geringes verändert sein konnte.

Nostoc microscopicum ist reichlich vertreten in kugeligen, bis 1 oder 2 mm großen Lagern mit fester Außenhülle und deutlichen und mehr oder weniger intensiv gefärbten Trichomscheiden. In andern Fällen ist die Färbung undeutlich; die Scheiden zerfließen, und die einzelnen Trichome kleben auf *Scytonema*-Fäden. Ob diese Stadien mit *Camptothrix repens* identisch sind, kann noch nicht entschieden werden. Doch der Umstand, daß in unserem Material *Nostoc microscopicum* in gut ausgebildeten Lagern vertreten ist, legt den Verdacht sehr nahe, daß die *Camptothrix*-ähnlichen Fäden ein Entwicklungsstadium von *Nostoc microscopicum* darstellen. Befunde an andern Materialen (z. B. von Erstfeld) deuten ebenfalls in derselben Richtung (Abb. 39).

An weiteren, spärlicher vertretenen Arten sind *Stigonema minutum, Gloeocapsa Kützingiana, Cosmarium subquadratum, Trentepohlia aurea* und *Chantransia* cf. *pygmaea* zu nennen.

10. Im Tessin

In den vorhergehenden Kapiteln haben wir versucht, auf Grund ausgedehnter Untersuchungen, die im Gebiete der südlichen Stammkette der Alpen vom Piz Bernina bis nahe zum Mont-Blanc reichen, von der

Algenvegetation und den Gesetzen ihrer Entwicklung im Silikatgebiet des Hochgebirges ein Bild zu entwerfen. Das Untersuchungsgebiet von Mels zeigt uns die Algenvegetation des Silikatgesteins in der dem Alpenwall nach N hin vorgelagerten Niederung. Nun liegt es nahe, einen Blick zu tun nach der Südschweiz, insbesondere den südlich gelegenen Teilen des Kantons Tessin, wo das saure Granit- und Gneissubstrat in mehr südlicher Lage, geringerer Höhe über Meer und einem Klima vorliegt, das in mehreren Punkten von demjenigen unserer Untersuchungsgebiete im Hochgebirge verschieden ist.

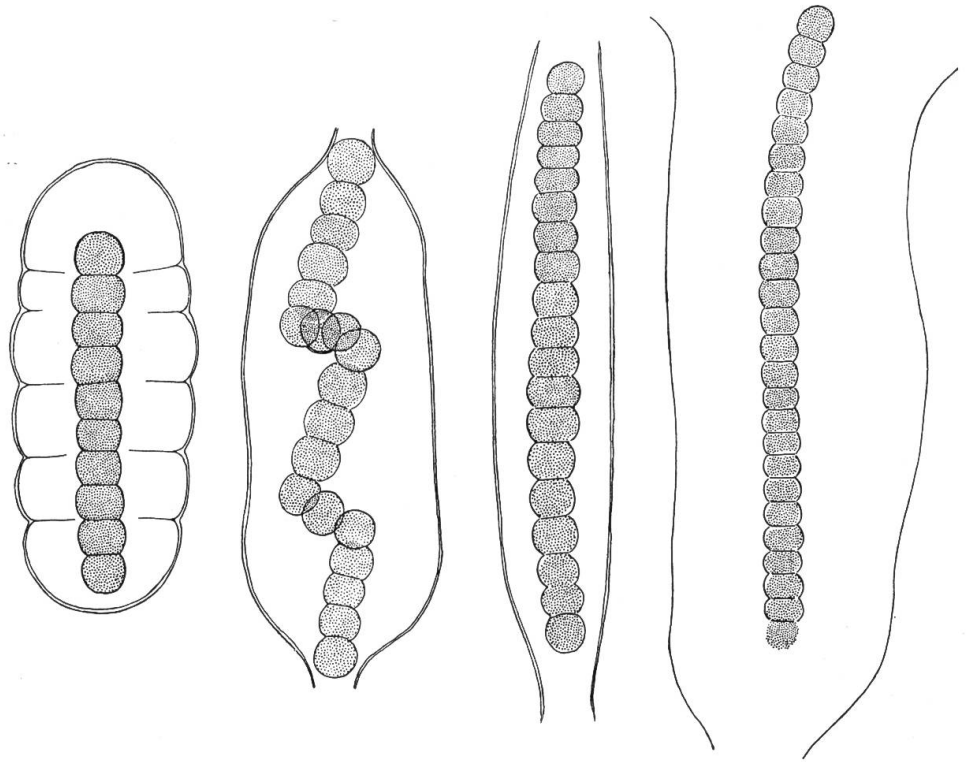


Abb. 39

Nostoc microscopicum. Lager z. T. in Einzelfäden mit auffallend weiten, weichen und zerfließenden Gallerthüllen. Manche Entwicklungszustände erinnern stark an *Camptothrix repens;* Vergr. 500

Wir wählten dabei als Hauptgebiete für unsere Untersuchungen:

1. das zwischen dem Langensee und dem Centovalli eingeschlossene Grenzgebiet von Locarno bis Brissago, das, nach SSE geöffnet, zu den landschaftlich eindrucksvollsten Gegenden der Südschweiz zählt,
2. die Gneisfelsen, auf denen, hoch über Locarno, die berühmte Wallfahrtskirche Madonna del Sasso thront,
3. Granitwände, Felshöcker und -splitter auf der linken Talseite zwischen Bellinzona und Arbedo,

4. Felswände im Maggiatal, hauptsächlich auf der rechten Talseite bei Cevio,
5. Felswände im Verzascatal längs der Straße Vogorno—Gordola,
6. Felswände bei Biasca,
7. anstehenden Fels im Gebiete des Ritomsees.

a) Ascona—Ronco

Am Monte Verità und längs des Römerweges, der von Ascona nach Ronco führt, stehen (ca. 250—300 m ü. M.) auf der Bergseite mächtige Felsen aus Granit und Amphibolit an in einem ausgedehnten Massiv mit kahlen Horizontal- und schroffen Steilwänden oder in langgezogenen, breiten, gerundeten Rücken, die sich nur wenige Meter über den mit Gesträuch bewachsenen Boden erheben (Tafel 14 a). Zumeist ist dieser Fels massig, nur selten von Rissen durchzogen, seine Oberfläche rauh angewittert, während andernorts das Gestein in senkrecht stehenden Schichten feinlamellierten Muskovits zutage tritt. Zwischen diesen letzteren versickert das Wasser der Niederschläge, was Spaltenfrost, Auslaugung usw. und dadurch eine verhältnismäßig rasche Verwitterung zur Folge hat.

In seinen höchsten Lagen ist der nach S exponierte Fels intensivster Besonnung ausgesetzt (Belichtung : Stufe V—VI), während an anderen Stellen der Kastanienwald, Birken, Eichen und dichte Bestände von mannshohem Besenginster den Stein der direkten Besonnung entziehen. Wo sich das Gestein zu größeren Massiven auftürmt, tritt während längerer oder kürzerer Zeit Sickerwasser aus Spaltfugen oder kleinen Erdansammlungen. Kleinere Hügel, Höcker und Rücken dagegen werden auf ihrer Oberfläche nur von rasch abfließendem Wasser der Niederschläge benetzt. Die Reaktion des Sickerwassers, die wir an vier Stellen prüften, ergab Werte von pH 5,86—6,23.

Die in den früheren Kapiteln besprochenen Untersuchungen über die Felsvegetation lehrten uns, daß auf dem nackten Fels, der nur vom rasch abfließenden Wasser der Niederschläge benetzt wird, keine Algenvegetation zu erwarten ist. Für sie sind derartige Standorte im allgemeinen zu trocken; dagegen bieten sie den Flechten günstige Entwicklungsbedingungen.

In unserm Untersuchungsgebiet um Ascona sind wir zunächst überrascht, zu sehen, daß jede Felsfläche, gleichviel, ob steil abfallend, mehr oder weniger geneigt oder gar horizontal ausgebreitet und darum nie durch Sickerwasser aus höheren Lagen benetzt, von einer Algenkruste über und über bedeckt ist. Dieser sehr dichten Vegetation verdankt das dunkel, braunrot aussehende Gestein seine Farbe (Tafel 14 a). Im trok-

kenen Zustande ist vielfach eine Vegetation auf der Felsoberfläche kaum zu erkennen. Erst nach Benetzung quellen die dicht zusammenschließenden Algenlager auf und lassen sich mit dem Messer leicht abheben. An andern Stellen aber erhebt sich die Algendecke auch im trockenen Zustand in kleinen Kissen und Polstern über die Gesteinsoberfläche.

In Tabelle 35 haben wir die Vegetation von Felsstellen zusammen- und nebeneinandergestellt.

Tabelle 35

Algenarten \ Materialien	661	330	331	331 A	332	332 A
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., fam. lam.*	2,2	1,2	1,2	2,2	2,2	
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., magma*	3,2	5,2	3,2	4,2		5,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *pallidus* . .					3,2	
Stigonema minutum	4,3	2,2	3,3	1,2		2,2
Stigonema mesentericum					1,3	
Stigonema lichenisiert	1,3	1,3	2,3	2,3		2,3
Dichothrix gypsophila			1,2		2,2	
Nostoc microscopicum	1,2					
Entophysalis Samoensis					2,2	
Synechococcus aeruginosus	1,1	1,1		1,1		
Mesotaenium micrococcum	1,1	1,1	1,1			

Die Standorte der in vorstehender Tabelle zusammengestellten Materialien reihen sich ausnahmslos unter Benetzungstypus 5 ein. Dies erklärt die geringe Zahl der vertretenen Arten, unter denen, wie zu erwarten war, die Blaualgen wiederum stark vorherrschen. Die saure Reaktion des Substrates erklärt den hohen Anteil von *Stigonema minutum* in dieser Vegetation, die langen Trockenperioden das Vorwiegen der enghülligen Zustände, in denen *Gloeocapsa sanguinea* vorliegt. Die intensive Belichtung (Stufen V—VI) kommt zum Ausdruck in der intensiven Hüllenfärbung, durch die die Materialien, ausgenommen Nr. 332, gekennzeichnet sind, und im starken Zurücktreten der Grünalgen. Material 332 stammt von einem durch das Laubwerk von Kastanienbäumen stark beschatteten Standort, dessen Benetzungsgrad mehr nach Typus 4 hin verschoben ist. Dieser Unterschied in den ökologischen Verhältnissen gegenüber den Standorten der übrigen Materialien tritt in Erscheinung in der geringen Färbungsintensität und der Farblosigkeit der Hüllen von *Gloeocapsa sanguinea.* In diesem Material ist *Stigonema minutum* vertreten durch *Stigonema mesentericum.* Dabei bleibt freilich die Frage

offen, ob dieses nicht eine Standortsmodifikation der andern so große Bedeutung erlangenden Art, *Stigonema minutum,* darstellt. Der höhere Benetzungsgrad könnte die Ursache der eigentümlich gekröseartig ausgebildeten Lager sein.

Zweifellos stellen die ökologischen Verhältnisse der untersuchten Standorte nahezu die Grenze dessen dar, was Algen an Trockenheit noch zu ertragen vermögen. Bereits werden die Lager des *Stigonema minutum* stark von Pilzen befallen, und Flechtenbildungen, die zu *Ephebe lanata* gestellt werden müssen, sind keine Seltenheit. Auf den Rücken der größeren und kleineren Felsmassive, also an den trockensten Standorten, herrschen diese Lichenisationsstadien gegenüber dem freilebenden *Stigonema* weit vor, und zwischen ihnen sind da und dort gut ausgebildete Lager von *Collema* (Verpilzung von *Nostoc microscopicum*) und verschiedener Krustenflechten zu beobachten.

b) Bei Bellinzona

Hinter dem Bahnhof Bellinzona (230 m ü. M.) steht in einem alten Steinbruch, nach NE exponiert, eine zirka 15 m hohe Wand aus mächtigen, fast senkrecht ansteigenden Gneisschichten steil an. Kastanienwald, in dünner Bodenschicht wurzelnd, überragt sie, und an verschiedenen Stellen benetzt Rieselwasser, welches nach Regengüssen aus dem Waldboden abfließt, oder Sickerwasser, aus Spaltfugen austretend, die Gesteinsoberfläche. Der Fels ist auf seiner ganzen Breite und Höhe durch die ihm anliegende Vegetation gefärbt, und zwar um so intensiver und dunkler, je älter sie ist, d. h. seit je längerer Zeit die Oberfläche Wind und Wetter ausgesetzt ist und damit der Besiedlung offensteht.

Von bloßem Auge lassen sich, entsprechend der verschiedenen Färbung der Felswand fünf Stufen der Vegetation erkennen :

1. Älteste Felsoberfläche, von Niederschlägen und Rieselwasser aus dem an der oberen Kante anstehenden Kastanienwald benetzt; Standortstypus 5. Die Reaktion konnte (weil die Wand zur Zeit der Untersuchung trocken war) nicht ermittelt werden. Die Vegetation tritt in einer sehr dunkeln Färbung der Gesteinsoberfläche in Erscheinung.

   Mehrere Stellen dieses Standortes ergaben in übereinstimmender Weise die folgende Artenliste (Mat. 333) :

   Stigonema minutum,
   Gloeocapsa sanguinea.

   Diese beiden Arten sind ungefähr gleichmäßig vertreten. Die erstere mit reichverzweigten, umfangreichen Lagern, die letztere mit kleineren Kolonien, die aber in um so größerer Zahl vorliegen.

Gloeocapsa sanguinea ist in 3 Entwicklungszuständen vertreten: in Kolonien mit rotgefärbten, eng anliegenden, derben Hüllen (st. *magma*), sodann mit verhältnismäßig weiten, schwach gefärbten Hüllen (st. *pallidus*) und schließlich im Zustande der Nannocytenbildung mit vielen, regellos angeordneten Zellen von geringer Größe und von farbloser Gallerte umhüllt.

Den beiden genannten Arten, die wohl 98 % des Gesamtbestandes ausmachen, sind vielfach mehr oder weniger reichlich beigemischt: *Mesotaenium macrococcum, Pleurococcus viridis, Coccomyxa sp.* und eine große Zahl einzelliger Grünalgen, deren systematische Zugehörigkeit nur durch die Reinkultur zu ermitteln ist.

Auch hier steht die Vegetation durchaus im Einklang mit den ökologischen Verhältnissen des Standortes. Die lange Dauer der Trockenperioden erlaubte nur echten Aerophyten das Fortkommen. Unter ihnen sind *Stigonema minutum* und *Gloeocapsa sanguinea* auf dem sauren Gestein die charakteristischen Formen. Daß neben ihnen grüne Algen gedeihen können, ist der N-Exposition, also dem Schutz gegen direkte Besonnung zuzuschreiben.

2. Jüngere Felsoberfläche, in ihren ökologischen Verhältnissen dem soeben besprochenen Standort ähnlich; die Benetzung ist aber etwas ausgiebiger sowohl hinsichtlich der Menge des Sickerwassers als auch der Dauer der Benetzung.

   Die Vegetation dieses Standortes (Mat. 334) erscheint in etwas hellerer, mehr brauner Farbe. In ihr spielt *Gloeocapsa sanguinea* die Hauptrolle; diese Art liegt aber nicht im st. *magma* vor, sondern in Lagern mit mittelweiten, schwach gefärbten und farblosen Hüllen (st. *col., fam. lam.* und st. *pallidus*). Wäre man sich des Zusammenhanges der Farblosigkeit der Hüllen mit der geringen Intensität der Belichtung nicht bewußt, so müßte man die Lager mit hyaliner Gallerte zu *Gloeocapsa atrata* stellen. *Stigonema minutum* fehlt beinahe völlig. An seine Stelle tritt *Dichothrix Orsiniana,* eine Blaualge, die zwischen ihren Fäden reichlich Kalk speichert, wodurch die Vegetation ihre mehr braune Farbe erhält. *Microcoleus vaginatus,* der in recht ausgebreiteten Lagern vertreten ist, läßt sich wie *Dichothrix* auf den höheren Grad der Benetzung zurückführen.

3. Jüngere, durch Abschalung der Oberfläche freigelegte Wand, während langer Perioden von Bergfeuchtigkeit benetzt. Die Menge des verfügbaren Wassers ist sehr gering, die Dauer dieser schwachen Benetzung aber lange; pH 6,02; Mat. 335.

Dieser Standort, der wohl einen Quadratmeter umfaßt, ist mit einem dichten, zusammenhängenden, dunkelbraunen Pelz von *Scytonema myochrous* überzogen. Trocknet der Standort aus, so löst sich die Vegetation in quadratdezimetergroßen Lappen und Fetzen von der Felswand ab, und bei wiedereintretender Benetzung erfolgt die Neubesiedelung.

4. Austrittstelle von rasch abfließendem Wasser aus einer Spaltfuge des Gesteins.

   Dieser Standort ist leuchtend grün gefärbt durch flutende Watten von *Ulothrix zonata,* und in der Wasserrinne hat sich eine individuenreiche Gesellschaft von Kieselalgen festgesetzt.

Längs der Straße Bellinzona—Arbedo, namentlich in der Umgebung der Rebberge am SW-exponierten Talhang, erheben sich mehrere 4 bis 10 m hohe Felszähne über die Landschaft. Ihre Kuppen empfangen das Wasser der Niederschläge, die steil abfallenden Stirnflächen an wenigen Stellen überdies Sickerwasser, das während kurzer Perioden aus Gesteinsfugen tritt.

Die gesamte Oberfläche solcher Felszähne ist durch ihre Vegetation dunkel rotbraun gefärbt. Diese setzt sich wiederum zusammen aus wenigen Arten (Mat. 336). Immer sind es *Stigonema minutum* und *Gloeocapsa sanguinea,* die in ungefähr gleich starker Vertretung über 90 % dieser Bestände bestreiten. Daneben finden wir mehr oder weniger reichlich beigemischt *Mesotaenium macrococcum* und *Synechococcus aeruginosus,* an Sickerwasserstellen überdies *Hydrocoleus vaginatus.* Wo diese Alge vertreten ist, liegt *Gloeocapsa sanguinea* im Zustande mittelweiter Hüllen vor, während an den trockeneren Wuchsorten der enghüllige st. *magma* vorliegt.

Auf den Horizontalflächen, die besonders trocken und der intensivsten Besonnung ausgesetzt sind, finden wir *Stigonema minutum* verpilzt und in allen Übergängen zu fertigen Ephebe-Flechten, und zwischen ihren Lagern sind die Thalli verschiedener Krustenflechten sichtbar.

Wir finden an diesen Standorten also genau dieselben Verhältnisse, die wir für die Gegenden von Ascona-Locarno und Bellinzona beschrieben haben.

c) Auf den Grundfelsen der Kirche Madonna del Sasso, ob Locarno

Über der Stadt Locarno thront auf einem mächtigen Felssporn zwischen zwei tiefeingeschnittenen Runsen die Wallfahrtskirche Madonna del Sasso. Unter ihr fallen die Gneiswände, die auf ihrem Scheitel und in seichteren Einschnitten Kastanien, Feigen und andere subtropische Bäume und Sträucher tragen, fast senkrecht ab.

Flechten tragende trockenste Standorte, nach S exponiert, wechseln ab mit Rieselwasserrinnen und Stellen, wo aus Schichtfugen des Gesteins Sickerwasser während längerer Dauer austritt. Von einem solchen Standort etwa 30 m unterhalb der Kirche stammen die Materialien Nrn. 302, 303, 304, 316 und 319. Die betreffende Wand ist nach E exponiert, unter überhängendem bewaldetem Fels zurücktretend, und das Sickerwasser, das aus üppigen Moosrasen tropfenweise austritt, zeigt eine Reaktion von pH 5,95.

In allen diesen Materialien dominiert *Gloeocapsa sanguinea.* Sie liegt hauptsächlich im st. *col., fam. lam.* und in Zuständen mit schwachgefärbten oder gar farblosen Hüllen vor. Der st. *nannocytosus* ist ebenfalls reichlich vertreten und zeigt sich in Lagern sehr zahlreich und fast unregelmäßig gelagerter Zellen von nur 3—6 μ. Ohne die Kenntnis der Gesellschaft, der diese Lager angehören, und der ökologischen Verhältnisse des Standortes müßte man diese Lager in der Gattung *Aphanocapsa* einreihen. Sie zeigen aber als Standortsformen von *Gloeocapsa sanguinea* durchaus den Aspekt, der nach den Verhältnissen der Feuchtigkeit und Belichtung zu erwarten ist. An besonders trockenen Stellen mischen sich unter die im vegetativen Zustand befindlichen Lager Dauerstadien mit dichtwandigen Zellen, die in einer verhältnismäßig wenig gefärbten Gallerte eingeschlossen sind.

Neben *Gloeocapsa* finden wir reichlich *Nostoc microscopicum.* Diese Blaualge bedeckt oft in dicker Schicht das Gestein. Ihre oberflächlich liegenden Kolonien stehen dann unter anderen ökologischen Verhältnissen, namentlich hinsichtlich der Belichtung und Austrocknung, als die tiefer und zutiefst dem Gestein anliegenden Lager. Dementsprechend sind sie auch verschieden ausgebildet. So ist die Gallerte der oberflächlich liegenden Kolonien wenigstens in ihren äußersten Schichten braun gefärbt und deutlich geschichtet; in anderen, etwas tiefer gelegenen Lagern ist sie auf der nach außen gekehrten Seite gefärbt, während der nach innen gekehrte Teil der Gallerte hyalin und homogen ist und die im Innern der Algenschicht gelagerten und der Belichtung entzogenen Lager völlig farblos erscheinen.

An weiteren Algen finden wir in den vorliegenden Materialien: *Synechococcus aeruginosus, Tolypothrix* cf. *byssoidea, Stigonema minutum, Cylindrocystis Brebissonii* und schleimige Überzüge von *Hormotila mucigena.*

d) Im Maggiatal

Zwischen den Dörfern Cavergno und Cevio hat die Maggia ein enges Quertal in den von W nach E sich hinziehenden Bergrücken eingefressen. Steil steigen die Bergwände zu beiden Seiten des flachen,

schmalen Talgrundes an. Der Gneis, der überall ansteht, wird in mächtigen Steinbrüchen in großer Höhe über dem Talboden ausgebeutet, und am Fuße des Berghanges oberhalb des Dorfel Cevio liegen hausgroße Gneisblöcke, zwischen denen die Dorfbewohner die Grottos, d. h. ihre Weinkeller, angelegt haben. Cevio liegt 427 m ü. M.; Niederschlagsmenge 176 cm.

Am 17. Oktober 1940 sammelten wir in Höhen von 440—550 m ü. M. die im folgenden beschriebenen Materialien Nrn. 321, 321 A und 322. Sie enthalten den Algenbelag auf einer 3 m hohen, senkrecht stehenden Wand horizontal geschichteten Gneises, reichlich und während verschieden langer Dauer durch Sickerwasser befeuchtet. Benetzungsstufe 3—4, E-exponiert, pH 5,88, 550 m ü. M., Belichtung : Stufe III.

Wir notierten in diesen Materialien folgenden Bestand : *Gloeocapsa sanguinea* reichlich und gleichmäßig den Fels bedeckend; Hüllen immer rot, aber je nach der Länge der Trockenperioden des Wuchsortes das eine Mal weit (st. *Ralfsianus*), das andere Mal mittelweit (st. *col. fam. lam.*) und schließlich im Bereich der größten Trockenheit eng anliegend (st. *magma*). Die Intensität der Hüllenfärbung wechselt ebenfalls, je nach der am Standort einfallenden Lichtmenge. In Ritzen des Gesteins sind die Lager mit fast völlig farblosen Hüllen oft zu schleimigen Klumpen zusammengeballt.

Neben den genannten Algen sind reichlich vertreten : *Scytonema myochrous, Calothrix parietina, Dichothrix Orsiniana, Microcoleus vaginatus* var. *Vaucherii* und *Synechococcus aeruginosus.*

Mat. 301 stammt von der Steilwand eines fast hausgroßen Gneisblocks. Die Oberfläche ist rauh mit zahlreichen Vertiefungen, Löchern und Rissen, in denen sich auf angewehtem Detritus zahlreiche kleine Moosrasen festgesetzt haben; Standort nach E exponiert, nur von Niederschlägen benetzt; Feuchtigkeitsstufe 5; 480 m ü. M.

e) Im Verzascatal

Im unteren Teil des Verzascatales, auf der linken Talseite längs der Straße Vogorno—Gordola rieseln während und nach Regengüssen kleine Bächlein aus lichtem Gehölz über hochragende Felswände. Zwischen den Regenzeiten versiegen diese Wasserläufe, und das Gestein ist nur von einem feinen Film von Sickerwasser benetzt, oder liegt völlig trocken.

Auf diesen Granitfelsen breitet sich ein samtener Algenteppich von olivgrün-brauner Farbe aus, stellenweise in Fetzen sich ablösend (Mat. 379). Er besteht aus dicht verflochtenem *Stigonema*-Rasen. Die Bestimmung der vorliegenden Art bereitet nicht unbeträchtliche Schwie-

rigkeiten. Die große Mehrzahl ihrer Lager zeigt einreihige Zellfäden; immer aber finden sich unter ihnen solche mit « mehrreihigen » Fäden, und doch deutet nichts darauf hin, daß zwei Arten vermischt vorlägen. Der Tatsache, ob ein- oder vielreihige Fäden vorhanden sind, wird in der herkömmlichen Blaualgen-Systematik eine hohe Bedeutung beigemessen, und so müssen wir uns entscheiden, welcher der beiden Artengruppen, die auf dieses Merkmal begründet sind, wir unser Material zuweisen wollen. Diese Entscheidung wird noch dadurch erschwert, daß Lager vorliegen, die als *Stigonema mirabile* bezeichnet werden müssen. Die Untersuchung umfangreichen Materials dieses Standortes führte uns zu der Auffassung, daß *Stigonema minutum* vorliege. Entsprechend den auf kleinem Raum rasch wechselnden ökologischen Verhältnissen reagiert die Pflanze durch Ausbildung verschiedener Entwicklungszustände, die in der Algensystematik zu Unrecht als distinkte Arten behandelt werden. Neben der Breite und der Ein- bzw. Vielreihigkeit der Fäden zeigen sich diese weiterhin verschieden durch die im einen Fall intensiv gefärbten und stark geschichteten, im andern Fall völlig farblosen, homogenen Scheiden. Wie bei *Gloeocapsa* und in anderen Gattungen sind diese Merkmale so weitgehend von den Umweltbedingungen, wie Benetzungsdauer, Besonnung, Reaktion des Substrates usw. abhängig, daß sie nur mit größter Vorsicht in der Systematik verwertet werden können.

Neben *Stigonema* fanden wir (Mat. 320) reichlich *Synechococcus aeruginosus, Gloeocapsa sanguinea, Chroococcus turgidus, Nostoc microscopicum* und einige Kieselalgen. In etwa 2 m Entfernung vom Rande des Rieselwasserstreifens, auf einem nur regenbenetzten Vorsprung ist der Fels von dichten Rasen der *Ephebe lanata*-Flechte bedeckt (Mat. 314). Zwischen ihren Lagern aber wuchern die Fäden des freien oder teilweise verpilzten *Stigonema minutum* und der *Gloeocapsa sanguinea* im Zustande enger, dunkelrot pigmentierter Hüllen.

Die reich entwickelte Algendecke besteht fast ausschließlich aus *Stigonema minutum* und *Gloeocapsa sanguinea.* Diese liegen zum Teil in gut ausgebildeten, freien Lagern vor, andere aber zeigen diese teilweise oder vollständig verpilzt, und an Stellen höherer Trockenheit treten die Algenlager gegenüber den Rasen gut ausgebildeter *Ephebe-* bzw. *Collema*-Flechten völlig zurück. *Gloeocapsa sanguinea* liegt im Zustande enghülliger, intensiv gefärbter Lager und dickwandiger Dauersporen vor. Da und dort sind einzellige, kugelige Grünalgen spärlich eingestreut, deren Zugehörigkeit nicht ermittelt werden konnte.

Mat. 400 : Kleine Wasseransammlung von zirka 50 cm Durchmesser und 3 cm mittlerer Tiefe auf der horizontalen Kulmfläche eines kleinen Gneismassivs zirka 20 m über dem Talboden. pH 5,89—6,16.

f) Unweit des Ausflusses des Ritomsees (1850 m ü. M.)

Moosbedeckter Fels mit reicher Algenvegetation (Mat. 402).

Gloeocapsa sanguinea, st. *col. alp.* mit weiten Schichten und matter Färbung
Synechococcus aeruginosus
Desmonema Wrangelii in kümmerlichen Beständen
Stigonema minutum
Nostoc microscopicum
Tabellaria flocculosa und viele andere Kieselalgen.

Eine übersichtliche Betrachtung der in dem vorliegenden Kapitel beschriebenen Algenvegetation lehrt uns, daß die Südschweiz hinsichtlich der charakteristischen Gesteinsalgen keine eigene Florula besitzt. Weder die mehr südliche Lage und der damit verbundene Klimacharakter noch die geringe Höhe über Meer haben im Vergleich zum Hochgebirge eine wesentliche Veränderung der Felsalgenvegetation zur Folge.

Namentlich tritt innerhalb der hauptsächlich berücksichtigten Algengruppen, der Cyanophyceen und Chlorophyceen keine Vermehrung der Artenzahl in Erscheinung. Dagegen fehlen eine Reihe von Formen. Ganz allgemein ist die Algenflorula untersuchter Felswände im Gebiet des Kantons Tessin außerordentlich eintönig und artenarm zu nennen. Dies dürfte aber hauptsächlich in der verhältnismäßig geringen Zahl der untersuchten Sammelstellen und namentlich in der geringen Zahl verschiedener Standortstypen liegen. Die Benetzungsstufen 1—3, denen wir im Hochgebirge, namentlich im Morteratsch-Gebiet, am Rhonegletscher, um Zermatt und am Barberinesee besondere Aufmerksamkeit widmeten, kamen in der Bearbeitung im Tessin zu kurz. Solche Standorte sind eben in den niederen Lagen des südlicheren Tessins weniger leicht aufzufinden als im Gebirge.

Die wesentlichen Felsalgen der Südschweiz sind weitgehend dieselben wie in den höchsten Lagen unserer Untersuchungsgebiete. Daß auf dem überaus sauren Substrat, welches die Granit- und Gneiswände der Tessiner Berge, Schluchten und Täler der Algenflora bieten, die mehr acidophilen Vertreter stark vorherrschen werden, wie das überall so reichlich vertretene *Stigonema minutum,* und daß seine treue Begleiterin, *Gloeocapsa sanguinea,* fast ausschließlich in rothülligen Zuständen vorhanden sein würde, war zu erwarten. Das ist ebenfalls die unmittelbare Folge der sauren Reaktion des Gesteins. Die verschiedenartige Ausbildung der Lagergallerte hinsichtlich Farbe, Färbungsintensität, Schichtung und Dicke der Hüllen folgt denselben Gesetzen wie im

Hochgebirge, nicht nur bei *Gloeocapsa,* sondern auch bei fädigen Formen wie *Scytonema, Stigonema* usw.

Gewiß hätten wir viel eher eine charakteristische Tessiner Flora feststellen können, wenn wir den Kieselalgen und Konjugatenalgen mehr Beachtung geschenkt hätten. Unter diesen ist ja, wie wir bei den Formen des Hochgebirges feststellen konnten und wie dies auch Messikommer (1942) herausgearbeitet hat, der Anspruch an eine bestimmte Höhenlage viel ausgesprochener als bei den Blaualgen.

Am ehesten kann die Tatsache überraschen, daß Felsrücken und Steilwände reichen Algenwuchs tragen, selbst wenn sie nur von Niederschlägen benetzt werden. Im Hochgebirge genügt diese Quelle der Feuchtigkeit nicht. Hier sind solche Stellen Standorte von Flechten, aber nicht von Algen. Nebelbildung kann die überraschende Erscheinung nicht erklären, denn gerade in den von der Untersuchung erfaßten Gebieten sind Nebel eine Seltenheit. Dagegen liegen die von uns im Kanton Tessin berücksichtigten Standorte ausnahmslos in niederschlagsreichen Gegenden. Schon die Talstationen Locarno, Brissago, Sonogno und Cevio zeigen Niederschlagsmengen, die zwischen 176 und 207 cm liegen. Entsprechend größer sind sie an den höher gelegenen Untersuchungsstellen der betreffenden Gebiete. Auch ist die Zahl der Regentage größer als z. B. im Gebiete von Morteratsch; die Trockenperioden sind deshalb kürzer, diejenigen der Benetzung über das Jahr regelmäßiger verteilt, was natürlicherweise einer Algenvegetation günstig sein muß. Sodann dürfte im Tessin die erheblich höhere mittlere Luftfeuchtigkeit eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen. Alle diese Faktoren, die in ihrer Gesamtheit das subtropische Klima charakterisieren, kommen weitgehend auch der Entwicklung der Algenvegetation auf dem nackten Gestein zugute. Sie erklären die Tatsache, daß auf dem ausschließlich durch Niederschläge benetzten Fels Algen sich üppig zu entfalten vermögen.

B. Auf Kalk- und Dolomitgestein

11. Im Gebiet des Säntis

Das Säntismassiv eignet sich für unsere Untersuchungen in besonderem Maße, weil es, weit nach N vorgeschoben, in einer Höhenlage von 878 m (Wasserauen) bis 2511 m ü. M. (Säntisgipfel) charakteristische Algenstandorte aller Benetzungsstufen in typischer Ausbildung und großer Zahl aufzuweisen hat. Dieses Gebirge bietet Gelegenheit, unweit nebeneinander die Vegetation zu untersuchen :

1. auf gewaltigen, mehrere hundert Meter hohen und breiten, nach N, E, S oder W exponierten Felswänden,
2. in der Tiefe von Höhlen im Schrattenkalk,
3. in Wasserfällen und Sturzbächen,
4. auf Gesteinssplittern, die aus höhern Lagen abgestürzt im Talboden liegen blieben.

Geographisch und geologisch bildet das Säntismassiv eine geschlossene Einheit, wie sich in den Alpen eine zweite kaum finden läßt. Es besteht aus der zu zahlreichen Falten gestauchten Stirn der obern helvetischen Decke (Säntisdecke), die von S nach N über Flysch bis auf das Kalk- und Nagelfluhgebirge geschoben wurde. Mächtig hochragende Gewölbe, deren Schichtenbau von weither deutlich sichtbar ist, wechseln ab mit synklinalen Mulden, und zwischen ihnen liegen tektonische Höhenunterschiede von 600—1800 m. Die Falten, die von SW nach NE streichen, fallen nach N über. Das gesamte Gebirge liegt im Gebiet der unteren und mittleren Kreide und umfaßt in ungestörter Schichtenfolge die Ablagerungen von Valangin bis zu den Schiefern des Senon.

Unser Untersuchungsgebiet folgt dem Pfad vom Säntisgipfel über « Blauer Schnee », die enge Pforte zwischen « Schwarze Knorren », Fehlalp, Meßmeralp, Seealp, talabwärts bis nach Wasserauen. Besondere Aufmerksamkeit widmeten wir den gewaltigen Wänden im Schrattenkalk, die sich von der Höhe der durch ihre prähistorischen Siedelungen berühmten Höhlen des « Escher » und des « Wildkirchli » (1457 m ü. M.) bis zum Wiesenplateau der Ebenalp senkrecht aufrichten. Auf der rechten Talseite der Seealp wurden zwei kleinere Wasserfälle und in dem Wiesenboden links des Schwendebaches die Gesteinssplitter, die aus dem Gebiet des Gault (Albien, Cenon) aus höheren Lagen ins Tal hinunter gelangten in die Untersuchung einbezogen. Sodann wurden Gesteinsquader berücksichtigt, über die sich, von der Meßmeralp herkommend, das Wasser des Talbachs ergießt.

a) Gesteinstrümmer im Tal des Schwendebaches

Oberhalb der Station Wasserauen bis hinauf zum Kobel (1111 m ü. M.) ist das Tal des Schwendebaches dicht besetzt mit zum Teil mächtigen Klötzen eines dunkel gefärbten, vielfach rostig rot aussehenden Gesteins. Diese Splitter stammen aus der den Schrattenkalk überlagernden Schicht des Gault, der die Wiesenflächen der Ebenalp trägt. Im Gebiet des Säntis ist es vornehmlich dieses, dem Albien (mittlere Kreide) angehörende Gestein, das seines Lehmgehaltes wegen am leichtesten verwitttert und auf dem sich, wo es auf breiter oder schmaler Fläche ansteht, jene Wiesenböden der Meglisalp usw. ausbilden. Der als Sand-

stein abgelagerte Gaultfels ist kalkarm, und auf seiner Oberfläche hat der Regen einen Teil des leichter löslichen Bindemittels zwischen den verkitteten Körnern ausgewaschen.

Diese Gesteinssplitter bringen einen dunkleren Farbton in die Landschaft, durch den sie sich deutlich abheben von den hellen Flächen der Steilwände und der im Tal liegenden Klötze des Schrattenkalks. Die dunkle Farbe der Oberflächen verdanken sie ihrer Algenvegetation, welche in ungefähr gleichmäßiger Dicke alle freistehenden Flächen bedeckt (Mat. 381).

Dabei ist *Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus* das dominierende Element. Diese Alge liegt in ungezählten Kolonien auf und zwischen den Körnern der rauhen Oberfläche, und zwar in allen Entwicklungszuständen, von den dickwandigen Dauerzellen von tief dunkelvioletter Farbe bis zu den lockeren, weithülligen und schwach gefärbten Lagern lichtarmer, tiefer liegender Stellen. Neben der violetten ist auch die rothüllige Standortsform, der st. *col., fam. lam.* reichlich ausgebildet. Darin kommt die Kalkarmut zum Ausdruck, welche die ausgelaugte Oberfläche dieser Gaultsplitter kennzeichnet. Wir finden auf ihnen also die ganze Reihe der Standortsformen, deren *Gloeocapsa sanguinea* unter dem Einfluß der ökologischen Verhältnisse des Wuchsortes fähig ist.

Gloeocapsa sanguinea spärlich oder reichlicher beigemischt finden sich meist : *Gloeocapsa dermochroa, Gloeocapsa Kützingiana, Tolypothrix byssoidea, Calothrix parietina* und leuchtend goldgelbe Nester von *Trentepohlia aurea.* Neben gesunden, freien Fäden der drei letztgenannten Algen sind häufig Lager zu beobachten, die von Pilzhyphen umsponnen und von diesen ganz oder stellenweise abgetötet sind. In andern Lagern wiederum läßt sich das gedeihliche Zusammenleben der beiden Partner beobachten, in Stadien, die zu wohlgebildeten Krustenflechten auswachsen. Auf diesen Gault-Felssplittern erkennen wir also dieselbe Erscheinung, wie wir sie in den Hochalpen bereits an mehreren Stellen zu vermerken Gelegenheit hatten : in der durch den Benetzungsgrad gegebenen Grenzzone zwischen dem Algen- und dem Flechtenareal werden die Algenlager von Pilzen befallen. Je nach dem Feuchtigkeitsgrad des Wuchsortes erliegen sie diesem Befall oder erlangen ein physiologisches Gleichgewicht, das beiden Partnern die Weiterentwicklung im Sinne einer mutualistischen Symbiose ermöglicht.

Daß diese freiliegenden Felsklötze, die nur von meteorischem Wasser benetzt werden, eine so reiche Algenvegetation zur Entwicklung bringen können, ist auf die hohe Niederschlagsmenge des Gebietes (rund 200 cm), auf die rauhe Oberfläche und die hohe Wasserkapazität des porösen Gesteins zurückzuführen.

b) Felstrümmer des Schrattenkalks auf dem Talboden der Seealp

Die Trümmer des Schrattenkalks unterscheiden sich von denjenigen des Gaults auf den ersten Blick durch ihre hellere Farbe, die Feinkörnigkeit des Gesteins und, dementsprechend, seine glattere Oberfläche. Glatt sind aber nur Blöcke, die sich erst in jüngerer Zeit von der Felswand loslösten. Stücke, die seit vielen Jahrzehnten im Tale liegen, zeigen unebene, körnige, wie von der Verwitterung zernagte Flächen, die von dicht nebeneinander stehenden kleinen, grauen Pusteln bedeckt sind.

Diese Pusteln sind gebildet aus reinen Beständen von *Gloeocapsa Kützingiana,* zwischen deren dickwandigen, intensiv braungefärbten Dauerzellen (st. *pleurocapsoides*) reichlich Kalk niedergeschlagen ist. In diesem sind vielfach winzige Höhlungen sichtbar von derselben Form und Größe der Algenzellen, die sie einst ausfüllten. Man stellt sich beim Anblick dieser Algenbecherchen im Gestein die Frage, ob sie von der Algenzelle ausgefressen, d. h. in das Gestein eingebohrt worden seien, oder ob umgekehrt die Alge zunächst auf der Oberfläche des Kalkes lag und sich nachträglich um sie herum Kalk niedergeschlagen habe, so daß die Zelle passiv in die Tiefe der Kalkkruste versank. Die Tatsache, daß auch die Lager von *Gloeocapsa sanguinea* und viele Fäden anderer Blaualgen mit Kalkkristallen und amorphen Kalkkronkretionen dicht bedeckt sind, deutet darauf hin, daß nicht die Zelle das Substrat auflöste, sondern daß umgekehrt die Alge passiv « eingemauert » wurde. Die Pusteln, die reine Bestände unserer *Gloeocapsa Kützingiana* darstellen, erheben sich ja meist bis zu 2 mm über die Gesteinsoberfläche, so daß nicht von einer Zernagung des Substrates die Rede sein kann. Wie in anderen Untersuchungsgebieten ist es auch hier die Alge *Gloeocapsa Kützingiana,* deren Dauerzellen durch den CO_2-Entzug aus dem den Wuchsort benetzenden, Kalziumbikarbonat-haltigen Wasser das schwerer lösliche Kalziumkarbonat ausfällten und so nicht gesteinsauflösend, sondern gesteinsbildend wirken. Daß der niedergeschlagene Kalk an höher gelegenen Stellen desselben Gesteinssplitters aufgelöst und von abfließendem Wasser weggeführt wurde, versteht sich von selbst.

Neben *Gloeocapsa Kützingiana,* die wohl 95 % der Algenvegetation ausmacht, finden sich auf diesen Felstrümmern des Schrattenkalkes *Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus, fam. lam.* und st. *col., alpinus, perdurans,* sodann *Tolypothrix byssoidea, Scytonema myochrous* und *Calothrix parietina* (Mat. 376).

Gegenüber der Algenvegetation der Gault-Felstrümmer zeigt sich diejenige der Schrattenkalk-Felsblöcke hauptsächlich verschieden durch das Fehlen der rothülligen *Gloeocapsa sanguinea* und durch das Vorherrschen der *Gloeocapsa Kützingiana,* insbesondere der Dauerzustände dieser letzteren.

c) Der Bergbach unterhalb der Meßmeralp

Den schmalen und sehr steilen Pfad, der von der untern Meßmeralp zur Ebene der Seealp hinunterführt, begleitet ein Bergbach. Bald ist sein Bett eingeengt zwischen hochragenden Wänden des Schrattenkalks, bald weitet es sich aus, und sein Wasser sprudelt über und zwischen den Riffen und Zähnen des anstehenden Gesteins talwärts. An einem warmen Sommertage, dem 10. September 1935, um 13 Uhr zeigte sein Wasser eine Temperatur von $+14{,}5^{\circ}$ C. Sie dürfte nur selten und nur für kurze Zeit höher gehen. Der Bach fügt sich also ein in den Typus der sommerkalten Gebirgsbäche, von denen wir im Gebiet der Hochalpen (Morteratsch und Barberine) mehrere in unsere Untersuchung einbezogen.

Die Vegetation dieses Bergbaches (Mat. 377) tritt dem Beobachter entgegen in einem prächtigen Farbenspiel, in dem die einzelnen Felsblöcke sich zeigen, entsprechend den Algen bzw. Algengesellschaften, die sie besiedeln. Meist handelt es sich dabei um Massenentwicklungen, die sich mit der Jahreszeit und den Schwankungen der Wasserführung rasch verändern. Es sind vornehmlich Algen des verhältnismäßig kühlen, sauerstoffreichen Wassers.

Im Frühjahr und Sommer sind die Gesteinstrümmer und kleinen Riffe im Bett dieses Bergbaches braunrot, olivgrün oder blaugrün gefärbt durch eine Reihe von Blaualgen, die in umfangreichen, getrennten Beständen oder innig durcheinanderwachsend dem Substrat aufsitzen. Es handelt sich dabei hauptsächlich um

Homoeothrix varians
Pleurocapsa aurantiaca
Chamaesiphon confervicolus
Chamaesiphon polonicus
Phormidium favosum
Schizothrix fasciculata
Kieselalgen

Bei *Homoeothrix varians* sind die in Haare ausgezogenen Spitzen der Trichome oft abgeworfen. Fäden und Trichome sind etwas weniger breit, als es die Diagnose verlangt. Das Material erfordert deshalb eine erneute Prüfung. *Pleurocapsa aurantiaca* zeigt eine außerordentliche Mannigfaltigkeit in der Ausbildung des Thallus. Die Bilder, die Geitler (1930) davon gibt, sind auch in unserem Material reichlich vertreten und ließen sich noch um einige vermehren. *Chamaesiphon confervicola* besitzt weniger intensiv gefärbte Scheiden als *Pleurocapsa aurantiaca* und ist darum an der Vegetationsfärbung in weniger bedeutendem Maße beteiligt. Diese Blaualge lagert zwischen ihren langgestreckten und mit zahlreichen Endosporen gefüllten Sporangien reichlich Kalk ab.

Im Herbst, wenn die Wassertemperatur gesunken ist, wird diese Vegetation überlagert von der das Gestein dicht bedeckenden Chrysomonade *Hydrurus foetidus*. Ihre bis dezimeterlangen Gallertschnüre fluten im Wasser, bis mit eintretendem Frühling die Wassertemperatur wieder steigt.

d) Wasserfall auf der rechten Talseite oberhalb des Seealpsees

Etwa 700 m oberhalb des Seealpsees, in einer Höhe von zirka 1300 m ü. M., stürzt, von der Meglisalp herkommend, Wasser in einer Kaskade von zirka 40 m Fallhöhe über die senkrecht anstehende Wand des Schrattenkalks herunter. Am 22. September 1935 notierten wir eine Wassertemperatur von 11,5° C; pH 7,42. Das Gestein steht massig an, und die Erosion geht langsam vor sich. Von weither ist die üppig ausgebildete Algenvegetation sichtbar, die zu beiden Seiten des Falles neben der eigentlichen Wasserrinne, d. h. so weit wie die Spritzer und der Gischt des zerstäubenden Wassers reichen, den Fels mit einer schleimigen, matt dunkelroten Kruste überzieht.

Diese Vegetation (Mat. 378) ist zusammengesetzt aus ausgebreiteten Lagern von *Schizothrix fasciculata* (Tafel 15 a) und *Phormidium favosum,* zwischen deren ineinandergeschlungene Fäden *Gloeocapsa sanguinea* mit weiten, schwach violett gefärbten Hüllen eingestreut ist. Die rotbraune Färbung dieser Vegetation ist verursacht durch *Chamaesiphon curvatus*. Die Fäden dieser Blaualge sitzen zu Millionen auf den Scheiden und Hüllen der genannten Algen, oft so dicht, daß von der Trägerpflanze kaum mehr etwas zu sehen ist (Abb. 40). Sie bedecken aber auch die Oberfläche des nackten Gesteins, das in Quadern von verschiedener Größe am Fuße des Falles in der Aufprallzone des Wassers liegt. Nicht selten tragen die Fäden dieser Blaualge ihrerseits wieder Individuen derselben Art als Epiphyten.

An allen Standorten unseres Wasserfalles bevorzugt *Chamaesiphon curvatus* die dem Licht zugewandte Seite des Substrates. Dies zeigt sich besonders deutlich an Lagern von *Gloeocapsa sanguinea,* deren Oberfläche auf der dem Licht zugewandten Seite einen Schopf von *Chamaesiphon*-Fäden trägt, während außerhalb desselben die Lagergallerte von Epiphyten frei ist. *Chamaesiphon polonicus* ist in geringerer Menge dieser Vegetation beigemischt.

Die Massenentwicklung einer kleinen, feinen Kieselalge, *Achnanthes linearis,* verursacht in der Spritzzone eine auffallende Grün-Braun-Färbung des Gesteins. Die Zellen sind durch verzweigte Gallertstiele am Substrat festgeklebt; zwischen ihnen wird reichlich Kalk ausgefällt.

In kleinen Mulden und Löchern der dem Wasserfall vorgelagerten Felssplitter kommt eine andere, das Gestein mit einer blutroten Kruste überziehende Alge *Haematococcus pluvialis* zur Entwicklung. Sie zeigt sich im Flagellaten- oder im ruhenden Palmellastadium, je nachdem, ob der Standort unter Wasser steht oder ausgetrocknet ist.

e) Dauernd schwach überrieselte, geneigte Schrattenkalkfelsen

Beim Aufstieg zum Wildkirchli, auf halber Höhe zwischen dem Pfad, der zum Seealpsee führt, und der Basis der großen Wand rieselt andauernd Sickerwasser (pH 7,20) in dünnem Film über mäßig geneigte, von Wiesen und Wald eingerahmte Felsen. Diese sind nach S exponiert. Sie sind von Algen dicht bewachsen. Von bloßem Auge erkennt man darauf bis 2 mm dicke Polster und Krusten von schokoladebrauner Farbe. An andern Stellen ist der Fels viele Quadratdezimeter weit von einer rosaroten, dünnen, leicht abnehmbaren Schicht überzogen, und zwischen diesen Beständen breiten sich die für solche Rieselwasserläufe charakteristischen grünen Watten von Fadenalgen aus (Mat. 379).

Die braunen Krusten stellen üppig entwickelte Lager von *Scytonema myochrous* dar, dessen dunkelbraune Fadenscheiden auffallend deutlich trichterförmig geschichtet sind und die, in Übereinstimmung mit dem hohen Benetzungsgrad des Wuchsortes, Zustände zeigen, die durch die Weite ihrer Scheiden an *Petalonema* erinnern. *Schizothrix epilithica* liegt in Polstern von heller, *Schizothrix lateritia* in solchen von rosa Farbe vor. Alle diese Blaualgen bergen im Geflecht ihrer Fäden *Gloeocapsa sanguinea* (st. *col., alpinus, fam. lam.*), deren Lager in allen Graden der Färbungsintensität vertreten sind. Sie liegt in Zuständen mittelweiter und sehr weiter Hüllen (st. *Ralfsianus*) vor. Zwischen den Kissen und Polstern von *Scytonema* und *Schizothrix* bedecken grüne Watten von *Zygnema, Mougeotia* und *Ulothrix* den Stein, und zwischen ihren Fäden sind *Gloeocapsa Kützingiana* im Zustande intensiv gefärbter, weiter Hüllen, sodann *Chroococcus turgidus* und viele Kieselalgen eingestreut.

Eine für das Gebiet der Schweiz neue Blaualge fanden wir in *Sacconema rupestris*. Sie zeigt sich in ausgedehnten Lagern und in der für sie angegebenen charakteristischen Ausbildung. Wir haben sie auch andernorts, z. B. in der Molasse um Schwarzenburg, gefunden. Bei der Besprechung jenes Gebietes werden wir unsere Auffassung begründen, wonach *Sacconema rupestris* nicht den Rang einer eigenen Gattung beanspruchen kann, sondern daß sie als die ökologische Modifikation nasser Standorte einer *Rivularia* aufgefaßt werden muß.

f) Steilwand im Schrattenkalk auf der Höhe des « Wildkirchli » (1477 m ü. M.)

Die von der Ebenalp nach S, SE und E senkrecht abfallende, über hundert Meter hohe Wand im Schrattenkalk ist berühmt geworden durch die in ihr gelegenen Höhlen des « Wildkirchlis » und des « Eschers », jene prähistorischen, altpaläolithischen Kulturstätten und höchstgelegenen Stationen des Urmenschen in Europa.

Massig, in mächtigen Bänken, steht der Kalkstein an, wohl seit Jahrhunderten an seiner Oberfläche kaum sichtbar verändert durch Rutschungen, Steinschlag usw. Von höherer Vegetation ist sie frei; nur spärlich haben sich in Vertiefungen und Schichtfugen des Gesteins schmächtige Moosräschen einzunisten vermocht (Tafel 14 b).

Die Wand ist grau, gelblich aufleuchtend in der Sonne. Dieses eintönige Grau ist aber vielfach unterbrochen von mächtigen dunklern Bändern, die hoch oben, wo die Felswand in den Wald und den Wiesenplan der Ebenalp übergeht, ansetzen und senkrecht an der Wand herablaufen. Manche dieser bald breiten, bald schmalen Bänder sind auf der Höhe von Schichtfugen des Gesteins unterbrochen, wie abgeschnitten, und laufen unterhalb dieser Stellen, horizontal verschoben, weiter. Diese Bänder sind die sichtbaren Spuren all der Stellen, an denen während und nach Niederschlägen Riesel- und Sickerwasser während längerer oder kürzerer Dauer an der Felswand herabfließt. Sie haben also dieselbe Ursache wie die Tintenstriche im Silikatgebiet; nur ist ihre Färbung viel heller; sie ist, namentlich im trockenen Zustande und aus der Ferne gesehen, aschgrau oder bläulichgrau; befeuchtet erscheinen sie in dunkelgrauer Patina.

Die gewaltige Wand, soweit sie von Riesel- und Sickerwasser oder auch nur von den in der Gegend reichlichen Niederschlägen benetzt wird, ist über und über mit Algen bedeckt. Diese lassen sich im feuchten Zustande leicht abheben. Ist der Standort aber trocken, so liegen sie in eine harte Kruste eingebettet, die bis zu 1 cm Dicke dem Gestein aufliegt und mit Hammer und Meißel als Ganzes abgelöst werden kann. Die Felswand zeigt eine rauhe Oberfläche und sieht aus, als ob sie von der Verwitterung oder von den auf ihr liegenden Algen korrodiert worden wäre. Dem ist aber nicht so. Die ursprüngliche Oberfläche des Gesteins liegt tiefer; sie ist bedeckt von der Kalkkruste, in der die Algen enthalten sind, und dieser Kalk ist auf biogenem Wege von den Algen selbst gefällt worden. Die Felswand wird also nicht von den auf ihr liegenden Algen zernagt, sondern mit einem Kalkpanzer überzogen, der sie vor der Zerstörung durch die Atmosphärilien weitgehend schützt.

An dieser Algenvegetation sind folgende Arten beteiligt (Mat. 380 bis 383) :

Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*
» » st. *col., alpinus, perdurans*
» » st. *col., alpinus, germinans*
Gloeocapsa Kützingiana, st. *fam. lam.*
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*
Gloeocapsa Itzigsohnii
Aphanocapsa montana
Scytonema myochrous
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*
Nostoc microscopicum
Tolypothrix sp.

Gloeocapsa sanguinea bestreitet wohl 90 % der Vegetation dieser grauen Wand, wenigstens im Gebiete außerhalb der « Graubänder ». Auf den erhöhten Stellen der unebenen Oberfläche, also den der Besonnung am meisten ausgesetzten Wuchsorten, liegt sie ausschließlich im Zustande dickwandiger, intensiv violett gefärbter Dauerzellen vor. In den Vertiefungen herrschen die Lager mit mittelweiten und mäßig oder schwach gefärbten Hüllen vor und gehen in jene Schattenformen über, die in der Literatur als *Aphanocapsa montana* bezeichnet werden. Hinsichtlich der Individuenzahl folgt an zweiter Stelle *Gloeocapsa Kützingiana*. Auch sie liegt im vegetativen Zustande mit verhältnismäßig weiten Hüllen vor in den tiefer gelegenen feuchteren Stellen der Felswand, während auf Erhebungen und stark besonnten Wuchsorten das Dauerstadium, st. *pleurocapsoides* vorherrscht.

In den eigentlichen Graubändern, die sich durch ihre hellere, mehr bläulichgraue Patina auf der Wand besonders abheben, liegt diese Alge in fast reinen Beständen vor. In ähnlicher Weise, wie wir dies an anderen Orten (z. B. im Gebiet von Barberine, Erstfeld usw.) beobachteten, bilden sie darauf halbkugelige Pusteln, die dicht gedrängt sich über dem Substrat erheben. Eingehüllt von dem durch ihre eigene Assimilationstätigkeit gefällten Kalk zeigen sie sich zumeist im st. *pleurocapsoides*, d. h. im Einzell- oder Zweizellstadium, seltener im st. *quadrantorum* bzw. st. *octantorum*.

An feuchteren Wuchsstellen liegt *Scytonema myochrous* im st. *typicus*, d. h. mit gut ausgebildeten, freien Doppelverzweigungen vor, an trockeneren Standorten dagegen ist diese Blaualge im st. *crustaceus*, d. h. mit den für diese Standortsform charakteristischen Trichomschleifen, vertreten.

An Stellen höheren Benetzungsgrades zeigt die Vegetation eines Rieselwasserstreifens ein etwas verändertes Bild. *Gloeocapsa sanguinea* ist in weithülligen, in Vertiefungen auch mit farblosen und homogenen

Hüllen (st. *pallidus*) vertreten. Die Art tritt aber gleichzeitig stark zurück vor *Nostoc microscopicum* und *Gloeocapsa Kützingiana*. Auch bei dieser Alge herrschen die mehrzelligen und weithülligen Zustände (st. *rupestris* und st. *fam. lam.*) vor.

12. Am Südabhang der Churfirsten

In steilen, stellenweise senkrechten, bis zu über 1000 m hohen Wänden fallen die Churfirsten nach dem Walensee ab. Ihre S-Flanke ist wenig gegliedert; nur da und dort schiebt sich zwischen das eintönige Grau oder Blaugrau der nackten Felsen ein grünes Band von Wald, Sträuchern oder Graswuchs, und bei Betlis haben zwei Wasserfälle ein kleines Erosionstal in das Gestein eingefressen.

Am Ufer des Walensees, ca. 430 m ü. M., stehen noch Malmkalke an; aber schon in geringer Höhe sind diese überlagert von den gegen 2000 m mächtigen Schichten der untern und mittleren Kreide, des Schrattenkalks, der sich, nicht minder mächtig, bis ins Säntisgebirge nach N hinzieht. Das Gebiet des Walensees ist niederschlagsreich. Weesen zeigt ein Jahresmittel von 167 cm; doch reicht nach M a u r e r und L u g e o n die 180-cm-Zone, die das Säntismassiv umgibt, bis in unser Untersuchungsgebiet hinein. Diese hohe Feuchtigkeit kommt auch in dem üppig entwickelten Lindenwald am Fuße der Churfirsten zum Ausdruck.

Die Einbeziehung dieser Berghänge in unsere Untersuchungen schien uns notwendig, weil sie bereits Gegenstand zweier grundlegender Arbeiten über die Felsvegetation waren, einer ersten, die M. O e t t l i (1905) der Phanerogamenvegetation widmete, und einer zweiten von G. B l ö c h l i g e r (1931), die die Bakterienflora des Schrattenkalks zum Gegenstand hatte. In diesen Arbeiten war eine Reihe von Fragen zur Diskussion gestellt worden, die es auch auf der Grundlage algologischer Untersuchungen zu beantworten gab. Schon zu Beginn unserer Erhebungen schien es uns höchst wahrscheinlich, daß einige Auffassungen der genannten Autoren umgedeutet oder korrigiert werden müßten.

Aus der Weite betrachtet zeigen die Steilwände der Churfirsten ein ähnliches Bild wie die Kalkfelsen, die wir im Alpengebiete vielerorts beobachteten; nur ist die blaugraue Farbe ihrer Oberfläche noch auffallender, allgemeiner und einheitlicher. Den Geologen ist diese Gesteinsfärbung längst aufgefallen, und nach A l b e r t H e i m ist der Schrattenkalk gerade an seiner blauen Färbung erkennbar. Unsere Untersuchungen in andern Kalkgebieten haben uns gelehrt, diese Gesteinsfärbung zu deuten. Sie ist nicht in erster Linie die Farbe des gewachsenen Kalks, sondern die Patina, die durch die Algenvegetation und die durch sie auf

dem Fels abgelagerte Kruste biogen gefällten Kalkes auf seiner Oberfläche hervorgebracht wurde.

Wie zu erwarten war, ist das Gestein der Churfirsten auf weite Strecken hin von einer mehr oder weniger zusammenhängenden Algenschicht bedeckt. In ihr dominiert *Gloeocapsa Kützingiana*, st. *pleurocapsoides*, und nur verhältnismäßig spärlich ist *Gloeocapsa sanguinea*, st. *col.*, *alpinus*, *perdurans*, in tieferen Kalkschichten auch st. *fam. lam.* mit schwächerer Hüllenfärbung beigemischt (Mat. 882). Unmittelbar unter Sickerwasseraustritten herrscht manchmal *Gloeocapsa sanguinea* (mit stets violett gefärbten Hüllen) vor. Dort (Mat. 884) gelangen während der Dauer der Benetzung vielerorts auch ausgedehnte Lager von *Scytonema myochrous* zur Entwicklung. Wenn aber das Wasser versiegt, vertrocknen sie und bleiben in Fetzen noch eine Zeitlang am Fels kleben. An anderen, während längerer Perioden benetzten Stellen (Mat. 883) entwickelt diese Alge üppige Kissen von mehreren Zentimetern Dicke. In ihnen zeigen die Fäden weite *Petalonema*-artige Hüllen, während an den vorher genannten, trockeneren Stellen die Trichome von dünnen, zähen Scheiden umschlossen sind, so daß also der st. *crustaceus* mehr oder weniger stark vorherrscht (Mat. 884). Stets sind zwischen die Fäden der *Scytonema*-Lager Kolonien von *Gloeocapsa sanguinea*, st. *col. alpinus*, mit sehr weiten, schwach gefärbten Hüllen, sodann *Gloeothece pallida*, *Gloeocapsa Kützingiana*, st. *pleurocapsoides* und *Synechococcus aeruginosus* eingelagert. Außer diesen wenigen Arten gelangt kaum eine andere zu nennenswerter Entfaltung.

Diese weit ausgedehnte Algenvegetation ist also zu wohl 99 % aus kaum einem halben Dutzend Arten zusammengesetzt, und nur Blaualgen sind in ihr vertreten. Kieselalgen und Konjugatenalgen fehlen. Für die ersteren ist der Standort zu stark belichtet, für die letzteren zu trocken.

Die alkalische Reaktion des Riesel- und Sickerwassers bringt es mit sich, daß rothüllige *Gloeocapsa sanguinea* im Gebiete fehlt. Wo diese Art vorkommt, da ist sie in ihrer violetthülligen Form vertreten. Diese bestimmt neben der gelbhülligen *Gloeocapsa Kützingiana*, st. *pleurocapsoides* die Farbe des Materials im mikroskopischen Präparat.

Nun liegt aber an manchen Standorten (Mat. 881) noch eine *Gloeocapsa* mit orangeroten Hüllen vor. Wenn sie auch an Individuenzahl nirgends an die beiden genannten Arten heranreicht, so kann sie doch gelegentlich recht reichlich vertreten sein.

Sie liegt in den gleichen Entwicklungszuständen vor wie *Gloeocapsa Kützingiana*, st. *pleurocapsoides*, nämlich in dickwandigen, in eine dünne, zähe, intensiv gefärbte, eng anliegende Hülle eingeschlossenen Zellen, die ihrerseits in eine weite, hyaline und homogene Gallerte eingebettet ist. Dieser Zustand entspricht dem st. *germinans*, den wir

bereits weiter oben für *Gloeocapsa Kützingiana* und *Gloeocapsa sanguinea* beschrieben haben. Die orangerothüllige *Gloeocapsa* liegt aber auch in ein- und zweizelligen Dauerzuständen, ebenso in vier- und achtzelligen Entwicklungsstadien (st. *quadrantorum* und st. *octantorum*) vor. In Zellgröße, Anordnung der Tochterzellen nach der Teilung, Ausbildung der Gallerte usw. gleicht diese Alge genau der gelbhülligen *Gloeocapsa*. Nur die deutlich orangerote Farbe könnte uns daran hindern, sie zu *Gloeocapsa Kützingiana* zu stellen. Folgen wir den Bestimmungsschlüsseln der neueren Cyanophyceenliteratur, so müssen wir die fragliche Alge zu *Gloeocapsa Shuttleworthiana* stellen, also einer Spezies aus der Untergattung *Rhodocapsa*.

Welcher Art ist nun aber der Hüllenfarbstoff? Bringen wir Salzsäure zwischen Objektträger und Deckgläschen, so schlägt die orangerote Färbung alsbald nach Gelbbraun um, und unsere Alge unterscheidet sich dann in nichts mehr von der echten *Gloeocapsa Kützingiana*. Wie bei dieser kann die Farbe nach längerer Einwirkung der Salzsäure auch nach Grün umschlagen. Diese Farbreaktion gelingt freilich nicht immer, was wohl der dichten, zähen Gallerthülle zuzuschreiben ist, die dem Eindringen der Säure so großen Widerstand entgegensetzt, daß diese nicht bis zum Farbstoff vorzudringen vermag.

Wären wir in der Lage, die Orangefärbung auf bestimmte ökologische Verhältnisse des Standorts zurückzuführen, so würde nichts uns hindern, unsere orangerothüllige *Gloeocapsa* als Standortsform der *Gloeocapsa Kützingiana* zu deuten. So weit sind wir aber noch nicht, und wenn es uns auch höchst wahrscheinlich scheint, daß die beiden nur durch die Hüllenfärbung verschiedenen Materialien genetisch zusammengehören, so sind wir doch heute noch nicht berechtigt, diese Vereinigung vorzuschlagen.

Soviel aber ist sicher, daß *Gloeocapsa Shuttleworthiana* nicht der Untergattung *Rhodocapsa,* sondern der Untergattung *Chrysocapsa* zugeordnet werden muß, denn ihr Hüllenfarbstoff ist nicht Gloeocapsin, sondern Scytonemin oder ein ihm ähnlicher Farbstoff.

Neben dieser Algenvegetation, die dem Substrat in einer gleichmäßigen, formlosen, aber meist stark verkalkten, bis mehrere Zentimeter dicken Schicht aufliegt, bergen die Steilwände der Churfirsten da und dort noch verkalkte Algenlager, von charakteristischer Form, in denen der Laie kaum biogene Bildungen zu erkennen vermöchte. Wir finden sie vornehmlich an Stellen periodisch austretenden Sickerwassers (Mat. 881). Dort bedecken sie in zahlreichen, guirlandenartig horizontal verlaufenden Bändern viele Quadratdezimeter weit den Fels mit einem harten Tuff. Benetzen wir diesen mit Salzsäure, so wird die Alge sichtbar, die auf biogenem Wege diesen Kalk fällte. Es handelt sich dabei um

eine *Schizothrix,* deren Fäden viele Trichome in sich schließen, sich unter Verminderung der Trichomzahl reichlich verzweigen, bis die Endverzweigungen nur noch einzelne oder je ein einziges Trichom enthalten. Die Zellen sind 1,7 μ breit, 1—2mal, an den Trichomenden aber bis 3mal so lang als breit, die Endzelle ist kegelig zugespitzt. Die Scheiden sind farblos, eng oder weit, fest und an den Enden oft deutlich zugespitzt.

Die Artbestimmung bietet wiederum nicht geringe Schwierigkeiten. Unsere Alge kommt den Arten *Schizothrix coriacea, Sch. fasciculata* und *Sch. perforans* am nächsten. Die letztgenannte scheidet aber aus, denn ihre Trichome von 0,8—1,4 μ Breite sind viel zu dünn; ihre Fäden sind nur wenig verzweigt und enthalten meist nur ein einziges Trichom. *Schizothrix fasciculata* hat dagegen zu breite Trichome (1,4—3 μ).

So bleibt unter den bisher in der Literatur beschriebenen Arten nur *Schizothrix coriacea.* Aber auch von dieser unterscheidet sich unsere Alge durch mehrere Merkmale, insbesondere durch die reichliche Verzweigung ihrer Fäden und die große Zahl der in ihnen enthaltenen Trichome. Vielleicht ist diese Nichtübereinstimmung nur scheinbar und ließe sich möglicherweise darauf zurückführen, daß das Originalmaterial, auf das die Diagnose aufgebaut ist, nicht sorgfältig genug eingesammelt wurde. Löst man nämlich nicht eine ziemlich dicke Kalkschicht durch Salzsäure auf, so werden nur die oberflächlich liegenden Endverzweigungen der Fäden, die nur einzelne Trichome enthalten, frei; die älteren, viele Trichome enthaltenden Fadenstücke liegen tiefer im Gestein.

Wie in vielen anderen Fällen wollen wir sowohl darauf verzichten, unsere Alge einer bekannten Spezies zuzuordnen, als auch eine neue Art zu beschreiben. Ihre endgültige Bearbeitung soll für einen späteren Zeitpunkt aufgespart bleiben.

In diesen *Schizothrix*-Tuffen siedeln sich auch Chroococcaceen an, insbesondere *Gloeocapsa Kützingiana* und *Gloeocapsa sanguinea.* Sie liegen in Dauerzellen, vegetativen und Nannozyten-Stadien vor. Zwischen ihnen verlaufen die torulösen Fäden von Pilzen, die zur Lichenisation der Algenlager führen (Mat. 881).

Ganz allgemein ist im Gebiet der Churfirsten die die Felsoberfläche bedeckende Algenschicht stark verkalkt. Sie kann auf der Oberfläche des kompakten Gesteins eine zusammenhängende, harte, poröse Kruste von mehreren Zentimetern Dicke bilden, in der die Algen z. T. eingemauert sind. Während die zutiefst liegenden Zellen in der von ihnen oder von ihrer Nachkommenschaft abgelagerten Kalkkruste ersticken, führen die oberflächlich liegenden Zellen ihre Assimilationstätigkeit und damit auch die Kalkfällung andauernd weiter.

Nun gibt es auf den weiten Felsflächen der Churfirsten auch Stellen, die den Algen zu trocken sind. Sind sie starker Belichtung aus-

gesetzt, so wuchern auf oder in der Oberfläche epi- oder endolithische Flechten. Völlig vegetationsfrei erscheinen dem Auge dagegen Felsflächen, die unter überhängendem Gestein zurücktreten, die also sozusagen nie von Regen, Riesel- oder Sickerwasser benetzt werden.

a) Am Serenbachfall

Oberhalb des Dorfes Betlis, ca. 500 m ü. M., stürzt das Wasser des Serenbachfalles über eine 80 m hohe Felswand, und weithin benetzt sein Gischt die auf dem Talboden verstreut liegenden Gesteinssplitter. Diese sind darum von einer üppigen Algenvegetation von oft mehreren Millimetern Mächtigkeit über und über bedeckt. Dabei sind hauptsächlich vertreten (Mat. 886) :

Hydrurus foetidus (besonders reichlich in der kalten Jahreszeit).
Schizothrix sp.
Chamaesiphon polonicus und zahlreiche Kieselalgen, unter denen besonders reichlich vertreten sind :
Ceratoneis arcus var. *genuina,*
Diatoma hiemale var. *mesodon*
Cymbella ventricosa
Meridion circulare
Microneis exilis
Synedra ulna var. *danica*
Cymbella affinis
Gomphonema olivaceum.

Die ausgedehnten *Schizothrix*-Lager sind durch ihre dunkle, rost- bis karminrote Färbung von weither sichtbar. Ihre Fäden liegen dem Substrat eng an, und nur selten sind einzelne Fadenbündel senkrecht aufgerichtet. Die Kalkinkrustation ist gering; die Lager sind deshalb weich, und die Fäden lassen sich leicht voneinander lösen.

Im Mikroskop ist keine Scheidenfärbung zu erkennen. Wiederum bietet die Artbestimmung größte Schwierigkeiten. Am nächsten kommt unser Material den Arten *Schizothrix tinctoria* und *Sch. Regeliana.* Von der ersteren, für die violette oder stumpf blaugrüne Lager angegeben sind, unterscheidet sie sich durch ihre mehr fleischrote Färbung. Überdies sind ihre Zellen breiter, nämlich 2,2—2,9 μ, gegenüber 1,4—2,4 μ bei *Sch. tinctoria.* Besser stimmt unsere Alge mit *Schizothrix Regeliana* überein, wenn auch für die Zellen dieser Art nur 1,7—2,2 (—2,7) μ angegeben sind. Wir möchten auch in diesem Falle die endgültige Artbestimmung einer späteren Studie vorbehalten.

Vielfach sind die Fäden von *Schizothrix* mit den Lagern eines *Chamaesiphon* dicht besetzt. Auch seine Bestimmung bietet fast unüber-

windliche Schwierigkeiten. Mit keiner der bisher bekannten Arten stimmt er völlig überein. Geitler (1930, S. 421) hat auf diese Schwierigkeit der Bestimmung von *Chamaesiphon* hingewiesen; sie liegt in der vielfach ungenügenden Kenntnis der Arten begründet, und nach Geitler ist die Artsystematik dieser Gattung noch durchaus provisorisch. Zu dieser Auffassung haben die vorliegenden Untersuchungen auch uns geführt. Am ehesten läßt sich unser Material bei *Chamaesiphon confervicola* unterbringen. Diese Art ist aber von Borzi wohl zu weit gefaßt worden und schließt Entwicklungszustände ein, die nur schwer verständlich sind.

Unser Material besteht aus Einzelzellen von ziemlich deutlich zylindrischer Form. Die Basis ist etwas eingezogen. Durch die am Substrat ausgebreitete Gallerte sind die Lager an ihrer Unterlage festgewachsen. In ihren mittlern Partien und am Scheitel sind sie ziemlich einheitlich 4—5 μ breit. Die Pseudovagina ist dünn (etwa 0,5—1,0 μ dick), farblos und fest. Manchmal lassen sich feine Schichten nachweisen, die sukzessive vom Protoplasten ausgeschieden werden, offenbar jedesmal, wenn eine Spore frei wird. Der Protoplast ist von stahlblauer, rötlichblauer bis blaugrauer Färbung.

Meist ist nur eine einzige Spore sichtbar. Vielfach liegen aber auch 2, 3, ja 4 Sporen im Sporangium. Sie fallen in der Regel ab, so daß es nicht zur Bildung von Kolonien kommt. Manchmal aber vermögen sich einzelne Sporen nicht aus der Gallerthülle der Mutterzelle zu befreien und keimen auf dieser letzteren aus. Gelegentlich kommt es auch vor, daß sich innerhalb der Pseudovagina eine jüngere Spore an einer älteren vorbeischiebt und abfällt, während die ältere mit der Mutterzelle in Verbindung bleibt. Solche und ähnliche Bilder erwecken oft den Eindruck, als ob Sporen sich geteilt hätten. Dies ist aber wohl nicht der Fall, und wenn im Sporangium Sporen nebeneinanderliegen, so ist dies wohl immer das Ergebnis einer Verschiebung, nicht einer Teilung.

Borzi hat für *Chamaesiphon confervicola* intrasporangiale Sporenteilungen angegeben. Geitler zweifelt an der Richtigkeit dieser Angabe und möchte die von Borzi gegebenen Bilder eher durch Stauchungen erklären. Vielleicht vermag unsere Studie, deren Ergebnisse wir auch in Abb. 41 dargestellt haben, in dieser Frage eine Klärung herbeizuführen.

13. In der Umgebung von Arosa

Das Untersuchungsgebiet um Arosa liegt geologisch in der Aroser Schuppenzone und, soweit es sich um anstehenden Fels handelt, in der Region des Hauptdolomits. Dazu gehören verschiedene Felszähne auf

der Alp Maran und ein größeres Felsmassiv oberhalb derselben in der dortigen Legföhrenaufforstung, sodann ein weiteres am Südhang des Tschuggen. Im Geländeschutt des Arlenwaldes dagegen liegen mitten unter Felszähnen und Splittern des anstehenden Dolomits Ophiolithklötze, die aus dem kristallinen Gestein des Brüggerhorns und des Maranerberglis heruntergefallen sind. Am Hörnli stehen mesozoische Ophiolithe, insbesondere Serpentin, Diabas, Variolarit und Spilit an.

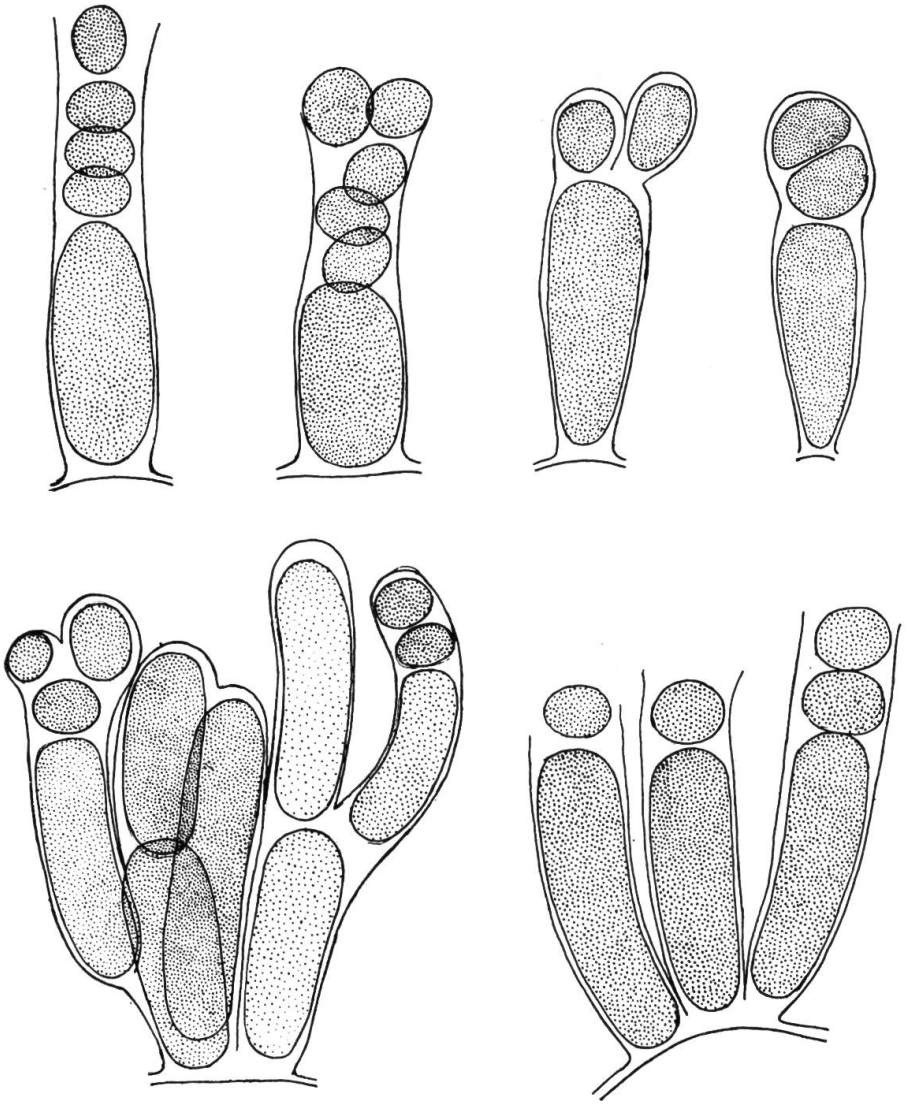


Abb. 41
Chamaesiphon confervicola A. Br., verschiedene Entwicklungszustände. Aus einem am Serenbachfall (Churfirsten) gesammelten Material. Vergr. ca. 2000

Im Untersuchungsgebiet kommt für die Entwicklung der Algenvegetation der jährlichen Niederschlagsmenge eine besondere Bedeutung zu, da die Felszähne und die Steilwände der Felsmassive beinahe

ausschließlich von Regen und Schmelzwasser benetzt werden. Am Hörnli dagegen tritt, namentlich auf der Ostseite, aus Felsspalten Sickerwasser in geringer Menge aus. Arosa zeigt eine mittlere Niederschlagshöhe von 132 cm; das Hörnli liegt bereits über der 140-cm-Linie.

a) Felszähne am Südhang des Tschuggen (1880 m ü. M.)

Oberhalb des Dorfes Inner-Arosa, am Südhang des Tschuggens, steht der Dolomit in bis 10 m hohen, senkrechten Felszähnen mit größtenteils nackten Wänden an, nach allen Seiten hin frei, nach dem Tale zu in Südexposition. Die dunkle Patina der Gesteinsoberfläche zeigt verschiedene Nuancen, vom schmutzigen dunkeln Grau, wie es die Bahnen des Rieselwassers im allgemeinen kennzeichnet, bis zu jenem helleren Blaugrau, das wir bereits andernorts als die trockenste Phase der Algenstandorte auf dem basischen Gestein kennen lernten.

Wir haben von diesen Dolomitwänden 20 verschiedene Materialien geprüft und dabei eine reichentwickelte, aber immer sehr eintönige, artenarme Vegetation vorgefunden (Mat. 151). Dies liegt darin begründet, daß die höhern Grade der Benetzung, die Stufen 1—3, im Untersuchungsgebiete, namentlich in demjenigen des Dolomits, fehlen. Die dunkleren Rieselwasserstreifen, die in die vierte bis fünfte Stufe einzureihen sind, zeigen, weitaus dominierend, *Gloeocapsa sanguinea* im Zustande der intensiven, dunkelvioletten Färbung ihrer enganliegenden Hüllen und, weniger reichlich, im st. *familiaris lamellosus. Gloeocapsa Kützingiana* ist, wenn auch nicht reichlich, im st. *perdurans* mit großen Einzelzellen oder in zwei-, vier- bis achtzelligen Zuständen, die die frühere Spezies *Gloeocapsa rupestris,* nach unserer Auffassung den status *rupestris,* darstellen, vertreten. Spärlicher sind *Calothrix parietina* und *Scytonema myochrous,* st. *crustaceus* beigemischt. In den helleren, bläulichgrauen Algenstreifen, die der fünften Benetzungsstufe angehören, dominiert *Gloeocapsa Kützingiana,* st. *pleurocapsoides* neben *Gloeocapsa sanguinea,* st. *col. alpinus, perdurans* fast unumschränkt.

b) Ein Felszahn auf der Alp Maran

Ein nach allen Seiten hin völlig freistehender Felszahn von ungefähr 5 m Höhe und einer Grundfläche von ca. 80 m² trägt auf seinem zerklüfteten Scheitel einen kargen Bestand von Kleinsträuchern und Gras, und in Ritzen und Spaltfugen des Gesteins hat sich etwas Erde angesammelt, in der Glockenblumen, Baldrian, Preiselbeeren, Weiden und verschiedene Gräser wurzeln. Sonst sind die Steilwände nackt und kahl. Die nach Süden gerichtete Wand tritt oberhalb ihrer Mitte unter einem darüber vorspringenden Felskopf etwas zurück, so daß sie dort weder von Niederschlägen noch von Riesel- oder Sickerwasser benetzt

Tabelle 36

	26 A	25	34	34 A	28	26	27	33	84	32	28 A	29	35
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, perdurans*	5,2	5,2	5,2	5,2	2,2	5,2	5,2	5,2	5,2	5,2	1,2		1,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*				1,2	1,2		1,2						2,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *pallidus* . .													1,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., magma*							1,2						
Gloeocapsa sanguinea, st. *Aphanocapsa, nannocytosus* . .												1,2	1,2
Gloeocapsa Shuttleworthiana	1,2	+, 2	1,2	+, 2	+, 2	+, 1	+, 2	+, 2	+, 2	+, 2			
Gloeocapsa Kützingiana, st. *rupestris*					1,1		1,2						
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*	+, 1	1,2	1,2	+, 1	5,1	+, 1	1,1	1,2	1,2	1,2	5,1		
Nostoc microscopicum						+, 1		+, 2	+, 2			1,2	
Cystococcus sp.												1,2	
Scytonema myochrous, st. *crustaceus* .						+, 1			+, 2			+, 2	
Calothrix parietina								+, 2					
Collema-Flechtenanfänge						+, 2	1,2	+, 2	+, 2			+, 2	
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocaps.* lichenisiert										+, 2			

wird. Andere Stellen, namentlich am Rande dieser trockensten, zurücktretenden Fläche, erhalten das vom überhängenden Felskopf abrieselnde und abtropfende Wasser, während wieder andere Stellen nur die Niederschläge auffangen (Taf. 15 b).

Die Gliederung der Algenvegetation dieses Gesteins ist darum etwas reicher als am Südhang des Tschuggens, was auch in der mehr abgestuften Farbtönung der Gesteinsoberfläche zum Ausdruck kommt. Die nachstehende Tabelle (Nr. 35), in der die wesentlichen für die Algenvegetation in Betracht kommenden Biotope dieses Felszahns berücksichtigt sind, gibt über diese Vegetation Auskunft.

Die in der Liste aufgenommenen Materialien stellen die Vegetation verschiedener Gesteinsoberflächen von je etwa 10—20 cm² dar. In sämtlichen 13 Proben ist *Gloeocapsa sanguinea* vertreten; 9mal dominiert sie in ihrem dunkelvioletthülligen Dauerzustand, 4mal ist sie im Stadium mittelweiter Hüllen vertreten. Dieses kommt zu reichlicher Entfaltung in Material Nr. 35, neben dem st. *perdurans* und dem st. *pallidus*. Es handelt sich dabei um Material aus einer Felsritze, das der direkten Besonnung entzogen ist. Wir beobachteten darin auch rothüllige Lager, was auf die Versauerung der Felsoberfläche durch geringe Mengen von humusartiger Erde, die sich in der Ritze festsetzte, zurückzuführen ist. In den hellen, blaugrauen Algenstreifen dominiert wie auf den Dolomitwänden des Tschuggen-Südhanges *Gloeocapsa Kützingiana*, st.*pleurocapsoides*. In ihrer weithülligen Form (st. *rupestris*) kommt diese in den Materialien der etwas feuchteren Standorte Nrn. 28 und 28 A vor. Da und dort sind spärliche Lager von *Scytonema myochrous*, st. *crustaceus* und *Calothrix parietina* eingestreut, in vier Fällen auch *Nostoc microscopicum*. Die Lager dieser Alge zeigen am Rand der Rieselwasserbahnen reichliche und verschieden weit fortgeschrittene Lichenisationsanfänge, bei denen in jungen Stadien die geschichteten, gelben Lagerhüllen noch sehr deutlich sichtbar sind. Außerhalb der Wasserstreifen entwickeln sie sich zu gut ausgebildeten *Collema*-Lagern.

Der stets trockenen, unter überhängendem Fels zurücktretenden Wand fehlen Algen und Flechten sozusagen vollkommen. Sie zeigt die natürliche Farbe des nackten Gesteins und birgt außer einer eventuell vorhandenen Bakterienflora keinerlei Vegetation.

Auffallend und weithin sichtbar sind auf allen diesen Felsköpfen und -rücken, von der Alp Maran bis zum Tschuggen, ausgedehnte Bestände von *Caloplaca elegans*, einer goldgelben nitrophilen Flechte, die an Anflugstellen der Vögel zu außerordentlich üppiger Entwicklung gelangt.

Eine auffallende Erscheinung in sämtlichen Materialien ist das

reichliche Auftreten einer *Gloeocapsa* mit braunroten, ockerroten bis orangeroten Hüllen, die in ihrer Farbe zwischen dem Karminrot der *Gloeocapsa sanguinea* und dem Goldgelb der *Gloeocapsa Kützingiana* liegt. Sie ist in denselben Stadien vorhanden wie diese, nämlich im Ein-, Zwei-, Vier- und Acht- bis Sechzehnzellenstadium mit eng anliegender, intensiv gefärbter Gallerte. Lange Zeit rechneten wir sie zu *Gloeocapsa sanguinea;* damit stand diese Alge aber nicht nur in der Nuance ihrer Farbe, sondern auch in ihrem Standort mit alkalischer Reaktion im Widerspruch. Schließlich fanden wir eine befriedigendere Lösung, indem wir sie unter den orangerothülligen Formen einreihten. Diese sind in der Literatur in der Untergattung *Rhodocapsa* untergebracht. Dabei kommen zwei Arten in Frage : *Gloeocapsa Itzigsohnii,* eine Art, für die ungeschichtete Hüllen angegeben sind, und *Gloeocapsa Shuttleworthiana* mit geschichteten Hüllen. An unserm Material ist keine Schichtung erkennbar, weil die Zellen im Dauerstadium vorliegen. Ihre Größe ist angesichts des sehr großen Schwankungsbereiches aller Dauerzellen von *Gloeocapsa* ebenfalls schwierig zu bewerten. Sämtlichen Herbarien, die wir, zum Vergleich, durchzusehen Gelegenheit hatten, fehlen Formen mit orangefarbenen Hüllen. Diese weisen in unserm Material viel mehr nach Rot und nach Gelb hin; es liegt also kein reines Orange vor. Um die Natur dieser Farbstoffe zu prüfen, griffen wir zum Mittel der chemischen Reaktion und machten dabei eine recht interessante Beobachtung : Bei Zusatz von Kalilauge schlägt die Rotorangefarbe nach einem klaren Goldgelb um, genau wie bei *Gloeocapsa Kützingiana.* Ebenso färben sich bei Zusatz von Salzsäure die Hüllen satt grün. Damit ist zunächst festgestellt, daß nicht *Gloeocapsa sanguinea* vorliegt. Die Lager dieser Art, die in ihrem violett gefärbten Zustande im Material überaus reichlich vorhanden sind, nehmen, wie an allen andern Fundstellen, bei Zusatz von Salzsäure rote, bei Zusatz von Lauge dagegen violette Färbung an. Damit ist erwiesen, daß unsere Alge mit orangeroten Hüllen in der Untergattung *Rhodocapsa* keinen Platz finden kann. Dagegen fügt sie sich durch das chemische Verhalten ihres Farbstoffes völlig ein in die Untergattung *Chrysocapsa.*

Ist sie mit *Gloeocapsa Kützingiana* identisch ? Das ist wohl nicht der Fall. Auf demselben mm² gewachsen, zeigt sie ja unter den selben Lebensbedingungen eine von dieser Alge durchaus verschiedenartige Hüllenfärbung. Wir müssen sie unter den beiden in Frage kommenden Arten (*Gloeocapsa Itzigsohnii* und *Gl. Shuttleworthiana*) derjenigen mit größeren Zellen und ungeschichteten Hüllen, also *Gloeocapsa Shuttleworthiana* zuordnen. Diese muß damit aber aus der Untergattung *Rhodocapsa* ausscheiden und in der Untergattung *Chrysocapsa* eingereiht werden. Dies könnte wohl auch für die übrigen Arten mit orangeroten

Hüllen zutreffen. Im übrigen scheint es uns möglich, daß sich diese bei genauerem Studium schließlich, wenigstens zum Teil, als Entwicklungszustände unserer Art erklären lassen. Doch muß diese Frage noch eingehend geprüft werden.

Ein ähnliches Bild wie die Silikatblöcke am Arlenwaldweg zeigen die Tintenstriche auf den Ophiolithen des Hörnlis (2500 m ü. M.); *Gloeocapsa sanguinea* dominiert. Sie ist aber nicht wie dort beinahe ausschließlich in der rothülligen Form vertreten, sondern die Lager mit violetten Hüllen sind reichlich beigemischt. Ob rot oder blau, zeigen die Lager außerordentlich intensive Färbung, satt rot oder dunkel-, fast schwarzviolett, so dunkel, daß vielfach die Einzelzellen innerhalb der gefärbten Hülle nicht oder doch nur mit größter Mühe zu erkennen sind. Namentlich die riesigen Dauerzellen, die einen Durchmesser von bis zu 25 μ erreichen können, erwecken den Anschein, als ob sie bis ins Innerste vom Farbstoff durchtränkt wären, und doch ist es nur eine dünne, die Zellen umschließende pigmentführende Schicht, der nach außen zu die oben beschriebene farblose, dichtere Hüllgallerte (Keimgallerte) angelagert ist.

Aber nicht nur *Gloeocapsa sanguinea* liegt im Zustand der Dauerzellen vor; auch *Gloeocapsa Kützingiana,* deren Entwicklungsstadien bis zum 16-Zellstadium, abgesehen von ihrer Hüllenfärbung, von der ersteren kaum zu unterscheiden sind, ist reichlich vertreten, und alle drei zeigen in derselben Weise mit fortschreitender Teilung eine Abnahme des Zelldurchmessers. Alle scheiden im Laufe der ersten Zellteilungen so reichlich Gallertsubstanz aus, daß sie von einer Schleimmasse eingehüllt werden, die ihren Durchmesser um ein Mehrfaches übertrifft. Auffallend ist ferner, daß wiederum bei allen drei Elementen keine Färbung dieser Gallerte, die wir Keimungsgallerte nannten, eintritt. Erst nachdem sich die Tochterzellen aus der Mutterhülle befreit haben, fangen sie an, ihre Gallerte zu färben.

Diese wenigzelligen Familien entwickeln sich weiter zu Lagern mit eng anliegenden, dünnen Hüllen, im Fall der roten Hüllen zum status *magma,* in demjenigen der violetten zum entsprechenden Zustand, und in der gelbhülligen Form zu *Gloeocapsa Kützingiana,* st. *rupestris.*

Je nach dem Feuchtigkeitsgrad der Standorte unterscheiden sich deren Materialien durch die mehr oder weniger weiten Hüllen, und entsprechend der Reaktion der Unterlage herrschen die roten oder violetthülligen Formen vor. Am Rande dieser tiefschwarzen Tintenstriche treten die genannten Algen in einfachen Lichenisationsanfängen auf. Diese werden hier namentlich von dem reichlich vertretenen *Scytonema myochrous,* st. *crustaceus* gebildet.

Leider konnte die Reaktion des Sickerwassers der Algenstandorte nicht ermittelt werden. Sie dürfte, wie aus der Färbung der Hüllen von *Gloeocapsa sanguinea* zu schließen ist, in der Nähe des Farb-Umschlagspunktes, also in der Nähe von pH 6,5 liegen.

14. Bei Bärschis (Kanton St. Gallen)

Auf der rechten Seite des Seeztales, zirka 3 km südöstlich von Wallenstadt, steht auf einer Höhe von zirka 500 m ü. M. in einer Länge von ungefähr 1 km eine Felswand des Liaskalks an. Sie ist nach SW exponiert, und auf ihrem höchsten Punkte steht, weithin schauend, das malerische Kirchlein St. Georgen (592 m ü. M.). Der Scheitel dieser Wand, sowie auch der ihr auf der Talseite vorgelagerte Felsschutt sind mit mittelhohem Mischwald bewachsen. Dieser beschattet stellenweise den Fuß der Felswand, die, über 100 m hoch, senkrecht emporsteigt und von höherer Vegetation frei ist. Sie liegt in einem Gebiet mit ungefähr 130 cm (Wallenstadt : 129 cm) jährlicher Niederschlagsmenge.

Manche Teile der Felswand empfangen nur das Wasser der Niederschläge; andere werden benetzt durch Rieselwasser, das von der obern Kante zeitweise abfließt; wieder andere Flächen, die unter überhängendem Gestein zurücktreten, werden von einem mehr oder weniger lang anhaltenden Film von Sickerwasser, das aus Ritzen und Spalten tritt, befeuchtet.

Die in zahlreichen Nuancen von matten oder leuchtenden, hellgrauen, blaugrauen, gelben, braunen bis dunkel rotbraunen Farbtönen wechselnde Patina, in der die Felsoberfläche dem Auge des Beobachters erscheint, läßt vermuten, daß sie eine reiche Algenvegetation trägt; die mikroskopische Analyse bestätigt diesen Eindruck.

In Tabelle 37 wurden die Artenlisten von 15 Untersuchungsstellen unserer Felswand vereinigt.

Die Materialien Nrn. 100, 98, 97 und 92 wurden Stellen der freistehenden, stark besonnten, vom Wald nie beschatteten Felswand entnommen, Belichtung : Stufe IV, Benetzungsstufe 5.

Nrn. 99, 191, 193 und 195 stammen von Standorten mit längerer Benetzungsdauer, geringerer Besonnung; sie werden vom Wald nie beschattet; Belichtung : Stufe II, Benetzungsstufe 4.

Nrn. 194, 219, 87 und 192 gehören den Benetzungsstufen 3—4 an. Sie wurden in einer im Sommer dauernd beschatteten Felsnische mit Sickerwasseraustritt gesammelt.

Nr. 196 entstammt der Rückwand einer durch Sickerwasser befeuchteten Felsgrotte. Der Standort ist durch überhängenden Fels, dichten Baum- und Strauchwuchs direkter Besonnung weitgehend entzogen. Benetzungsstufe 3.

Das Studium der vorliegenden Vegetation erwies sich als besonders lehrreich hinsichtlich der Formenmannigfaltigkeit einiger Arten in Abhängigkeit von den Standortsbedingungen. In den Materialien Nrn. 100, 98, 97 und 191 (Kolonnen 1—3 und 7 der Tabelle) dominieren die gelbhülligen Dauerzellen der Alge, die N o v á č e k vorläufig als *Gloeocapsa pleurocapsoides* bezeichnete. Neben ihnen liegen aber auch reichlich 2-, 4- und 8zellige Lager vor, die unzweifelhaft aus den genannten Dauerzellen hervorgingen. Auch N o v á č e k hat solche Stadien beschrieben und als status *quadrantorum* (4zellig) bzw. *octantorum* (8zellig) bezeichnet. Findet nun ein weiterer Teilungsschritt statt, so ordnen sich die 16 Zellen mehr kugelig an. Gleichzeitig nimmt die gemeinsame Gallerthülle an Dicke zu und zeigt deutliche, ineinander geschachtelte Hüllen und eine etwas weniger dichte, aber durchaus charakteristische Gelbfärbung. Solche Lager müssen nach der gebräuchlichen Literatur als *Gloeocapsa rupestris* bezeichnet werden. Sie entstehen aus den Dauerzellen nur dann, wenn genügend Feuchtigkeit vorhanden ist, so, wie auch die Dauerzellen von *Gloeocapsa sanguinea* bei Eintritt höherer Feuchtigkeit in den mehrzelligen Zustand mit dickerer, geschichteter Hülle übergehen. Wird nun der Feuchtigkeitsgrad oder die Benetzungsdauer noch höher, so teilen sich die Zellen in den « *rupestris* »-Lagern weiter; die Hüllen werden noch dicker, ihre Färbung etwas lichter, und die Lager gehen in den Zustand über, der die Merkmale typischer *Gloeocapsa Kützingiana* besitzt. Tatsächlich entstehen diese Zustände auseinander; sie gehören genetisch zusammen und dürfen deshalb nicht in distinkten Arten auseinander gehalten werden.

Auf einem Felsstandort von einigen Quadratdezimetern Ausdehnung herrschen ja nicht überall dieselben ökologischen Verhältnisse. Wir haben dies im einzelnen ausgeführt im allgemeinen Teil der vorliegenden Arbeit in den Kapiteln über die Feuchtigkeit, die Temperatur usw. und bei der Besprechung der Tintenstriche im Morteratsch-Gebiet. Wir haben dort gezeigt, daß z. B. der Rand eines Sickerwasserstreifens während geringerer Dauer benetzt ist als der mittlere Streifen, wo das Wasser am längsten absickert. Auch können Unebenheiten, kleinste Vertiefungen, Ritzen usw. hinsichtlich der ökologischen Verhältnisse sehr große Verschiedenheiten der Benetzung, Belichtung, der Reaktion usw. zeigen. Solche Unterschiede sind an den Standorten unserer Algenproben vorhanden und erlauben das gleichzeitige Vorhandensein der verschiedenen Entwicklungszustände einer Art auf beschränktem Raum.

Ähnliche Verhältnisse liegen vor für die verschiedenen Zustände von *Gloeocapsa sanguinea,* auf die hinzuweisen wir bei der Besprechung anderer Untersuchungsgebiete bereits mehrmals Gelegenheit hatten. An der Kalkwand von Bärschis zeigt diese eine besonders große Mannig-

faltigkeit. Neben violett- und rothülligen Lagern findet man solche mit hyalinen, ungeschichteten, sehr weiten oder mittelweiten Gallerthüllen; neben Dauerformen vegetative, darunter nannozytöse Zustände, und ihre jeweilige Abhängigkeit von Benetzung und Belichtung ist meist klar in die Augen springend. Weniger leicht ist an unserer Fundstelle die rote Hüllenfärbung mancher Proben von *Gloeocapsa sanguinea* zu erklären, da die Bestimmungen der Reaktion des Sickerwassers Werte von pH 7,32—7,84, jedoch nie solche unter pH 7 ergaben. Wir haben aber weiter oben ausgeführt, daß der Mikro-Standort gegenüber den Verhältnissen des Makro-Standortes in mancherlei Weise verändert sein kann, sei es durch Tierexkremente oder ein aus einem sauren Substrat abfließendes oder durchsickerndes Wasser.

Auch *Scytonema myochrous* zeigt sich in der ganzen Vielgestaltigkeit seiner Formen. Vom status *crustaceus* über status *typicus* bis zum ausgesprochenen status *Petalonema* sind alle Entwicklungszustände vertreten, der erstgenannte an trockensten, stark besonnten, der letztgenannte an nassen Standorten. Daß *Camptothrix repens* mit *Nostoc microscopicum* vergesellschaftet vorkommt, spricht auch in dem vorliegenden Material für die Möglichkeit, daß jene Art in den Entwicklungskreis von *Nostoc* hineingehöre.

Die Abhängigkeit der Hüllenfärbung von der Intensität der Belichtung (Licht- und Wärmestrahlung) zeigt sich besonders deutlich in Material Nr. 192, das von einer ausgesprochen lichtarmen, nie direkt besonnten Stelle stammt. Dort sind die Gallerten der Blaualgen äußerst schwach gefärbt oder gar farblos; dies trifft in derselben Weise zu bei *Nostoc microscopicum, Scytonema myochrous* (inklusive *Petalonema), Gloeocapsa sanguinea, Gloeocapsa Kützingiana* und *Gloeothece fuscolutea.*

Die in der Tabelle zuunterst aufgeführten Grünalgen, *Trentepohlia aurea, Mesotaenium macrococcum* und insbesondere *Protococcus viridis,* der in Mat. 196 dominierend auftritt, entsprechen ihren vor direkter Besonnung geschützten Standorten. Auch hinsichtlich der übrigen Arten und ihrer Vergesellschaftung in Abhängigkeit vom Substrat und den Umweltbedingungen bestätigt die Verarbeitung der Materialien von Bärschis die in andern Untersuchungsgebieten festgestellten Befunde.

Bei Sargans (520 m ü. M.)

Das Schloß Sargans steht auf einer nach S schroff abfallenden Kuppe aus Malm. Niederschlagsmenge 127 cm. Der nach S exponierte Fels von dunkler Farbe zeigt an seinen nur vom fallenden Regen befeuchteten Flächen Flechten und Moose, während Algen (von zufälligen

Tabelle 37

Algenarten \ Materialien	100	98	97	92	222	99	191	193	195	194	219	87	192	220	196
Gloeocapsa sanguinea, st. *pallidus (Aphanocapsa)*											2,2	2,2	1,2		
Gloeocapsa sanguinea, st. *nannocytosus*										1,2	2,2	1,2	1,2		
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., Ralfsianus*													1,2		
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., fam. lam.*		1,2					1,2		1,2		3,2	2,2		3,2	
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, Ralfsianus*												2,2	2,2		
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*	2,2	1,2	1,2	2,2				1,2		1,2	3,2	2,2	2,2	1,2	2,2
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, perdurans*		1,2	1,2	1,1	1,1	2,2	2,2	4,1	1,2				1,2	2,2	
Gloeocapsa sanguinea, verpilzt								1,2			2,2				
Gloeocapsa Kützingiana, st. *fam. lam.*	2,2	1,2	1,2				2,2						1,2		
Gloeocapsa Kützingiana, st. *rupestris*	2,2	1,2	2,2				2,2		2,2		2,2				2,2
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*	3,1	4,1	4,1	2,1	3,1		4,1							2,2	
Gloeocapsa fusco-lutea													1,2		2,2
Gloeothece fusco-lutea													1,2		
Chlorogloea microcystoides	2,2	1,2			2,2	4,2	2,2								
Microcystis fusco-lutea		1,2					1,2								
Synechococcus aeruginosus								1,1					1,1		
Chroococcus tenax															2,1

Chroococcus schizodermaticus													1,2		
Chroococcus turgidus													1,2		
Chroococcus turicensis													2,2		
Dichothrix gypsophila												2,3	2,3		
Schizothrix sp.													2,2		
Entophysalis cf. *Samoensis*								1,2							
Tolypothrix cf. *Rechingeri*								1,2							
Tolypothrix byssoidea				4,3	2,2	2,2									
Tolypothrix epilithica								2,3							
Calothrix parietina	1,2	1,2					1,2	1,2				1,2			
Scytonema myochrous, st. *typicus*													2,3		1,2
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*	1,2	1,2	1,2				1,2	1,2	1,2	1,2		1,2			
Scytonema myochrous, st. *Petalonema*													2,2		
Plectonema gracillimum								1,2		1,3			2,3		
Plectonema sp.													1,2		
Stigonema minutum												2,3			
Nostoc microscopicum					2,2	1,2	1,2	1,2	2,2	1,2			2,2		
Nostoc sphaericum													2,2		
Camptothrix repens										1,1			1,1		
Microcoleus paludosus															2,2
Microcoleus vaginatus													1,2		
Melosira Roeseana										2,1					
Trentepohlia aurea															2,3
Mesotaenium macrococcum								1,1							1,1
Protococcus viridis															4,2

Anflügen abgesehen) fehlen. Diese (Mat. 220 A) sind auf jene begünstigten Stellen beschränkt, wo das Wasser in kleinen Rinnen zeitweise herabrieselt. Dort aber bedecken sie das Substrat mit einer geschlossenen Decke, die bei Eintritt der Trockenheit in bis zu 30 cm² großen Krusten sich vom Substrat ablöst. *Gloeocapsa sanguinea* herrscht vor, in allen Zuständen der Entwicklung, von den Dauerzellen bis zu den Stadien mit weitabstehenden Hüllen, je nach dem Grade der Feuchtigkeit an der Fundstelle. Die violetthülligen Formen herrschen fast unumschränkt; gelegentlich sind aber auch Lager mit roten Hüllen sichtbar. *Tolypothrix epilithica* nimmt einen breiten Raum ein. In ausgebreiteten Lagern bedeckt sie das Gestein, Chroococcaceen verschiedener Art, insbesondere *Gloeocapsa quaternaria* zwischen ihren Fäden einschließend. *Nostoc microscopicum* und die Konjugatenalge *Mesotaenium macrococcum* var. *micrococcum* bezeichnen die Stellen höheren Benetzungsgrades auf dem Gestein; zwischen und in ihren Lagern sind Kieselalgen und schleimige Herde von *Lyngbya Kützingiana* eingestreut.

Im Zustande mehr oder weniger fortgeschrittener Lichenisierung zeigt sich *Nostoc microscopicum* an den trockensten Stellen des Gesteins und liegt, insbesondere auf Zenitflächen, in wohlausgebildeten *Collema*-Flechten vor.

15. Am Bürgenstock (970 m ü. M.)

Auf der rechten Seite des Felsenweges, der von der Endstation der Bürgenstockbahn nach der Hammetschwand führt, erhebt sich ein bewaldeter Berghang im Malmkalk. Felswände, teils steil abfallend, und kleinere Felszähne und -köpfe stehen teils frei an, teils sind sie von ziemlich dichtem Buchen- und Fichtenwald eingehüllt.

So bietet sich Gelegenheit, längs dieses Felsenweges die Vegetation der einerseits intensiver Belichtung, Erwärmung und Austrocknung ausgesetzten, anderseits der direkten Sonnenstrahlung entzogenen, von feuchterer, gleichmäßigerer Atmosphäre umgebenen Malmwände vergleichend zu untersuchen. Exp. N; Niederschläge 165 cm (Seelisberg).

1. Freistehende, stark besonnte Felsflächen

Sie zeigen die hellgraue Patina, wie wir sie in allen untersuchten Gebieten der Kalkalpen im Jura und im Mittelland beobachteten, und die Vegetation, die diese Oberflächenfärbung des Gesteins verursacht, ist ebenfalls weitgehend dieselbe. Wir notierten (Mat. 699)

Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *alpinus*, *perdurans*
» » » » » *germinans*
» » » » » *familiaris lamellosus*

Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides*
» » » *germinans*
» » » *rupestris*
Gloeocapsa Shuttleworthiana, st. *perdurans*
Gloeocapsa atrata
Calothrix parietina
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*

Die Dauerzustände der beiden erstgenannten *Gloeocapsa*-Arten bestreiten wohl 98 % der gesamten Vegetation. Sie liegen z. T. in dicken Krusten biogen gefällten Kalkes; vielfach sind sie lichenisiert. Diese Vegetation besiedelt die trockensten Stellen des Gesteins. Entsprechend dem verhältnismäßig hohen Lichtgenuß (Stufe II) liegen die Algen mit intensiv gefärbten Hüllen und Scheiden vor.

2. Felsstellen ähnlicher Art, aber durch hochragende Bäume und Strauchwerk beschattet; Belichtung Stufe I.

Die Analyse des Mat. 699 A ergab folgende Artenliste :

Nostoc microscopicum, sehr reichlich
Phormidium Corium, Moospolster bedeckend
Phormidium subtruncatum
Symploca muscorum,
Trentepohlia aurea, große Flächen des Gesteins in zahlreichen kleineren Tuffen bedeckend
Protococcus viridis, hauptsächlich an der Basis unter überhängendem Fels fast reine Bestände, vielgestaltig in der Ausbildung der Lager
Cystococcus humicola Näg. emend. Treboux
Coccomyxa thallosa
Stichococcus bacillaris
Mesotaenium macrococcum var. micrococcum

Die sehr weitgehende Übereinstimmung dieser beiden Artenlisten mit denjenigen ökologisch ähnlicher Wuchsorte (Teufelsküche, Taubenlochschlucht, Teufelsschlucht bei Hägendorf, Wildkirchli usw.) ist nicht zu verkennen. Der auffallende Reichtum an grünen Algen ist auf die Lichtarmut bzw. den Schutz durch Baum- und Strauchwerk vor intensiver Besonnung zurückzuführen.

Im folgenden bringen wir in knapper Form die Vegetation einer Reihe von weiteren Standorten aus der Voralpenzone zur Darstellung. Obschon sie uns nicht mehr viel Neues lehrten, seien sie mitgeteilt als Belege, in denen die in den vorigen Kapiteln niedergelegten Auffassun-

gen und Schlußfolgerungen eine Bestätigung finden. Manche von jenen sind ja noch ungenügend bewiesen, weshalb die Wahrscheinlichkeit ihrer Richtigkeit um so größer wird, an je mehr Standorten sie sich bestätigen. Die im folgenden erwähnten Materialien sind weniger im Detail durchgearbeitet worden als diejenigen, die aus den in den früheren Kapiteln beschriebenen Hauptuntersuchungsgebieten stammen. Sie wurden gesammelt anläßlich gelegentlicher Touren und Autofahrten, die nicht immer eine eingehende Betrachtung der Verhältnisse an Ort und Stelle erlaubten.

16. Bei Thierfehd, Kt. Glarus (910 m ü. M.)

Der Talboden von Thierfehd, einem Weiler oberhalb Linthal, dem Ausgangspunkt der Klausenstraße, ist umschlossen von steil aufgetürmten, mehrere hundert Meter hohen Malmwänden. Diese verlaufen in N-S-Richtung. Die von uns untersuchten Felsflächen sind nach NE exponiert. Wald bedeckt sowohl ihre obere Kante als auch ihren Fuß. Sie bieten der Algenvegetation also Standorte, auf die infolge des dichten Pflanzenwuchses und ihrer NE-Exposition während des ganzen Jahres kein oder doch nur wenig direktes Sonnenlicht fällt (Stufe I). Der verhältnismäßig hohe Feuchtigkeitsgrad der Standorte ergibt sich schon aus der für das Tal hohen jährlichen Niederschlagsmenge von 260 cm, überdies aber auch aus der feuchten Atmosphäre, die durch den die Wand beschattenden Wald festgehalten wird, sodann aus zahlreichen Austritten von Sickerwasser.

Die Felsoberfläche trägt alle Anzeichen einer « alten » Wand, d. h. eines Gesteins, dessen Oberfläche seit langem intakt blieb, also nicht in neuerer Zeit durch Steinschlag, Rutschung oder künstliche Sprengung verändert wurde. Ihre Oberfläche ist rauh und zeigt im nassen Zustande ein Aussehen, als ob sie mit Mörtel beworfen worden wäre. An trokkenen Stellen läßt sich diese Kruste als intakte Schicht von der Felsoberfläche abheben.

In der Vegetation dieser Kalkwand dominiert wiederum *Gloeocapsa sanguinea*. Diese liegt vor in großen Lagern mit mittelweiten und engen Hüllen, also im st. *fam. lam.* und im st. *perdurans*. Im letzteren ist die zähe Gallertschicht, die die Zellen umhüllt, intensiv violett gefärbt. Unter den weiterhülligen Formen finden wir alle Übergänge von intensiv zu schwach und ungefärbten Formen, und vielfach liegen Kolonien vor, die auf der dem Licht zugekehrten Seite ziemlich intensiv violett, auf der dem Licht abgewandten Seite dagegen schwächer gefärbt oder vollkommen farblos sind. In einzelnen Exemplaren sind den Lagern mit violetten Hüllen auch rothüllige Kolonien beigemischt. Ohne die Reak-

tion ihres Wuchsortes gemessen zu haben, können wir in Analogie zu all den weiter oben beschriebenen Ergebnissen unserer Untersuchungen annehmen, daß am Standort dieser rothülligen Lager eine Reaktion von ca. pH 6,5 vorhanden sein muß. Dieser pH-Wert dürfte aber an nur verhältnismäßig wenigen, sehr engbegrenzten Stellen vorhanden sein, während rings um sie herum, nämlich überall da, wo violetthüllige *Gloeocapsa sanguinea* vorliegt, die Reaktion höhere Werte zeitigen muß. Solche Unterschiede im pH-Wert auf geringste Distanz hin sind ja durchaus wahrscheinlich. Bedenken wir nur, wie z. B. der Auswurf eines Vogels oder eines Kleintieres unter den Felsbewohnern die Reaktion eines Algenstandortes für kürzere oder längere Dauer wesentlich verändern kann.

Neben *Gloeocapsa sanguinea* ist *Gloeocapsa Kützingiana* reichlich vertreten. Der ersteren beigemischt findet sie sich vielfach im Zustande mittelweiter Hüllen (st. *fam. lam.*) vor; viel reichlicher und dann in vielfach reinen Beständen tritt sie im Dauerzellenstadium auf. Diese lassen sich wie an so vielen weiter oben besprochenen Standorten von bloßem Auge erkennen in der bläulichgrauen Färbung ihrer stark verkalkten und sich in halbkugeligen, harten Pusteln über das Substrat erhebenden Lager.

An weiteren Algen notierten wir : *Gloeothece fusco-lutea, Synechococcus aeruginosus, Aphanothece endolithica, Schizothrix Heufleri.* Diese Blaualge mit blaugrau gefärbten Fadenscheiden verleiht stellenweise dem Substrat eine charakteristische Bläulichfärbung, durch die ihre ausgebreiteten, oft Quadratzentimeter großen Lager makroskopisch sichtbar werden. Ferner finden sich auf unserer Felswand reichlich *Scytonema myochrous, Nostoc microscopicum* und *Trentepohlia aurea.* Unter den genannten Algen befindet sich eine ganze Reihe kalkfällender Formen. Dabei kommen in erster Linie in Frage : *Gloeocapsa Kützingiana,* st. *pleurocapsoides, Gloeocapsa sanguinea, Schizothrix Heufleri,* deren Scheiden vielfach in eine kompakte röhrenförmige Kalkkruste eingehüllt sind. Diese Blaualgen sind es auch, die die ganze, mehrere Millimeter bis 2 cm dicke Kalkschicht auf der Gesteinsoberfläche hervorbrachten. Durch die Ausfällung des Kalziumkarbonates werden die Algen, die sie verursachen, in eine Kalkkruste eingehüllt und gehen zugrunde, während ihre an der Oberfläche bleibenden Zellen und Kolonien weiterwachsen.

Die verhältnismäßig geringe Belichtung des Standortes kommt in der Vegetation zum Ausdruck in dem großen Bestandteil, den die Gloeocapsen mit schwach gefärbten oder farblosen Hüllen in dieser Vegetation ausmachen, im Vorhandensein von *Aphanothece endolithica* und in demjenigen von *Trentepohlia aurea.*

17. Am Lowerzersee (460 m ü. M.)

Auf der Südseite des Lowerzersees, entlang der Straße, die von Arth nach Brunnen führt, erhebt sich aus der dort überall anstehenden Zone des subalpinen Flysches eine etwa 10 m hohe, senkrecht abfallende und nach N exponierte Wand des Nummulitenkalkes. Diese Kalkkuppe ist bewaldet und empfängt stellenweise während langen Perioden beträchtliche Mengen von Riesel- und Sickerwasser. Diese Stellen zeigen einen auffallend reichen Belag von Algen, die einen samtenen Überzug auf dem Gestein bilden und sich bei eintretender Trockenheit als Fetzen ablösen (Mat. 583).

Dezimeterweit sind es zusammenhängende Lager von *Tolypothrix epilithica*, die den Fels bedecken. Sie sind mit Kalk reichlich inkrustiert. Die einzelnen niedergeschlagenen Kalkteilchen liegen den Fadenhüllen so auf, daß sie diese wie mit einem Mosaik von kleinen Kristallen bedecken. Die Krusten dieser Algenlager erreichen im gequollenen Zustande bis 3 mm Dicke. In den tieferen Schichten, die offenbar im Kalkpanzer ersticken, sterben die Trichome ab, während sie sich an den sich immer weiter verzweigenden Fadenenden gut weiter entwickeln. Daher kommt es, daß die Enden der Trichome breitere Zellen aufweisen als die im Kalk eingeschlossenen Teile. In diesen *Tolypothrix*-Krusten ist wenig Platz für andere Organismen. Da und dort aber sind noch anzutreffen (Mat. 582) :

die Grünalgen

Mesotaenium macrococcum
Trentepohlia aurea, sodann
Synechococcus aeruginosus und
Gloeocapsa sanguinea.

Diese Beimischung von Grünalgen ist, wie anderwärts mehrfach betont wurde, auf die N-Exposition des Standortes, also auf eine verhältnismäßig geringe direkte Insolation (Stufe II) zurückzuführen und weiterhin auch auf die hohe Niederschlagsmenge (170 cm) der Gegend um den Lowerzersee.

Einsiedeln-Euthal (900 m ü. M.)

Die Nummulitenkalke, die beim Lowerzersee bereits an einer Stelle auf ihre Algenvegetation hin untersucht wurden, stehen zu beiden Seiten der Straße Einsiedeln-Euthal in einem hellen, massigen Fels an.

Die nachfolgende Algenliste (Mat. 584) stammt von einer N-exponierten Wand rechts der Straße an der Stelle, wo von dem Dorf Euthal der Weg das Tal durchquert. Der Standort ist charakterisiert durch eine

Niederschlagsmenge von 160 cm (Euthal) und eine Belichtung entsprechend der Stufe II.

Die verhältnismäßig trockenen Stellen des Standortes zeigen als epilithische Algen :

Scytonema mirabile
Gloeocapsa sanguinea, der N-Exposition entsprechend in wenig gefärbten Hüllen und nur selten im Stadium der Dauerzellen
Gloeocapsa polydermatica
Nostoc microscopicum
Trentepohlia aurea

Neben diesen sicher erkennbaren Arten ist noch eine Anzahl anderer Grün- und Blaualgen vertreten, deren geringe Individuenzahl oder untypische Ausbildung aber eine sichere Bestimmung nicht erlaubt.

18. An der Iberger Egg (1420 m ü. M.)

Das Material Nr. 441 stammt aus dem Gebiet des Wildflysches der Iberger Egg (Kt. Schwyz), am Fuße des kleinen Schienberges. Es wurde am 11. Juni 1934 einer Sickerwasserstelle entnommen, die nach N exponiert in einer Waldlichtung ansteht; Belichtung : Stufe II. Leider konnte die Reaktion des Sickerwassers nicht festgestellt werden. Die Analyse des Algenmaterials ergab folgende Artenliste :
Kieselalgen, zahlreiche Arten

Gloeocapsa sanguinea, st. *col., fam. lam.*
» » » » *Ralfsianus*
» » st. *alpinus, fam. lam.*
» » » » *Ralfsianus*
Gloeocapsa Kützingiana, st. *rupestris*
Gloeothece fusco-lutea, st. *fam. lam.*
Scytonema mirabile
Scytonema myochrous, st. *Petalonema*
Nostoc microscopicum
Stigonema cf. turfaceum
Chroococcus turgidus
Chroococcus tenax
Synechococcus aeruginosus
Cosmarium obtusatum
Cosmarium dovrense
Trentepohlia aurea

Die Zusammensetzung dieser Vegetation steht mit unsern Auffassungen über die Ansprüche der einzelnen Arten an die ökologischen

Verhältnisse des Standortes und ihrer verschiedenen Entwicklungszustände in Abhängigkeit von diesen Verhältnissen in vollkommenem Einklang. Der Standort zeigt einen hohen Benetzungsgrad, der ungefär den Stufen 2—3 entspricht. Dementsprechend gelangen die Kieselalgen und zwei Cosmarien zu reicher Entfaltung, während die Gloeocapsen, die zwischen Zeiten der Benetzung längerer Trockenperioden bedürfen, stark zurücktreten. *Gloeocapsa sanguinea* liegt im st. *fam. lam.* und im st. *Ralfsianus,* also in mittel- bis weithülligen Zuständen vor. Auf hohe Feuchtigkeit des Wohnraumes weisen auch *Gloeocapsa Kützingiana,* die im st. *rupestris* vertreten ist, und die feuchtigkeitliebende *Gloeothece fusco-lutea* hin. *Scytonema myochrous* ist mit normalweiten, zum größeren Teil aber mit sehr weiten Hüllen, also im extremen Fall im *Petalonema*-Zustande vertreten. Die Reaktion des Sickerwassers muß im Bereich von pH 6,5 liegen. Darauf deutet die bald rote, bald violette Färbung der Hüllen von *Gloeocapsa sanguinea* hin. Aber auch *Chroococcus turgidus, Chroococcus tenax, Synechococcus aeruginosus* und *Stigonema cf. turfaceum* weisen auf eine saure Reaktion hin.

19. Am Reichenbachfall (750 m ü. M.)

Der Reichenbachfall bei Meiringen liegt im geschichteten Kalk in N-Exposition. Von seiner zweitletzten Stufe fällt das Wasser in einen mächtigen Felsenkessel, dessen Wände durch die mechanische Erosion des stürzenden Wassers tief in den Berg hineingefressen sind. Das Wasser spritzt auseinander, zerstäubt und wird vom Winde verweht, so daß in weitem Umkreis die nackten Felsen dauernd benetzt sind.

Die Vegetation dieses Gesteins ist spärlich, armselig im Vergleich zu den algen-, flechten- und moosreichen Fallwänden z. B. des Rheinfalls, der kleineren Wasserfälle auf der Seealp (Säntis) und den farbenreichen Algenüberzügen auf den überrieselten Felsblöcken besonnter Berghänge.

Die Sturzwand, über die das Wasser herunterfällt, läßt keine Vegetation erkennen. Erst in einiger Entfernung, wo die Spritzer und der Gischt hinreichen, ist die Gesteinsoberfläche von einer teils rötlichen, teils schokoladebraunen Kruste von *Rivularia Biasolettiana* und *Calothrix parietina* überzogen. Die Lager dieser letzteren bedecken in der Zone des Aufpralls in weitem Umkreis das herumliegende Gestein von den größten Felsblöcken bis zu den kleinsten Splittern. Auch *Gomphonema parvulum,* eine Kieselalge, die sich durch lange, verzweigte Gallertstiele am Substrat festhält, gelangt in dieser Zone zu reicher Entfaltung. Zusammen mit *Calothrix* überzieht sie die am Boden liegenden Steine mit einer schleimigen, schlüpfrigen Schicht. *Ulothrix* sp.

bedeckt in grünen Büscheln die äußersten, durch den Gischt benetzten Zonen der Fallwand.

Das Fehlen einer nennenswerten Vegetation auf der Fallwand und die Artenarmut auf den an jene anschließenden Kalkwänden läßt sich erklären durch die rasche mechanische Erosion, der unser Felskessel ausgesetzt ist. Das reichliche Geschiebe, welches der Wildbach führt, scheuert die sich etwa ansetzenden Polster und Rasen von Algen und Moosen vom Gestein weg, und überdies wird durch die rasche Erosion des horizontal geschichteten Kalkes die Gesteinsoberfläche in rascher Folge erneuert.

Unter dem überhängenden Fels des Falles, von dem aus einer Höhe von etwa 10 m an vielen Stellen andauernd Wasser abtropft, breitet sich eine mehrere Meter breite und mehrere Zentimeter mächtige Bank von Algentuff aus. Dieser ist an seiner Oberfläche durch einen geschlossenen *Scytonema*-Rasen braun gefärbt und zurückzuführen auf die kalkfällende Tätigkeit dieser Alge, die, abgesehen von spärlich vorhandenen Kieselalgen, in einem reinen Bestande vorliegt. Bei der Art-Bestimmung unseres *Scytonema* stießen wir auf beträchtliche Schwierigkeiten. Das eine Mal lag ein Material vor mit farblosen, homogenen, ein anderes Mal ein solches mit schwach gefärbten, undeutlich geschichteten und ein drittes Mal mit stark gefärbten, deutlich trichterförmig geschichteten Scheiden. Im einen Präparat sind die Fäden breit, im andern schmal. Die Merkmale, durch welche die bisher beschriebenen *Scytonema*-Arten charakterisiert und gegeneinander abgegrenzt sind, gehen in unserm Material scheinbar regellos durcheinander, und wenn man unsere Alge mit den verschiedenen Art-Diagnosen gewissenhaft vergleicht, so läßt sie sich in keine der beschriebenen Arten einreihen. Die Fäden sind 27—37 μ, im Mittel von hundert gemessenen Fäden 33,2 μ, die Trichome ziemlich einheitlich 13 μ breit. Am ehesten läßt sie sich in den Kreis von *Scytonema myochrous* eingliedern, wenn auch von « deutlich divergierend geschichteten Fadenscheiden » nicht eigentlich gesprochen werden kann, da gegenüber derart ausgebildeten Fadenstücken solche mit undeutlich oder gar völlig ungeschichteten Scheiden an Zahl weit überwiegen. Die Deutung unseres Materials kann nun nach zwei Richtungen hin gesucht werden. Wir könnten mit anderen Autoren die Spezies *Scytonema myochrous* als eine Sammelart auffassen, wobei angenommen werden müßte, daß die in einer solchen vereinigten Einzelspezies in unserm Material vermischt vorlägen, oder aber wir hätten dieses letztere als genetisch einheitlich zu betrachten und aus der beobachteten Vielgestaltigkeit auf eine weite Variationsbreite in der Ausbildung der Trichome, Fäden und Fadenscheiden zu schließen, auf die auch Geitler (1930, S. 780) hinweist.

Wir haben uns für diese letztere Deutung entschieden. Im Laufe unserer Untersuchungen kamen uns zahlreiche ähnliche Fälle zu Gesicht, durch die wir lernten, die Verschiedenartigkeit in der Ausbildung der Fäden auf die speziellen lokalen Verhältnisse des Wuchsortes, insbesondere auf dessen Benetzungs- und Belichtungsverhältnisse zurückzuführen. Darüber hinaus gelangten wir zu der Auffassung, daß sich mit den in unserm Material beobachteten Formen die Vielgestaltigkeit der Art *Scytonema myochrous* noch bei weitem nicht erschöpft, sondern daß die bisher als *Scytonema crustaceum* und *Petalonema alatum* bezeichneten Formen als die Entwicklungszustände extrem trockener bzw. extrem feuchter Standorte mit in den Formenkreis unseres weiter gefaßten *Scytonema myochrous* einzubeziehen sind.

2. Kapitel

Untersuchungen im Gebiete des Jura

20. Am Creux-du-Van (1320 m ü. M.)

Südöstlich Noiraigue im Val de Travers (Kt. Neuenburg) ist in einem Felszirkus von riesigen Ausmaßen der weiße Jura (Kimeridgien-Argovien) der Chasseral-Kette angeschnitten. Seine 166 m hohe Wand, die eine Strecke weit die waadtländisch-neuenburgische Kantonsgrenze bildet, trägt auf ihrem Scheitel die Bergweiden des Soliat. Im Innern des Felszirkus breitet sich auf Bergsturz- und Moränenmaterial Fichtenwald aus, stellenweise so weit an die Felswand herantretend, daß diese an ihrem Fuße dauernd beschattet ist. An solchen Stellen (Mat. 688) ist der Fels durch üppige Bestände von *Protococcus viridis*, *Trentepohlia aurea* und staubig-krustige, lepröse Flechtenlager grün, gelb und weißgrau gefärbt. Sonst aber zeigt er, wo man nur hinsehen mag, jene graublaue Patina, wie wir sie von so vielen Felswänden im Jura und im Kalkgebiet der Alpen her kennen (Mat. 689—695).

Die Oberfläche des Gesteins ist auffallend rauh, tiefgreifend korrodiert. Mäandrisch verlaufende Gänge und Furchen und halbkugelige Höhlungen von wenigen Millimetern bis zu 1 cm Durchmesser sind durch Rücken, Kämme, Riffe und Zähne von einheitlichen Ausmaßen voneinander getrennt. Bei starker Lupenvergrößerung sieht die oberste Schicht des Gesteins wie « vermorscht » aus und läßt sich mittels eines groben Pinsels als feiner, aus mikroskopisch kleinen Kalksplitterchen bestehender Detritus wegfegen.

Die gesamte Felsoberfläche ist mit einem dünnen Belag eng aneinanderschließender Algen bedeckt. Diese kleben sowohl auf Erhebungen

als auch in Vertiefungen, in Höhlen und Ritzen, ja sogar bis zu einer Tiefe von 1—2 mm im Innern des Gesteins. Die Vegetation der Oberfläche zeigt ein dunkelgraues oder blaugraues Aussehen, diejenige des Gesteinsinnern — auf Spaltflächen besonders deutlich sichtbar — ist von lebhaft blaugrüner Färbung.

Die epilithische Vegetation ist auf weite Strecken hin außerordentlich einheitlich; immer steht hinsichtlich der Individuenzahl *Gloeocapsa sanguinea* an weitaus erster Stelle. Sie ist hauptsächlich im Dauerzustande, in tief dunkelvioletten, enghülligen Einzelzellen und in wenigzelligen Lagern, in Vertiefungen des Gesteins, aber auch im vegetativen Zustande mit mittelweiten, intensiv oder schwächer gefärbten Hüllen vertreten, und zwischen ihren Lagern sind Dauerzellen von *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*) reichlich eingestreut. Man kann Dutzende von mikroskopischen Präparaten durchsehen, ohne neben diesen beiden Arten auf eine dritte zu stoßen. An anderen Wuchsstellen, namentlich am Grunde von Vertiefungen, gesellen sich *Scytonema myochrous* st. *crustaceus* und *Calothrix parietina* dazu. An diesen Stellen, die vor der austrocknenden Wirkung des Windes und der Besonnung geschützt sind, und an denen das abfließende Wasser etwas länger liegen bleibt als auf den Erhebungen der Felsoberfläche, zeigt sich *Gloeocapsa sanguinea* in mannigfaltigen Entwicklungszuständen. Man findet dort nebeneinander Lager mit recht weiten Hüllen von intensiver oder von schwacher Färbung und Kolonien, deren Hüllen enger und völlig farblos sind.

Sowohl *Gloeocapsa sanguinea* als auch *Gloeocapsa Kützingiana* zeigen sich in allen Stadien der Lichenisierung. Besonders reichlich sind die Anfänge des Pilzbefalles zu beobachten an Kolonien, in denen einzelne Zellen noch frei und wohlgebildet sind, während in andere Teile der Lager der Pilz eingedrungen ist, die befallenen Zellen beschädigt oder abgetötet hat, so daß diese geschrumpft in ihren Hüllen liegen.

Bei starker Lupenvergrößerung läßt sich deutlich beobachten, daß sehr viele Algenkolonien winzige Vertiefungen der Gesteinsoberfläche ausfüllen. Es stellt sich nun die Frage : Haben sich diese Algen die Vertiefungen, in denen sie sitzen, selbst gegraben, oder haben sie sich in bereits vorhandenen Höhlungen angesiedelt? Wir gelangen mit dieser Frage mitten hinein in das Problem des Gesteinsabbaues durch die Lebenstätigkeit von Mikroorganismen. Diese Frage kann ohne experimentelle Prüfung nicht beweiskräftig beantwortet werden. Die Bilder, die solche Gesteinsoberflächen darbieten, die Trichterform der Vertiefungen, an deren Grunde die Algenkolonien sitzen, und die Unmöglichkeit, für die Entstehung der Algentrichter eine andere Ursache zu

finden, vereinigen sich zu dem bestimmten Eindruck, daß die Vegetation die Löcher, in denen sie sitzt, selbst gegraben haben muß. Die Algenlager sind indessen meist verpilzt, und die Vermutung liegt daher nahe, daß es der Pilz ist, der die Auflösung des Kalkes besorgt, zum mindestens aber, daß, falls die Alge dabei mitbeteiligt ist, sie nur durch die Gegenwart des Pilzes dazu befähigt wird.

Blaualgen sitzen in großer Zahl auch im Innern des Gesteins. Sie werden als ein blaugrüner Streifen sichtbar auf Splittern, die senkrecht zur Oberfläche vom Fels abgespalten wurden. Die Algen besiedeln dort eine Schicht von 1—2 mm Tiefe und lassen sich mitsamt dem in ihrem Bereich lockeren Gesteinsmaterial verhältnismäßig leicht herausnehmen. In dieser Vegetation herrschen Lager von 1—2, in eine farblose, oft schwer sichtbare Gallerthülle eingeschlossenen Zellen vor. Daneben aber sind auch 4- bis 8- und mehrzellige Kolonien und vielzellige nannozytöse Kolonien mit vielen unregelmäßig gelagerten Zellen reichlich vertreten. In den größeren Zellen hebt sich das farblose Zentroplasma innerhalb des farbstoffreichen peripheren Chromatoplasmas deutlich ab. Die Gallerthülle ist homogen, meist völlig farblos und darum oft schwierig zu erkennen. In anderen Fällen, namentlich in 4-, 8- und mehrzelligen Kolonien, ist sie etwas dicker und deutlicher. Gelegentlich zeigt sich in ihr eine schwache, aber durchaus deutliche Violettfärbung. Diese Eigenschaft und die ausgesprochen « gloeocapsoide » Anordnung der Zellen innerhalb der Kolonie ermöglichen die Einordnung unserer endolithischen Blaualge unter *Gloeocapsa sanguinea*. Daß diese im Innern des Gesteins vornehmlich in Dauerzellen mit so wenig differenzierter Gallerthülle vorliegt, ist auf die extreme Lichtarmut und den geringen Feuchtigkeitsgrad des Standortes zurückzuführen. Beim Studium der epilithischen Algen, unter denen *Gloeocapsa sanguinea* im Dauerzustande so außerordentlich üppig vertreten ist, sind wir nie Dauerzellen mit farblosen Hüllen begegnet; daß diese im Gesteinsinnern dagegen sowohl farblos als ungeschichtet vorliegen, dürfte die Richtigkeit unserer Auffassung von der Abhängigkeit dieser Merkmale vom Belichtungsgrad aufs neue bestätigen.

In Vertiefungen und auf Erhebungen der Gesteinsoberfläche trägt der Fels in zahlreichen, dicht nebeneinander stehenden, verkalkten Pusteln von 1—3 mm Durchmesser reine Bestände der unverpilzten *Gloeocapsa Kützingiana*. Diese Pusteln sind entstanden durch die kalkfällende Wirkung der Alge. Dies zeigt uns, daß Kalkauflösung, also biogene Korrosion, und biogene Kalkbildung nebeneinander und gleichzeitig vorkommen können. Die Auflösung des Kalkes möchten wir in erster Linie den verpilzten Algen, die Kalkfällung dagegen den freien Algen zuschreiben.

Beim Studium der Algenvegetation auf senkrecht anstehenden Wänden nackten Kalkgesteins im südlichen Jura, so namentlich in der Bachschlucht von Covatannaz, die von Ste-Croix (Kt. Waadt) nach Vuitebœuf führt (900—600 m ü. M.), und im Gebiet der Dôle (1600 m ü. M., über St-Cergue) fanden wir weitgehend dieselben Verhältnisse vor wie am Creux-du-Van. Überall notierten wir auf dem von Sicker- und Rieselwasser zeitweise benetzten Gestein die blaugrau sich am Fels hinziehenden und von weitem leicht erkennbaren, fast reinen Bestände der *Gloeocapsa Kützingiana* im status *pleurocapsoides*. An manchen Stellen lösen die (verpilzten) Zellen dieser Alge das Gestein auf und zermürben es und tragen in dieser Weise zu seinem Abbau bei; in anderen Gebieten führt dieselbe Alge zur Kalkfällung, die zur Bildung einer mehr oder weniger dicken Kruste eines porösen, tuffartigen Mantels über der Felswand führt und diese vor der Zerstörung durch die Atmosphärilien schützt.

Gegenüber dieser gelbhülligen Blaualge tritt *Gloeocapsa sanguinea* stark zurück. Wo sie vorkommt, liegt sie mit violetten Hüllen vor; die rothüllige Form dagegen fehlt im allgemeinen.

An sonngeschützten Stellen unter überhängendem Gestein und an Wuchsorten, die durch Bäume und Sträucher starker Belichtung entzogen sind, bildet die Vegetation der grünen Algen, insbesondere der *Trentepohlia aurea,* des *Pleurococcus viridis,* verschiedener *Coccomyxa*-Arten, sodann *Stichococcus, Hormidium* und anderer Vertreter, da und dort ausgedehnte Bestände. An mäßig trockenen und unter mittlerem Lichtgenuß stehenden Wänden stellen sich Anfangsstadien der Lichenisation, lepröse Halbflechten ein, während die trockenen und stark belichteten Felsflächen, Felskuppen, -köpfe und -gräte, sowie ruhende Gesteinssplitter verschiedenster Größe sich mehr oder weniger dicht mit wohlausgebildeten Flechtenlagern bedecken.

21. In der Taubenlochschlucht bei Biel

Betrachtet man die Algenvegetation dieses in den Malm tief eingeschnittenen Jura-Quertales, 510 m ü. M., mit derjenigen des Creux-du-Van, so erkennt man alsbald, welche Bedeutung Feuchtigkeit und Beschattung auf ein und dieselbe Gesteinsart ausüben können. Dort die nackte graublaue Patina, verursacht hauptsächlich durch *Gloeocapsa Kützingiana* im Dauerzustand, hier überall auf den feuchten Kalkwänden ein schmutzig graubrauner Überzug, der weitgehend von gallertigen Algenlagern gebildet ist.

Die Algen lassen sich leicht vom Gestein ablösen und in großer Menge in die Sammelgläser bringen. In 22 gefaßten Proben (Sammel-

material 696) wiederholte sich vielfach dasselbe Bild : *Gloeocapsa sanguinea* dominiert. Sie liegt vor in ausschließlich mittelweiten oder weit abstehenden, seltener in eng anliegenden Hüllen von immer violetter Färbung. Stellenweise herrschen die entsprechenden Dauerzustände vor. Formen mit gelben Hüllen treten mehr zurück. Doch gelangt *Gloeocapsa Kützingiana* im status *typicus* und im st. *rupestris* neben *Gloeothece rupestris* da und dort zu nennenswerter Entfaltung. *Gloeocapsa atrata* ist ihnen beigemischt.

Auffallend reichlich ist *Nostoc microscopicum* vertreten, dessen ungezählte bis stecknadelkopfgroße Lager wie Perlen glitzern und weite Gebiete der Steilwände und geneigter, von Moosen bewachsener Flächen des Gesteins bedecken. Unter ihnen finden wir fernerhin *Symploca muscorum,* oft ganze Moosrasen überwuchernd, sodann *Calothrix parietina,* mit schwach gefärbten und ziemlich weiten Scheiden, *Chroococcus tenax* und *Chroococcus turicensis* am Fuße leicht überhängenden und bergfeuchten Gesteins, weniger reichlich *Chroococcus turgidus* und unbestimmbare Schleimlager von *Plectonema.* Im weiteren notierten wir *Phormidium favosum, Scytonema mirabile, Scytonema myochrous,* st. *Petalonema* und *Lyngbya* sp.

Auffallend reichlich sind die Grünalgen im Material vertreten. Da und dort auf dem Gestein, insbesondere am Fuße von Felsgrotten unter überhängendem Fels, an Baumstämmen und größeren Geröllen, an verbautem Holz an trockenen, vor direkter Besonnung geschützten Stellen gelangen *Protococcus viridis, Chlorella lichina, Coccomyxa* sp., *Cosmarium pyramidatum* u. a. zu annähernd reinen Beständen. Im Bachbett der Schüß tragen Gesteinssplitter und Gerölle braune Krusten von *Chamaesiphon polonicus.* Vielerorts bestimmen ausgedehnte Tuffe von *Trentepohlia aurea* die Farbe der Gesteinsoberfläche.

Diese reichliche Vertretung der Grünalgen ist auf die verhältnismäßig schwache Belichtung (Stufe I) der untersuchten Standorte unserer Gesteinsvegetation zurückzuführen.

Eingehende Untersuchungen in einer Bachschlucht im Kanton Solothurn, der Teufelsschlucht bei Hägendorf, in der die Felsvegetation ähnliche Lebensbedingungen vorfindet wie in der Taubenlochschlucht, ergaben Artenlisten (Sammelmaterial 697), die mit denjenigen dieser letzteren Untersuchungsstelle sehr weitgehend übereinstimmen.

Besonders auffallend sind in diesen Materialien stark verkalkte Lager von *Chroococcus turicensis* und *Chr. helveticus,* denen *Cosmarium subpyramidatum* reichlich beigemischt ist. An trockeneren Stellen außerhalb dieser Bestände gelangen *Trentepohlia aurea* und *Plectonema cf. gracillimum* zu nennenswerter Entwicklung.

23. Im « Felsentälchen » bei Schaffhausen (420 m ü. M.)

Das « Felsentäli » ist ein Erosionstal, welches nördlich der Stadt Schaffhausen durch die Durach, ein kleines, zeitweise versiegendes Flüßchen, in NE-SW-Richtung in den Massenkalk (oberer Malm, Kimeridgien E) eingeschnitten ist. Zu beiden Seiten fallen die Kalkwände schluchtartig und in einer Höhe von etwa 15 m ab, um in der Talsohle neben dem Flußlauf kaum einen engen Fußpfad offen zu lassen. Da und dort weichen die Felswände auseinander, und über ihrem bewaldeten Scheitel neigen die Kronen der Buchen und Fichten zu einem stellenweise geschlossenen Laubdach zusammen. So wird das einfallende Sonnenlicht gesiebt und wesentlich geschwächt, und nur an wenigen Stellen ist der Fels direkter Belichtung ausgesetzt; durch das Flüßchen, den Wald und das Blätterdach wird um die Felswände eine stets mehr oder weniger feuchte Atmosphäre geschaffen. Diese ökologischen Verhältnisse spiegeln sich in der epilithischen Vegetation deutlich wider.

An Biotopen lassen sich auf diesen Felswänden die folgenden unterscheiden :

1. Besonnte Felsflächen (Belichtung : Stufe III), die nur von Niederschlägen, Tau usw. befeuchtet werden.

Sie sind mit Flechten bedeckt. *Placodium aurantiacum* u. a. gelangen zu reichlicher Entfaltung, während andere, meist sterile, endolithische Arten nur an den Umrissen ihrer Thalli zu erkennen sind. Gonidienalgen, insbesondere *Trentepohlia umbrina* und *Cystococcus*, treten bei der Verwitterung des Gesteins an die Oberfläche oder hinterlassen auf dem Fels gelbe bzw. grüne Flecke, wenn man mit dem Hammer darauf schlägt. Freie Algen fehlen (Material 110 bis 113).

2. Beschattete Standorte (Belichtung : Stufe I); Benetzung durch Regen, Tau und die Luftfeuchtigkeit der Waldschlucht.

Dies ist der Lebensraum der aerophilen Grünalgen, die weite Felsflächen mit bunter Farbe, gelb, orange, grün überziehen. Diese Vegetation setzt sich zusammen aus :

Protococcus viridis
Protococcus sp.
Trentepohlia aurea
Trentepohlia umbrina
Stichococcus bacillaris
Hormidium sp.
Cylindrocystis Brebissonii
Nostoc insulare
Coccomyxa thallosa
Chlorococcum humicolum
Chlorella lichina
Nostoc microscopicum
Gloeocapsa alpina
Gloeothece Kützingiana st. *rupestris*
Chroococcus tenax

Diese stets mehr oder weniger lichtscheue Vegetation (Mat. 170) findet sich außerhalb der Sicker- und Rieselwasserstreifen. Zahlreiche weiße und graue lepröse Flechtenanfänge sind den ausgedehnten und weithin sichtbaren Beständen von *Trentepohlia aurea* untermischt und leiten über zu Stellen mit etwas höherer Feuchtigkeit.

3. Besonnte und beschattete Felsflächen mit wenig Riesel- und Sickerwasser; graue Bänder, an der Felswand herablaufend.

Diese Standorte sind manchenorts mit reinen Beständen von *Gloeocapsa Kützingiana* st. *pleurocapsoides* bedeckt; an anderen Stellen ist *Gl. sanguinea* st. *col., alpinus* beigemischt, und an Orten, wo Wasser etwas reichlicher abfließt, gehen beide Algen in den entsprechenden Zustand mit weiteren Hüllen über. Diese beiden Arten stellen nach der Seite größerer Trockenheit die Grenzvegetation der Blaualgen dar. (Mat. 78 und 81.)

4. Austrittsstellen von Sickerwasser.

Das in äußerst geringer Menge nachgeschobene Wasser (vielleicht 1 Tropfen je 3 Minuten) genügt eben, um eine eng begrenzte Felsfläche dauernd feucht zu halten. Am 9. Juni 1940 beobachteten wir an 10 solcher Stellen (Mat. 82—91; pH 7,14—7,45) in ziemlich übereinstimmender Weise folgende Arten:

Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*
Gl. sanguinea, st. *col., fam. lam.*
Gl. Kützingiana, st. *col., fam. lam.*
Gl. atrata
Aphanocapsa Grevillei
Gloeothece fusco-lutea
Scytonema myochrous
Stigonema sp.
Calothrix parietina
Nostoc microscopicum
Phormidium lividum
Cylindrocystis Brebissonii

5. Austrittsstellen von Sickerwasser an der unteren Kante überhängenden Gesteins, kleiner Höhlen und Vertiefungen, Schichtfugen u. dergl.

Standort stets feucht und lichtarm; pH 7,10 (Mat. 92, 93).

Chroococcus turicensis, dominierend
Gloeothece fusco-lutea
Gloeocapsa Kützingiana
Plectonema sp.
Mesotaenium macrococcum

6. Aufprallstellen. Während und nach Niederschlägen fällt das Wasser (pH 6,68) tropfenweise aus großer Höhe auf tiefer gelegene Felspartien herunter.

An diesen (Mat. 94) entwickeln sich mehr oder weniger reine Bestände von fädigen Blaualgen, insbesondere von *Phormidium favosum.* Setzt das Wasser aus, so vertrocknen die häutigen Lager und lösen sich in Form geschrumpfter Fetzen vom Stein los, um bei wiedereintretendem Tropfwasser sich erneut auszubreiten. Gelegentlich findet sich *Cosmarium curtum* (Bréb.) Ralfs. (= *Penium curtum* Bréb.) diesen Lagern eingestreut.

Durch die spangrüne, mitunter aber auch rötliche Farbe fallen an manchen Stellen in Ritzen und Vertiefungen des Felsens ausgedehnte Lager einer anderen fädigen Blaualge auf : *Plectonema gracillimum,* deren Farbänderung offenbar auf die weiter oben beschriebene Wirkung des Stickstoffmangels zurückzuführen ist. Die Fäden dieser Alge sind so stark verkrustet, daß die Gallertscheiden, in denen der Kalk auf- und wohl auch eingelagert ist, die bis dreifache Dicke ihres kalkfreien Zustandes annehmen; infolge dieses spröden Kalkpanzers brechen sie leicht auseinander.

24. In der « Teufelsküche » bei Beringen (440 m ü. M.)

Die « Teufelsküche » stellt eine durch Erosion seitlich freigelegte Karsthöhle im Massenkalk (Kimeridgien E) dar und steht nach SW hin offen. Die sie umgebende senkrechte Felswand ist durch ziemlich dicht stehenden Wald beschattet. Trockenste Standorte, die in der ausgesprochen regenarmen Gegend (81 cm Jahresniederschlag) nur selten befeuchtet werden, wechseln ab mit feuchten und dauernd nassen Stellen, wo Riesel- und Sickerwasser die Oberfläche des Felsens benetzen. Die « Teufelsküche » gleicht also in den ökologischen Verhältnissen, die sie der Algenvegetation darbietet, weitgehend denjenigen des « Felsentälchens » bei Schaffhausen.

Hier wie dort sind die trockensten Standorte von Flechten bewachsen. Die Austrittsstellen von Sickerwasser und die Rieselwasserstreifen sind bedeckt von reinen Beständen von *Gloeocapsa Kützingiana,* st. *pleurocapsoides.* Ein solches, von weitem an seiner hellen, aschgrauen Farbe erkennbares Algenband befindet sich innerhalb des Randes der Höhle, wo Sickerwasser, aus einer Schichtfuge austretend, während nur kurzer Perioden den Stein befeuchtet. An der Grenze zwischen dem Algen- und dem Flechtenareal sind zahlreiche Fälle zu erkennen, wo *Gloeocapsa Kützingiana,* st. *pleurocapsoides* in wenigzelligen Kolonien

von Pilzhyphen ergriffen, lichenisiert und zum Teil abgetötet werden (Mat. 95 A).

Nimmt die Dauer der Benetzung zu (Mat. 95, pH 7,20), so tritt an die Stelle der genannten Art eine mehr gemischte Vegetation von dunklerer Farbe :

Gloeocapsa sanguinea, st. *col.*, *alpinus*, *perdurans* oder
» » st. *col.*, *alpinus*, *fam. lam.*,
Gloeocapsa Kützingiana, st. *pleurocapsoides* oder
» » st. *fam. lam.*
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*

Wird der Standort noch feuchter (Mat. 96), so gewinnt der Algenbelag ein gallertiges Aussehen; er setzt sich zusammen aus :

Nostoc microscopicum
Phormidium lividum
Hormotila mucigena
Mesotaenium macrococcum
und zahlreichen Kieselalgen.

An Stellen, die von geringsten Wassermengen (vielleicht 1 Tropfen je 3 Min.) gespeist, aber nie völlig trocken werden (Mat. 97, pH 6,75), finden sich:

Aphanocapsa Grevillei, dominierend
Chroococcus turicensis
Chlorogloea microcystoides
Chamaesiphon polonicus
Phormidium sp.
} auf horizontalen Absätzen des Gesteins.

Die Lichtarmut des Standorts kommt in den völlig ungefärbten und ungeschichteten Hüllen von *Aphanocapsa Grevillei* zum Ausdruck.

An noch mehr sonnengeschützten und mäßig feuchten Flächen (Mat. 98) treten auf :

Aphanothece fusco-lutea, dominierend
Trentepohlia aurea
Nostoc microscopicum
Gloeocapsa sanguinea, st. *fam. lam.*, *alpinus*
Hormotila mucigena
Protococcus viridis
Stichococcus bacillaris

Auffallend ist in dieser Liste *Aphanothece fusco-lutea*. Die Gattung *Aphanothece* gehört nach unsern sonstigen Erfahrungen eher in die Vegetation des Molassesandsteins. In unserm Material Nr. 98 ist sie aber dominierend. Geitler (1930) drückt die Ansicht aus, daß diese Art

mit *Gloeothece rupestris* identisch sein könnte. Nach unsern Beobachtungen dürfte dies nicht der Fall sein; unsere Alge entspricht völlig der Diagnose von *Gl. fusco-lutea,* erreicht aber keineswegs die Zellänge, welche für *Gl. rupestris* angegeben ist. Bei den meisten der obengenannten Cyanophyceen, insbesondere bei *Gloeocapsa, Aphanocapsa, Gloeothece, Calothrix* usw. ist die Intensität der Hüllenfärbung und die Deutlichkeit der Hüllenschichtung ein Abbild von dem mehr oder weniger starken Lichtgenuß, dem sie ausgesetzt sind.

Schlägt man Gesteinssplitter der Felsoberfläche entzwei, so erkennt man im Querschnitt eine bis in 2—3 mm Tiefe reichende blaugrüne Schicht endolithischer Algen (Mat. 99). Wir bestimmten sie als *Aphanocapsa endolithica.* Ihre Zellen messen ziemlich einheitlich 1,6 μ im Durchmesser. Diese Beobachtung unterstützt die Auffassung Geitlers, daß Ercegovič bei der Beschreibung der Art, für die er 0,8—3 μ große Zellen angibt, Material aus verschiedenen Arten vorlag. An natürlichen Bruchsteinen der Gesteinssplitter, in feinen und feinsten Ritzen und Haarspalten findet man oft reingrüne Lager von *Protococcus* sp. Diese können nicht als endolithische, sondern nur als epilithische Spaltenvegetation gedeutet werden. Nach dem Innern der Höhle zu nimmt die Algenvegetation infolge zunehmender Trockenheit der Felsoberfläche und zunehmenden Lichtmangels rasch ab.

25. An der Hardfluh bei Beringen (440 m ü. M.)

Sind die untersuchten Wände des Felsentälchens bei Schaffhausen nach E bzw. W und diejenigen der « Teufelsküche » nach S exponiert, so schaut die ebenfalls senkrechte und auf ihrem Scheitel mit lichtem Wald bestandene Hardfluh (Massenkalk, Kimeridgien E) nach Norden. Sie ist wesentlich trockener als die vorgenannten Standorte, denn das Riesel- und Sickerwasser fließt nicht oberflächlich, sondern größtenteils unter der Felsoberfläche ab, da diese durch die kalklösende Wirkung des Wassers unterhöhlt ist und darum stellenweise in 1—2 cm dicke Schichten abblättert. Vielfach ist auch diese äußerste Gesteinsschale von Erosionslöchern durchbrochen, wodurch innere Spalten und Gänge untereinander und durch kleine Fenster im Gestein mit der Oberfläche in Verbindung stehen. Diese Gänge und Spalten sind, soweit die zurückgehaltene Bergfeuchtigkeit und der Lichtzutritt genügend sind, mit einer Vegetation von Grünalgen, insbesondere *Protococcus viridis* und Blaualgen, namentlich *Aphanocapsa Grevillei,* ausgekleidet (Mat. 172). Ist aber der Lichtzutritt zu gering, so fehlen Algen vollständig, wie auch an oberflächlich gelegenen, stark belichteten Stellen, wo die Feuchtigkeit fehlt. Trotz der Vegetationslosigkeit schreitet die Erosion solcher Stellen

weiter, und es wäre verfehlt, die Auflösung des Gesteins auf die Tätigkeit der Algen zurückzuführen. Diese setzen sich in den Erosionslöchern und -gängen an, ohne am Abbau des Gesteins wesentlich beteiligt zu sein.

Die dem Licht ausgesetzte Außenfläche der Felswand zeigt dieselbe Vegetation, wie sie für die nicht beschatteten Flächen der « Teufelsküche » und des Felsentälchens beschrieben wurde : im trockensten Areal Flechten, deren endolithische, gelbe *Trentepohlia*-Gonidien auswachsen und der Felsoberfläche ihre Färbung verleihen. Aschgraue Bänder verkalkter Lager von *Gloeocapsa Kützingiana,* st. *pleurocapsoides* bilden Krusten bis zu 1 cm Dicke auf dem Fels, und *Gl. sanguinea,* st. *perdurans* und st. *fam. lam., alpinus* bedecken zusammen mit *Scytonema myochrous,* st. *crustaceus* die spärlichen Rieselwasserstreifen (Mat. 173).

3. Kapitel

Im Molassegebiet des schweizerischen Mittellandes

Die Molasse, das Sedimentgestein des mittleren Tertiärs, umfaßt den gesamten Raum des schweizerischen Mittellandes zwischen Jura und Alpenrand und erstreckt sich vom Genfersee bis zum Bodensee. Sie ist hervorgegangen aus den immer mehr zerkleinerten, geschlämmten und wieder abgesetzten Verwitterungsprodukten mächtiger Gebirgsmassen von verschiedenen Gesteinsarten, die durch Flüsse nordwärts verfrachtet, teils in marine, teils in Süßwasserbecken abgelagert und dort nachträglich verkittet wurden. Zeigt sich das Molassegestein am Alpenrand noch in Form grobkörniger Konglomerate, der sogenannten Nagelfluh, die beträchtliche Bergmassive, wie den Speer (1956 m), Rigi (1800 m), Napf (1408 m) usw. ausbildet, so nimmt die Korngröße nach N und NW zu fortschreitend ab und bildet dort zunächst grobkörnigen und noch weiter dem Jura zu den feinkörnigen Sandstein. Dieser bildet daher in der Mächtigkeit von weit mehr als 1000 m den Grundfels der zwischen 300 und 900 m ü. M. liegenden schweizerischen Hochebene.

Während die Sandsteine anderer Formationen, wie zum Beispiel des Buntsandsteins und des Keupers, sehr oft rote Farben zeigen, fehlt das Rot den Molassesandsteinen vollständig. Sie sind alle in frischem Zustande grau, in verschiedenen Nuancen variierend, in angewitterten Abänderungen dagegen mehr braungrau bis gelb. Je feiner das Korn bei den Sandsteinen der subalpinen Molasseregion ist, desto fester sind sie in der Regel und desto dünner geschichtet, je gröber das Korn, desto dickbankiger das Gestein und desto lockerer die Bindung (Gutzwiller). Kalkige Sandsteine, mit viel Kalk und kalkhaltigem Binde-

mittel, bei Zusatz von Säure stark brausend, wechseln ab mit « granitischer Molasse », die aus viel Quarzkörnern und einem kieseligen, dolomitischen Bindemittel besteht und unter Säurewirkung nicht oder nur wenig aufschäumt. Der «Berner Sandstein» ist besonders feinkörnig, weich und gegenüber der Verwitterung wenig widerstandsfähig.

Vielfach ist die Molasse von Kiesen, Schottern und Moränenablagerungen aus der Gletscherzeit überdeckt. Im Hügelland erhebt sich der Sandstein in steilen Berglehnen hoch über die Landschaft hinaus, so am Uetliberg u. a. a. O., während anderwärts, so besonders eindrucksvoll im Freiburger und Berner Land, der Molassegrund selbst vielgestaltig durchtalt ist.

Zwischen senkrecht abfallenden, bis weit über 100 m hohen Wänden, fließen dort die Flüsse in breitem, seichtem Bett dahin.

Gegenstand unserer Untersuchungen im Molassegebiet waren hauptsächlich die Gegend des Zusammenflusses von Sense und Schwarzwasser im Kanton Bern, sodann das Tal der Limmat bei Wettingen, der Uetliberg, das Küsnachter Tobel und verschiedene Stellen am Rhein zwischen Rheinfall und Eglisau.

26. Die Molasseeinschnitte der Sense und des Schwarzwassers

Westlich und östlich von Schwarzenburg ist die marine Molasse (Burdigalien), welche in gewaltiger Mächtigkeit den Felsgrund des fruchtbaren Berner Mittellandes bildet, von zwei über 100 m tiefen Rinnen durchschnitten. Durch ein mehr oder weniger 100 m breites Erosionstal führt die Sense ihr Wasser zwischen hochragenden, bald senkrechten, bald geneigten Felswänden und mehreren, nach oben zurücktretenden, übereinander gelagerten Stufen und Bänken in NE-Richtung. Streckenweise folgt die schmale Rinne des Flüßchens, dessen Wasserführung großen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen ist, der Mitte des ebenen Talbodens; auf anderen Strecken aber durchquert es denselben in zahlreichen Windungen, bald die rechte, bald die linke Talseite berührend, um kurz darauf sein Wasser in mehrere, das ganze Talbett durchfurchende Arme zu verteilen. Ähnliche Verhältnisse zeigt das Schwarzwasser, das seinen Lauf in NW-Richtung nimmt, um sich unterhalb der Schwarzwasserbrücke mit der Sense zu vereinigen.

Eine Wanderung durch diese Flußtäler von Schwarzenburg bis zu deren Vereinigung, ein landschaftliches Erlebnis von großer Eindrücklichkeit, lehrt, daß diese Molasse-Sandsteinwände ein reiches Pflanzenleben bergen, das in der bunten Färbung der Gesteinsoberfläche zum Ausdruck kommt und von weither sichtbar ist; sie lehrt aber auch, daß es nur wenige, sich immer und immer wiederholende Typen, Artengruppierungen sind, welche diese Vegetation ausmachen. Sie sind in

derselben Weise, wie wir dies für das Kalk- und Silikatgestein nachwiesen, bedingt durch die lokalen ökologischen Verhältnisse, insbesondere den Benetzungsgrad, die Intensität der Belichtung und die Beschaffenheit der Felsoberfläche. Dabei sind am auffallendsten: Rieselwasserstreifen, Sickerwasserstellen, zurücktretende Wände unter überhängendem Fels, Grotten und Höhlen, Quellwasseraustritte und das Felsbett des Flusses.

a) Rieselwasserstreifen

Auf den breiten Flächen der Steilwände über den Ufern der Sense heben sich Rieselwasserstreifen, also Stellen, wo andauernd oder doch während langer Perioden Wasser (pH 7,16) in geringer Menge aus dem an der oberen Kante anstehenden Waldboden abtropft, durch die hellere, rötliche Farbe ihrer Vegetation vom dunkleren Gestein ab (Taf. 17 a). Es sind wenige Elemente, welche diesen, von weitem und überall an Orten der entsprechenden Benetzungsstufe sichtbaren Bewuchs ausmachen (Mat. 451): *Rivularia Biasolettiana, Sacconema rupestris, Schizothrix rupicola, Scytonema myochrous, Tolypothrix* sp., *Mougeotia* sp., und zwischen deren halbkugeligen, stets verkalkten Polstern sind Lager von *Gloeothece fusco-lutea, Chroococcus turgidus, Cosmarium pseudopyramidatum* fa. *maior, Gloeocapsa sanguinea* st. col., *alpinus* und viele Kieselalgen eingestreut. Gloeocapsen treten stark zurück; die Benetzung ist für sie zu hoch, zu gleichmäßig; für Chamaesiphoneen dürfte die Strömung zu gering und für *Desmonema* und seine Begleiter der Kalkgehalt zu hoch sein.

b) Bergfeuchte Felsflächen

Außerhalb der oben genannten Riesel- und Sickerwasserstreifen, an Felslehnen, welche durch die aus dem Innern des mehr oder weniger porösen Sandsteins in geringsten Mengen austretende Bergfeuchtigkeit (pH 7,21) während längerer Perioden mäßig benetzt sind, zeigt sich das Gestein im farbigen Schmucke einer zusammenhängenden Algendecke, welche nur unterbrochen ist an Stellen, wo die oberflächlichen Schichten des Sandsteins abblättern. Diese Vegetation ist ziemlich reichhaltig; sie setzt sich zusammen aus (Mat. 452):

Nostoc microscopicum
Gloeothece fusco-lutea
Gloeothece rupestris
Gloeothece confluens
Gloeocapsa sanguinea, st. *col., alpinus, fam. lam.*
» » st. *col., alpinus, perdurans*
» » st. *col., alpinus, nannocytosus*
» » st. *pallidus, fam. lam.*

Gloeocapsa Kützingiana, st. *rupestris*
Gloeocapsa compacta
Chroococcus turgidus
Scytonema myochrous
Scytonema myochrous, st. *crustaceus*
Stigonema mesenthericum
Cylindrocystis Brebissonii

An feuchteren, oft nur wenige Quadratzentimeter großen Sickerwasserstellen kommen Kieselalgen, oft in reinen Beständen, wie z. B. *Meridion circulare* vor. Nach der trockeneren Seite hin mehren sich dagegen *Trentepohlia aurea* und *Moosprotonemata.* Eine Reihe der oben genannten Algen werden von Pilzhyphen befallen und zum Teil abgetötet, während an beschatteten, luftfeuchten Stellen weiter fortgeschrittene sorediöse Flechtenanfänge, und im Gebiete höchster Trockenheit und ausgiebiger Belichtung schließlich gutausgebildete, fruchtende Flechten sich ausbreiten.

c) Grotten und Höhlen

Als Folge der mechanischen Erosion, welche der Fluß bei hohem Wasserstand auf das Gestein ausübt, oder durch Rutschungen, deren Schuttmassen vom Fluß weggeführt werden, sind die Steilwände zu beiden Seiten des Flußbettes vielfach tief unterhöhlt. Es entstehen auf diese Weise unter überhängendem Fels Grotten und Höhlen von mehreren Metern Tiefe, aus deren Gewölben das Sickerwasser ununterbrochen abtropft.

Die inneren Wände solcher Sandsteingrotten erscheinen in einem bunten Farbenspiel, hervorgerufen durch die reiche Vegetation von Algen, Moosen und Flechten, die sie mit einer, in vielen Nuancen schillernden Tapete auskleidet (Mat. 453—460).

Quadratdezimetergroße, grünbraune, samtene Polster von *Scytonema myochrous* bedecken den Stein, der durch eine geringe Menge nachgeschobenen Wassers (pH 7,05) andauernd feucht gehalten wird. Auf und zwischen solchen Polstern, besonders reichlich aber auf Moosrasen, welche sich über Schichtfugen und Ritzen im Sandstein ausbreiten, sind ungezählte bis stecknadelkopfgroße, goldgelb leuchtende Kugeln von *Nostoc microscopicum* ausgebreitet. Dunkle Flecken sind gebildet aus fast reiner *Gloeocapsa sanguinea,* st. *alpinus,* blaugrüne von *Chroococcus turgidus, Chr. helveticus* und *Chr. turicensis,* und durch alle diese Bestände hindurch zieht sich, oft in ausgebreiteten Ansammlungen, *Gloeothece fusco-lutea.* Diese Blaualge bildet an der Oberfläche der Vegetationsschicht tiefgelb gefärbte und gleichzeitig geschichtete Hüllen

aus, während diese in tieferen Lagen, dem Licht entrückt, völlig farblos und homogen bleiben. *Gloeothece fusco-lutea* darf als die Charakterpflanze des Molassesandsteins angesehen werden. Überall und in jedem Material dieses Substrates tritt diese Alge auf. Wohl wurde sie gelegentlich auch auf Kalk beobachtet; doch zeigt sie dort nie eine so ausgesprochene Prädominanz wie in der Molasse. Auch *Gloeothece confluens* erreicht da und dort eine reiche Entfaltung. Natürlich können an dauernd feuchten Standorten Kieselalgen nicht fehlen. Durch Gallertstiele halten sich *Gomphonema, Cymbella, Nitzschia* u. a. am Substrat fest, und manche Arten, wie zum Beispiel *Rhopalodia parallela* var. *contorta* kommen gelegentlich zu Massenentwicklung. *Cosmarium pseudopyramidatum* ist vielfach beigemischt, und manchmal trifft man in solchen Beständen *Merismopedia punctata* und *Scytonema myochrous*, st. *crustaceus*. Trockenere Stellen sind von *Trentepohlia aurea* gelb gefärbt und in Vertiefungen lichtarmer, ebenfalls stets trockener Stellen siedeln sich in großer Zahl lepröse Lager von Flechten an. An ihrem Grunde sind solche Grotten vielfach mit Lebermoosen ausgekleidet.

d) Quellwasseraustritt

Oberhalb der Eisenbahnbrücke, auf der linken Talseite, breitet sich unter dem abfließenden Wasser (pH 7,20) einer Quelle, die aus der Molasse austritt, eine Tuffbank von vielen Kubikmetern Mächtigkeit aus. Sie vergrößert sich andauernd unter der kalkfällenden Wirkung von Moosen und Algen (Mat. 461). Unter diesen letzteren sind es vor allem *Scytonema myochrous, Sc. mirabile, Stigonema minutum*, st. *mamillosus, Schizothrix Heufleri, Sch. rupicola* und *Sacconema rupestris*, welche weitläufige Polster und Rasen ausbilden, in ihren basalen Teilen verkalken und absterben, mit ihren Luftfäden aber weiterwachsen und den biogen niedergeschlagenen Kalk mit einer braunen Decke überziehen; *Plectonema* sp. bildet rötliche Lager. Auf und zwischen den Rasen dieser *Hormogonales* breiten sich reichlich *Chroococcales* aus, insbesondere *Gloeothece fusco-lutea, Chroococcus turgidus, Gloeothece rupestris* und *Gloeocapsa sanguinea* in violetter Färbung. Dazu gesellen sich *Cylindrocystis Brebissonii, Nostoc microscopicum, Cosmarium subquadratum* und viele Kieselalgen. Diese Algengesellschaft erweist sich als interessant, namentlich in ihrer Abhängigkeit von den ökologischen Verhältnissen des Standortes.

Gloeocapsa sanguinea zum Beispiel zeigt sich in einer ganzen Reihe verschiedener Entwicklungszustände : In außerordentlich weithülliger Form (st. *Ralfsianus*) im Gebiete der höchsten Feuchtigkeit, mit immer engeren Hüllen dagegen nach dem Rande der Tuffbank zu, wo das Wasser spärlicher fließt. Auf kleineren Erhebungen, die vom Quell-

wasser nicht mehr getroffen werden, zeigen sich dickwandige Dauerzellen (st. *perdurans*). Sodann beobachten wir alle Übergänge von Lagern mit tief dunkelvioletter Färbung zu solchen, deren Hüllen farblos sind, und dies immer, entsprechend dem Belichtungsgrad, dem die einzelnen Lager ausgesetzt sind. So finden wir an Entwicklungszuständen auf engem Raum nebeneinander : st. *Ralfsianus*, st. *fam. lam.*, st. *perdurans* und alle diese Stadien überdies in zwei Reihen, dem st. *coloratus* und dem st. *pallidus*.

In derselben Weise wie bei *Gloeocapsa sanguinea* der Grad der Benetzung und der Belichtung des Standortes in der verschiedenen Weite und Färbung der Hüllen zum Ausdruck kommt, tritt diese Erscheinung auch bei *Scytonema* zutage. Je mehr die Lager dem Licht ausgesetzt sind, um so intensiver ist die Färbung, um so deutlicher auch die Schichtung der Scheiden, und je feuchter der Standort, desto weiter, dicker sind sie. So gelangen wir bei der Bestimmung der an nassen Stellen gewachsenen Fäden unversehens zu *Scytonema mirabile*. Wir betrachten diese Übereinstimmung von Benetzungsgrad und Scheidendicke als neue Stütze für die Auffassung, daß *Scytonema mirabile* eine Standortsmodifikation von *Scytonema myochrous* darstellt.

In derselben Richtung weist das gleichzeitige Vorkommen von *Stigonema minutum* und *St. mamillosum*. Diese letztere, durch Größe und Breite der Fäden charakterisierte Art, zeichnet sich im Bereiche der höchsten Feuchtigkeit überdies aus durch eine über 20 μ weite hyaline Gallertschicht, welche den aus vielen eng aneinanderliegenden Reihen gebildeten Zellfaden umschließt.

Etwas Ähnliches ist für *Stigonema* in der Literatur nicht erwähnt, und wir sähen uns genötigt, eine neue Art zu beschreiben, wüßten wir nicht, daß diese Erweiterung der Gallertscheide dem hohen Feuchtigkeitsgrad des Standortes zuzuschreiben ist.

Sacconema rupestris : Diese Blaualge ist neu für Mitteleuropa. Unser Material stimmt freilich nicht in allen Teilen mit der Diagnose überein. In unseren Fäden sind die Zellen zwei- bis dreimal länger als breit, während sie so lang oder kürzer als breit sein sollten. Wir wissen jedoch, daß der Zellänge kein hoher diagnostischer Wert beigemessen werden darf. Die Zellen unseres Materials sind nicht « leicht eingeschnürt », wie es die Diagnose fordert. Doch, wenn man die Ungenauigkeit, mit der so viele andere Blaualgen beschrieben wurden, bedenkt und weiß, wie verhältnismäßig selten Beschreibungen mit dem lebenden Material vollkommen übereinstimmen, so wird man die genannten Unstimmigkeiten als wenig bedeutend einschätzen, um so mehr, als sich alle wesentlichen Merkmale mit der Diagnose in vollkommener Über-

einstimmung befinden, und namentlich die vom Autor gegebene Zeichnung unserm Material in allen Teilen entspricht. So sind wir keineswegs im Zweifel, dieselbe Alge vor uns zu haben, welche B o r z i beschrieb. Doch stellt sich uns auf Grund unserer Erfahrungen an andern Gattungen nun die Frage, ob *Sacconema* wirklich der Rang einer eigenen Gattung zukomme, oder ob nicht einfach eine *Rivularia* vorliege, die, als Folge der hohen Feuchtigkeit des Standortes, vielleicht in Verbindung mit noch andern Standortsfaktoren, sehr weite Hüllen ausgebildet habe. Wenn es auch schwer fallen würde, den strikten Beweis hierfür zu erbringen, so halten wir es doch für angebracht, mit allem Nachdruck darauf hinzuweisen, daß es sich in *Sacconema* um eine ökologische Form einer an sehr feuchtem Standort gewachsenen *Rivularia* handeln kann. Die in der Literatur aufgeführten Fundortsangaben sind geeignet, diese Auffassung zu stützen : feuchte Felsen in Italien; in einem See in Amerika. Die der Gattung *Rivularia* eigene Gallertmasse, die das ganze Lager einhüllt, läßt sich auch für *Sacconema* deutlich nachweisen, wenn man nur den Thallus durch HCl entkalkt und nachher mit Methylenblau, Baumwollblau, Methylviolett usw. nachfärbt.

Schizothrix rupicola ist neu für Europa; bisher wurde diese Art nur in Amerika und, wie bei uns, auf Sandstein beobachtet. Die Alge ist mit *Sacconema* vergesellschaftet und bildet, wie diese, viele Zentimeter (vielleicht sogar Dezimeter) dicke Kalkkrusten, in denen nur die peripherischen Trichomteile lebend sind; in den tieferen Thalluspartien sind die Zellen bis zur Unkenntlichkeit geschrumpft, und es bedarf der Durchsicht eines großen Materials, bis man alle für die Identifizierung notwendigen Merkmale beieinander hat. Interessanterweise heißt es u. a. in der Diagnose : « Scheiden farblos und ungeschichtet oder braun und geschichtet. » Wir sehen in dieser Angabe unsere Auffassung unterstützt, wonach die Deutlichkeit der Schichtung mit der Färbung der Scheiden und somit auch mit der Intensität der Belichtung parallel geht und darum als systematisches Merkmal nur mit größter Vorsicht verwendet werden darf. Auch *Schizothrix rupicola* zeigt in unserm Material überaus dicke Scheiden.

Was die Richtigkeit unserer Überlegungen in hohem Maße stützen dürfte, ist die Tatsache, daß unter den Blaualgen unserer dauernd benetzten Tuffbank nicht nur die eine oder andere Art mit außerordentiich weiten Hüllen vertreten ist, sondern daß sämtliche Arten diese Erscheinung in derselben Weise zeigen : *Gloeocapsa sanguinea, Scytonema myochrous, Stigonema mamillosum, Gloeothece fusco-lutea* und (wenn auch in geringerem Maße) sogar *Chroococcus turgidus*. Wir sind also wohl berechtigt, die Weite der Hüllen und Scheiden in erster Linie auf den hohen Benetzungsgrad des Standortes zurückzuführen.

e) Das Flußbett

Zu beiden Seiten der breiten, seichten Rinne, welche die Sense in den anstehenden Molassefels hineingefressen hat, breiten sich auf einer Meereshöhe von 650 Metern weite Schotterfelder aus, welche zur Zeit der Schneeschmelze tief unter Wasser stehen, bei geringerer Wasserführung aber nur wenige Zentimeter tief überflutet werden. Dort breitet sich vom Winter bis zum Frühjahr ein brauner Teppich von fädigen und büscheligen, gallertigen Lagern von *Hydrurus foetidus* aus (Mat. 462). Diese stets festsitzende und koloniebildende Chrysomonade bewohnt das ganze Jahr hindurch die kalten Gebirgsbäche und steigt mit Eintreten des Winters in die Flüsse der Ebene hinunter, um mit dem Ansteigen der Wassertemperatur zu Beginn des Sommers wieder vollkommen zu verschwinden. Dieser Flagellat bedeckt im Tal der Sense noch zu Anfang Mai den Felsgrund, die Gerölle und alle Gegenstände, die im Wasser liegen.

Ist diese Massenentwicklung wieder verschwunden, so folgt nach einer Reihe sonniger Tage eine solche von Kieselalgen, wobei meist nur ganz wenige Arten aus den Gattungen *Diatoma, Cymbella, Gomphonema* u. a. zu gewaltiger Entfaltung gelangen.

Erst wenn auch diese meist kurzlebige Gesellschaft vom Wasser wiederum weggespült worden ist, kommen die eigentlichen Dauerbesiedler des Flußbettes zum Vorschein (Mat. 463). Es sind vor allem kalkfällende Blaualgen wie *Rivularia Biasolettiana, Chamaesiphon polydermaticus, Pleurocapsa aurantiaca, Phormidium favosum* und bis kirschgroße, im Wasser gelbgrün schillernde, dicht nebeneinander gestellte, kugelige Lager von *Nostoc sphaericum.*

27. Bei Wettingen (390 m ü. M.)

Südwestlich des Klosters Wettingen, jenseits des Hängesteges bei Damsau, also auf der linken Seite der Limmat, steht in E-Exposition über der Limmat die untere Süßwassermolasse in Wänden von einigen Metern Höhe an. Nach Regengüssen (105 cm jährliche Niederschlagsmenge) fließt auf dem darüber anstehenden Waldboden Wasser über die Felswand, und überdies tropft an der unteren Kante der unterhöhlten Molassebank an zahlreichen Stellen Sickerwasser von je ungefähr 1 Tropfen je Sekunde ab. Der Sandstein ist weich, z. T. mergelig und deshalb einer raschen mechanischen Erosion unterworfen. Stellenweise aber sind kleine Bänke von härterem Gestein eingelagert, welche der Abtragung größeren Widerstand entgegensetzen. Der Molassefels ist kalkreich; das Tropfwasser zeigt pH-Werte von 7,30—7,35. Die Sammelstellen sind von Wald und Strauchwerk teilweise beschattet. Belichtung : Stufe I.

Die Vegetation dieses Sandsteins (Mat. 464) verrät sich schon auf weite Entfernung hin durch ihre Färbung. Ausgedehnte, zusammenhängende, goldgelbe Polster von *Trentepohlia aurea* bedecken die harten Stellen im Fels, während ringsherum der weichere, mergelige Sandstein rasch abwittert und vegetationsfrei bleibt. Die Polster unserer Alge setzen sich zusammen aus torulösen Fäden, die sich auf und zwischen den Gesteinspartikelchen anklammern, während sich die mehr oder weniger geraden Luftfäden vom Substrat erheben. Unter diesen Polstern erscheint der Stein grün gefärbt, und man ist versucht, dort nach Algen aus der Verwandtschaft von *Gongrosira* zu suchen. Es sind aber Fäden von *Trentepohlia,* welche grün erscheinen, weil, infolge des Lichtmangels der tieferen Lage, das Hämatochrom viel spärlicher gebildet und das Chlorophyll deshalb weniger verdeckt wird. Zieht man *Trentepohlia aurea* in Reinkultur auf künstlichen Nährböden, so zeigen die Lager zunächst durchwegs eine reine grüne Farbe. Auf kohlehydratfreien Substraten behalten sie diese andauernd bei, während in glukose- bzw. maltosehaltigen Medien die alternden Kolonien schließlich ihre grüne durch eine goldgelbe Farbe ersetzen. Diese Umfärbung dürfte, wie R. Chodat annimmt, auf einem ungünstigen Gleichgewicht zwischen dem Kohlenstoff- und dem Stickstoffgehalt des Nährbodens beruhen. Am natürlichen Standort kann durch die intensivere Assimilation der besonnten Luftfäden ein ähnlicher Zustand eintreten und eine vermehrte Hämatochrombildung herbeiführen.

Zwischen den *Trentepohlia*-Rasen sind die Fäden dunkelgrüner Lager von *Plectonema gracillimum* eingeflochten. An etwas trockeneren Stellen zeigt die Molassewand eine hellbraune Färbung. Hier (Mat. 465) entwickelt sich in reicher Entfaltung *Urococcus insignis,* eine Alge, die in alten Algenwerken gut dargestellt, aber offenbar nicht in die neuere Bestimmungsliteratur übernommen wurde. Diese Alge scheidet an ihrem basalen Pol farblose Gallerte aus, wodurch sich geschichtete Gallertstiele ausbilden, durch welche die Zellen immer mehr vom Substrat abgehoben werden. Mit der Zellteilung verzweigt sich die Gallerte, und so gewinnt das Lager allmählich ein geweihartiges Aussehen. Zuerst sind die Zellen grün, aber mit dem Alter färben sie sich, ähnlich wie *Trentepohlia,* nach Rot um. Im grünen Zustande läßt sich die Alge mit *Hormotila mucigena* identifizieren, während sie rot gefärbt den guten Abbildungen von M. C. Cooke für *Urococcus insignis* entspricht.

Alsdann liegen dunkle Stellen, oft bis über Quadratdezimeter groß, wie Tintenkleckse auf dem Sandstein. Besonders an jüngeren (vor nicht zu langer Zeit freigelegten Stellen) ist dieser dunkle Überzug immer zu erkennen. Zunächst aussehend wie auf den Stein ausgeschüttetes Pulver, werden diese Stellen immer dunkler und lassen kaum eine Spur des

Substrates frei. Dies sind Entwicklungsherde fädiger Blaualgen, von denen uns in der Kultur auf Quarzsand aufgingen (Mat. 466) : *Plectonema thallosum* nov. sp., *Phormidium longicolle* nov. sp., die beide noch zu beschreiben sind, sodann die ganze Sippe jener in situ kaum bestimmbaren kugeligen, zylindrischen und ovalen Grünalgen, wie vor allem *Chlorella iichina, Stichococcus bacillaris, Coccomyxa thallosa, Protococcus viridis.*

In diesen dunkeln Flecken bilden sich sodann Geflechte von dunkelfarbigen Pilzhyphen und Lichenisationsanfängen. Diese zeigen Algenklumpen in einem geschlossenen Hyphennetz und erinnern weitgehend an *Botrydina vulgaris.* Solche Flechtenanfänge kommen nicht zu voller Ausbildung, sei es, weil der Sandstein zu rasch abbröckelt, oder weil, wie z. B. auf den Bäumen von Parkanlagen und Straßenalleen, die geeigneten Lebensbedingungen fehlen. *Gongrosira* dürfte an der Vegetation der Molassefelsen ebenfalls beteiligt sein, doch ist ihre Bestimmung im sterilen Zustande kaum möglich, namentlich wenn noch Fäden von *Trentepohlia* und Moosvorkeimen das Substrat durchwuchern.

An Stellen, wo das Wasser der Bergfeuchtigkeit aus Spalten und Ritzen abtropft, finden sich in Massenentwicklung (Mat. 467) : *Chroococcus rufescens, Chr. helveticus* und *Gloeothece fusco-lutea.* Löst man die mehrere Millimeter dicken abschiefernden Krusten, in die der Molassefels zerbröckelt und die auf ihrer Außenseite die oben genannte Vegetation tragen, ab, so gewahrt man zu seinem Erstaunen, daß sie an der dem Licht abgekehrten Seite mit Grünalgen, insbesondere fast reiner *Coccomyxa* sp. und eigenartig schönen Beständen von *Cosmarium pseudopyramidatum* fa. *maior,* bedeckt sind.

Auf Moospolstern, die sich an mäßig feuchten und mehr oder weniger beschatteten Stellen nahe der unteren Kante der Felsbank ausbreiten, entwickeln sich auf und zwischen den Stielen und Blättchen der Moospflänzchen dichte Rasen von Blaualgen. *Scytonema myochrous* zeigt sich darin in seiner ganzen, weiten Variabilität. Typisch ausgebildete Fäden mit intensiv pigmentierten, deutlich geschichteten Hüllen wechseln ab mit Fäden oder Fadenstücken, bei denen eine Schichtung nicht oder doch nur undeutlich zu erkennen ist und denen jede Pigmentierung fehlt. Diese Verschiedenartigkeit in der Ausbildung entspricht den ökologischen Verhältnissen, unter denen die Fäden heranwuchsen. Solche kommen ja auf und zwischen die Moosstiele und -blättchen zu liegen, sind unter- und übereinander gelagert und empfangen deshalb das Licht in durchaus verschiedener Stärke. So können manche Fäden streckenweit gefärbte und geschichtete, dann plötzlich farblose ungeschichtete und daran anschließend abermals gefärbte Scheiden auf-

weisen, je nach dem Grad der Belichtung, der die verschiedenen Teile des Fadens ausgesetzt waren.

Wechselt mit der Belichtung auch der Feuchtigkeitsgrad des Wuchsortes, so gesellt sich zu der Variabilität der Färbung und Schichtung noch eine solche in der Dicke der Scheiden. Diese nimmt zu mit zunehmendem Feuchtigkeitsgrad des Substrates. In der Bestimmung des Materials gelangen wir dann zu *Scytonema mirabile,* die wir aber angesichts der Identität aller wesentlichen Artmerkmale als eine durch die höhere Feuchtigkeit des Standortes bedingte Modifikation von *Scytonema myochrous* betrachten.

Auf dem Molassesandstein gehen in bezug auf die Korrosion des Substrates zwei sich entgegengesetzte Vorgänge nebeneinander.

1. Die Kalkabscheidung durch *Chroococcus helveticus* und *Chroococcus turicensis* (Chroococcus-Tuff).
2. Die Ablösung von Sandsteinkörnern an der Felsoberfläche. Diese Ablösung ist tatsächlich leicht zu beobachten. Während der Periode der Feuchtigkeit bilden sich ausgedehnte Lager von Blaualgen aus, die, wenn der Fels trocken wird, sich in Schuppen, Fetzen und Lappen ablösen und, da sie dem Substrat innig anhaften, Körner des Sandsteines mit sich ziehen.

Je nach den örtlichen Verhältnissen gewinnt der eine oder der andere Vorgang die Oberhand.

In Kulturen auf befeuchtetem Quarzsand (in Erlenmeyerkolben) beobachtet man diese Erscheinung ebenfalls. Solange der Sand feucht ist und die Blaualgen sich üppig entwickeln, bildet sich an der Oberfläche des Sandes eine zusammenhängende Kruste aus, die das Rutschen des im Glaskolben schräg ansteigenden Substrates verhindert und damit zu seiner Befestigung beiträgt. Je mehr aber der Sand sein Wasser verliert, um so mehr schrumpfen auch die Algenkrusten zusammen und, indem sie von der Oberfläche der Sandschicht absplittern, ziehen sie auch eine Schicht von Sandkörnern mit sich. Was sich in dieser Weise in vitro abspielt, das vollzieht sich im Großen auch in der Natur, wie man im Gebiete der Molasse immer wieder zu beobachten Gelegenheit hat.

28. Im Küsnachter Tobel (ca. 550 m ü. M.)

Die Talschlucht, welche die Molasse des Pfannenstiels in SW-Richtung durchschneidet, lieferte um die Mitte des vergangenen Jahrhunderts manche Alge, die Karl Nägeli sammelte und erstmals beschrieb. Sie bietet indessen über das hinaus, was wir aus anderen Untersuchungsgebieten des Molasselandes bereits kennen lernten, nicht viel Neues.

An mehr oder weniger trockenen Felslehnen, die auf der rechten Talseite anstehen, zeigt sich das bereits gewohnte Bild (Mat. 371; pH 7,46) : *Trentepohlia aurea, Gloeothece fusco-lutea, Nostoc microscopicum, Muriella aurantiaca, Gloeocystis* sp., *Chroococcus turicensis, Mesotaenium macrococcum, Cosmarium subquadratum, Scytonema myochrous, Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus, fam. lam.,* st. *col., alpinus, perdurans* und st. *fam., simplex, pallidus.* An Abtropfstellen (Mat. 372; pH 7,54) erscheint wie an der Buchhalde und oberhalb Eglisau *Plectonema* cf. *gracillimum,* welches dieselben Unstimmigkeiten mit den Angaben der Diagnose zeigt, namentlich in der äußerst seltenen Verzweigung und der großen Ausdehnung seiner Lager, die quadratmetergroße Felsflächen mit einer bis 6 cm dicken Kalkkruste bedecken. An tropfenden Schichtfugen und kleinen Spalten im Gestein breiten sich dichte Bestände von *Eucladium verticillatum* aus, in deren Lagern *Gloeothece fusco-lutea, Nostoc microscopicum, Phormidium favosum* und Gloeocapsen mit hyalinen, homogenen Gallerthüllen eingestreut sind; im ganzen also ein Bild, wie wir ihm in allen Teilen anderwärts bereits mehrfach begegneten.

Das Bett des Flüßchens (Mat. 373; pH 7,13), namentlich an den Wehren, die zur Zähmung der Stoßkraft des Baches bei starker Wasserführung quer zur Strömungsrichtung angelegt sind und die viele kleine Wasserfälle bilden, sind die Sturzwände mit dezimeterdicken Algentuffen von *Vaucheria Debaryana* bedeckt. Sie stehen an Mächtigkeit den *Plectonema*-Tuffen der Felswände keineswegs nach. Aber auch die Kiesel, welche das Flußbett ausfüllen, erscheinen alle in einer durch *Phormidium favosum, Rivularia Biasolettiana* und viele Kieselalgen hervorgerufenen dunkel blaugrünen bis braunen Färbung.

29. Am Uetliberg (750 m ü. M.)

Auf halber Höhe zwischen Albisgütli und Uetliberg-Kulm steht der Sandstein der oberen Süßwassermolasse an. Er ist weich, stellenweise mergelig und darum leicht verwitternd. An solchen Stellen erneuert sich die Gesteinsoberfläche in sehr raschem Wechsel, und eine Vegetation findet nicht Zeit, sich anzusiedeln. Diese Flächen sind dementsprechend vegetationsfrei. Unweit daneben, wo der Sandstein fester und gegenüber der Verwitterung widerstandsfähiger ist, zeigt er sich unter einer dunkeln Kruste, gebildet von Blaualgen, kugeligen oder gestreckten Zellen, die in ungefärbten, ungeschichteten, eng anliegenden Hüllen liegen. Die Kolonien sind wenigzellig. Es handelt sich dabei (Mat. 373 A) um *Chroococcales,* die wohl in die Formenkreise der *Gloeocapsa sanguinea* und der *Gloeothece fusco-lutea* hineingehören, deren charakte-

ristische Merkmale, welche in der Färbung, Schichtung und Weite der Hüllen sonst deutlich zum Ausdruck kommen, in unserm Material aber äußerst schwach ausgebildet sind, eine Folge der ökologischen Verhältnisse des Standortes, insbesondere der schwachen Belichtung (N-Exp., Stufe I) und geringer Feuchtigkeit. Einzellige Grünalgen liegen dazwischen, deren systematische Eingliederung nicht geringere Schwierigkeiten verursacht. Es sind durchwegs kugelige, stäbchenförmige und ovale Formen, die in die Gattungen *Protococcus, Coccomyxa, Hormidium, Muriella* und *Stichococcus* hineingehören. Ohne ihre Vergleichung in Reinkulturen ist es kaum möglich, sie bestimmten Spezies zuzuordnen.

Unter Baumwurzeln, welche in der Molasse verankert sind, durch die Erosion des Substrates aber stellenweise frei in die Luft hinausragen, fanden wir ausgebreitete Bestände von *Coccomyxa thallosa, Stichococcus bacillaris, Chlorococcum humicolum, Protococcus viridis* und *Cystococcus* sp. (Mat. 374).

An Stellen, wo der harte Sandstein der Verwitterung trotzt, finden wir eine, in der Färbung seiner Oberfläche erkennbare, mehr oder weniger zusammenhängende Vegetationsschicht (Mat. 375), die sich zusammensetzt aus *Trentepohlia aurea, Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus, fam. lam.* und st. *col., alpinus, perdurans;* sodann *Hormotila mucigena.* Zwischen diesen Algenlagern wuchern Protonemata, Rhizoiden und junge Triebe verschiedener Moose.

Am Gipfel des Uetliberges in zirka 870 m ü. M. stehen die stark verkitteten Nagelfluhfelsen des älteren Deckenschotters in mächtigen, senkrechten und zum Teil überhängenden Felsen an. Über ihnen neigen die Kronen der Buchen zu einem im Sommer geschlossenen Dach zusammen, wodurch die Wände, obschon nach S exponiert, der direkten Besonnung entrückt und von einer mehr oder weniger luftfeuchten Atmosphäre eingehüllt werden. Überdies wird die Oberfläche mehr oder weniger dauernd von Sickerwasser benetzt; pH 7,95; Mat. 375 A.

Diese Stellen sind intensiv grün gefärbt durch *Protococcus viridis, Gongrosira Debaryana, Phormidium favosum,* und dazwischen breiten sich, namentlich an den Aufprallstellen der Sickerwassertropfen, rötliche Lager von *Plectonema* sp. aus. In Vertiefungen, die vom Wasser nicht benetzt werden, bilden *Protococcus viridis* und lepröse Flechtenlager den einzigen Bestand. Mit diesen wenigen Namen ist natürlich die Vegetation dieser Nagelfluhfelsen nicht vollständig gekennzeichnet. Unter den als grüne Krusten den Konglomeraten eng anliegenden, fädigen Grünalgen und unter den fädigen Blaualgen, insbesondere aus den Formenkreisen von *Plectonema, Phormidium* usw. ist gewiß noch manche Art vertreten, vielfach aber in schlechten Entwicklungsstadien, welche eine sichere Bestimmung nicht erlauben, oder aber in Formen,

die bis heute nicht beschrieben wurden und deren eingehende Bearbeitung über den Rahmen der vorliegenden Arbeit hinausginge.

An vielen Stellen im Walde zwischen dem Albisgütli und Uetliberg-Kulm treten kleinere und trockenere Bänke, Kuppen und Köpfe der Nagelfluh ans Tageslicht. Es sieht so aus, als ob sie mit einem grünen Pulver über und über bestreut wären. *Protococcus viridis* bildet dort die dominierende Vegetation, dieselbe Art, welche die lichtabgewandte Seite von Bäumen, Mauern und Gedenksteinen in Parkanlagen und dergleichen überall bedeckt.

30. An der Buchhalde (am Rheinfall)

Auf der linken Rheinseite oberhalb des Rheinfalles steht die untere Süßwassermolasse mit bunten Mergeln und Sandsteinschichten (Oligocän) an, z. T. durch Waldbestand verdeckt, an manchen Rutschstellen aber freigelegt. Der Felsgrund ist im allgemeinen weich, vielfach mergelig, und die Verwitterung schreitet rasch vor sich. Kein Wunder, daß die Vegetation darauf ärmlich entwickelt ist. Einige Stellen aber sind besonderer Erwähnung wert : alte Rutschhalden, wo harter oder weicher Fels freigelegt ist und durch das aus dem darüber anstehenden Waldboden abtropfende Sickerwasser während längerer Perioden benetzt wird. Solche Stellen sind mit einer rötlichen Algenkruste von bis 7 cm Dicke überzogen (Mat. 376).

Wir nennen die Alge, welche durch biogene Fällung diese ausgedehnten Kalkkrusten verursacht, vorläufig *Plectonema gracillimum,* wenn unser Material mit der Diagnose dieser Art auch nicht vollkommen übereinstimmen mag. Vielleicht liegt eine noch unbeschriebene Spezies vor, die sich von *Pl. gracillimum* durch äußerst spärliche Verzweigung, ihre ökologischen Ansprüche und die ausgiebige Kalkfällung unterscheidet; doch möchten wir die Ergebnisse einer eingehenden Vergleichung und Bearbeitung sämtlicher in den Formenkreis von *Plectonema* gehörenden Materialien abwarten, bevor wir uns an die Beschreibung neuerer Arten wagen.

An weniger andauernd benetzten Stellen des weicheren Untergrundes (Mat. 377) beobachteten wir *Nostoc microscopicum, Gloeothece fusco-lutea, Cylindrocystis Brebissonii,* manche von diesen Arten in Anfangsstadien der Lichenisation, sodann Moosprotonemen und *Trentepohlia aurea.* Diese Vegetation durchwuchert die lockere, oberflächliche Schicht des weichen Sandsteins bzw. Mergels, so daß diese dank dieser oberflächlichen Verfilzung gegenüber der Verwitterung widerstandsfähiger werden; so schützt die Algenvegetation das Substrat vor raschem Abbau durch die Agentien der Verwitterung.

31. Über dem rechten Rheinufer bei Eglisau

In den engen Tobeln kleiner Zuflüsse des Rheins (Fuchsbach u. a.) und an Stellen, wo der Wald mitsamt seiner Bodenunterlage in neuerer Zeit abrutschte, steht auf der rechten Stromseite oberhalb Eglisau in einer Höhe von zirka 400 m ü. M., meist in SW-Exposition, der nackte Molassesandstein vielerorts an. Felsflächen, die während längerer Perioden trocken liegen, wechseln ab mit solchen, die durch Quell- und Sickerwasser, das zumeist in kleinen Strähnen aus dem überhängenden Waldboden abtropft, während längerer Dauer, stellenweise sogar andauernd, benetzt werden.

Von solchen Standorten stammen die Materialien Nrn. 428—436.

1. Abrutschfläche von zirka 100 Quadratmeter, durch Sickerwasser (pH 7,22) andauernd benetzt. Die Vegetation, welche die gesamte Fläche bedeckt, ist in unterschiedlicher Gesteinsfärbung erkennbar. Material Nr. 428 stammt von einer verhältnismäßig jungen, rasch verwitternden Felsoberfäche; Moosprotonemen, die über ein wenigzelliges Stadium nicht hinauskommen, verleihen dem Stein eine grüne Farbe, dazwischen setzen sich Kieselalgen, hauptsächlich *Gomphonema*, oft in gallertigen Büscheln fest.

Material Nr. 429 : Ein viel größeres als das vorerwähnte Areal nehmen rosafarbene Krusten verkalkter Blaualgen ein. In Pusteln, Höckern und mäandrisch verlaufenden, wellenartig zusammenhängenden Überzügen bedecken die Lager von *Plectonema carneum* den Fels. Mancherlei Kieselalgen, vielfach durch lange, verzweigte Gallertstiele am Substrat festgeheftet, sind beigemischt und helfen mit bei der Fällung des Kalkes. Dieser, durch Blaualgen, Kieselalgen und Moosprotonemen verursachten Kalkkruste, die bis 7 Zentimeter Mächtigkeit erlangen kann, verdankt der Fels seine größere Widerstandsfähigkeit gegenüber dem Angriff durch die Atmosphärilien, und dieser größeren Beständigkeit wiederum ist es zuzuschreiben, daß die Moosprotonemen die notwendigen Bedingungen zu ihrer Weiterentwicklung finden. Die *Plectonema carneum*-Kalkkrusten sind die Stellen, von denen die stellenweise üppig wuchernden Moosrasen ausgehen.

2. Materialien Nrn. 430—435 : In geringer Entfernung von dem vorerwähnten Standorte findet sich ein verhältnismäßig harter Fels, steil abfallend, durch Sickerwasser (pH 7,51) andauernd benetzt und stark besonnt (Stufe IV). Die durch ihre rötliche Farbe als *Plectonema carneum*-Tuff erkennbare Kalkkruste ist auf weite Ausdehnung hin von einem geschlossenen grünen Belag von *Zygnema* sp. (steril) bedeckt, während in dunkelbraunen Flecken die gallertigen Lager von Kieselalgen, insbesondere *Cymbella ventricosa*, den biogen gefällten Kalk

bedecken. *Cosmarium obtusatum, Chroococcus turicensis* und *Oedogonium* sp. sind reichlich beigemischt. Auf Würzelchen, Grashalmen usw., an denen das Wasser abtropft, gesellen sich zu den bereits erwähnten Arten zahlreiche Lager von *Chlorogloea microcystoides*. Durch biogene Kalkfällung helfen sie mit an der Ausbildung eines Kalkmantels, der sich in konzentrischen Schichten und in zunehmender Dicke um den zentralen Strang herum ausbildet. An Aufprallstellen des Tropfwassers sind die lichtgrünen, bis erbsengroßen, halbkugeligen Kalkpusteln von *Oocardium depressum* reichlich zu erkennen. Sie lassen sich an ökologisch ähnlichen Stellen von Dießenhofen bis Eglisau auf beiden Rheinufern vielfach feststellen.

Auf diesen zylindrischen, um Würzelchen herum abgelagerten Kalkkrusten findet man am Standort wenige Zellen von *Cosmarium obtusum*. Läßt man diese Bildungen aber in feuchter Atmosphäre (in offenen Reagensgläschen) stehen, dann nehmen die Cosmarien eine rasche Entwicklung und bedecken die Kalkkruste fast vollständig mit einer hellgrünen, dünnen Schicht.

4. Kapitel

Algen- und Flechtenvegetation auf der Rinde von Bäumen

Deutlich zeigt sich der Einfluß von Belichtung, Benetzungsgrad, Rauheit des Substrats, Exposition usw. auf die Vegetation von Algen und Flechten in Gärten, Alleen und Parkanlagen. Wir sind vielen solchen Standorten nachgegangen und haben einige davon genauer untersucht, so zum Beispiel die Fäsenstaubpromenade inmitten der Stadt Schaffhausen, die Alleebäume in den Straßen Zürichs und anderer Städte, Bäume und Baumgruppen an Überlandstraßen usw.

Wir wählen zur Besprechung die Verhältnisse in der Fäsenstaubpromenade zu Schaffhausen. Dort kommen die Gesetze der Verteilung von Flechten und Algen besonders schön zum Ausdruck. Die Promenade liegt auf der Westseite, etwas abseits der großen Industrieanlagen dieser Stadt. Sie ist bestanden von Alleen und Gruppen hochragender Linden, Platanen, Föhren und Robinien. Mancherorts schließen die Kronen der Parkbäume domartig zusammen, so daß weite Plätze im Sommer dauernd beschattet sind, während an anderen, offenen Stellen die Morgen-, Mittags- oder Abendsonne auf die schlanken Stämme fällt.

Hinsichtlich der Benetzung stehen alle diese auf verhältnismäßig engem Raume beisammen wachsenden Bäume ziemlich weitgehend unter denselben Verhältnissen, wenn auch die am westlichen Rande der Anlage

frei stehenden Stämme auf ihrer Wetterseite etwas mehr vom Regen getroffen werden mögen als die im Innern der Promenade gelegenen Bäume. Dagegen ist die Intensität der Besonnung, der die Stämme und ihre nach den verschiedenen Himmelsrichtungen exponierten Seiten ausgesetzt sind, sehr weitgehend verschieden.

Wir wollen im Folgenden die Epiphytenvegetation dieser Bäume untersuchen, indem wir von den am stärksten belichteten Stämmen zu jenen mit geringstem Lichtgenuß fortschreiten. Die ersteren liegen am Rande der Anlage oder an freien Plätzen innerhalb derselben und empfangen die Sonnenstrahlen von Osten, Süden und Westen. Andere Stämme werden nur von der Morgen- oder von der Abendsonne beschienen.

Die nach allen Seiten hin frei stehenden Stämme sind auf ihrer S-exponierten Seite dicht mit Flechten besetzt. Wir finden dort *Xanthoria parietina, Physcia ascendens, Evernia prunastri, Permelia sulcata, Candelariella concolor, Lecanora subfusca* und andere. Nach E und W hin läuft diese Zone gut ausgebildeter Flechtenlager aus in einen Streifen von Halbflechten, sorediös-leprösen, krustenförmigen Anflügen, und diese wiederum leiten über zur Vegetation der sattgrünen, zusammenhängenden Beläge von *Pleurococcus,* die den Stamm vom Grunde bis zum Kronenansatz in ununterbrochener Schicht bedecken. An den Stämmen, die nur von der Morgensonne getroffen werden, finden wir die Flechtenvegetation auf der Ostseite. Sie ist freilich etwas weniger üppig als an den von der Mittagssonne beschienenen Bäumen. Der grüne Algenbelag befindet sich in diesem Falle auf der nach W, teilweise auch auf den nach N und S orientierten Seiten. Umgekehrt liegen die Verhältnisse an den nach W zu der Besonnung offen liegenden Stämmen. Bei ihnen ist die Westseite von Flechten bedeckt, die E-Seite ist grün von *Pleurococcus.* Den von allen Seiten beschatteten Stämmen fehlen Flechten völlig. Bei ihnen ist die Rinde auf dem ganzen Umkreis und wiederum vom Grunde bis zum Ansatz der Äste von *Pleurococcus* grün gefärbt. An manchen Bäumen meidet *Pleurococcus* den von Gras umhüllten untersten Stammteil. Grüne Fadenalgen, insbesondere *Ulothrix, Hormidium* und *Stichococcus,* und fädige Blaualgen (*Tolypothrix sp., Phormidium Corium* und andere) treten an seine Stelle. Fällt aber an einer Stelle, sei es infolge eines abgestorbenen Astes oder aus einem andern Grunde, Licht ins Innere einer solchen Gruppe von Schattenbäumen, so entwickelt sich auch sofort mitten im *Pleurococcus*-Bestand eine Insel von Flechten; umgekehrt kann ein Auswuchs, zum Beispiel ein größerer Kropf auf halber Höhe eines die Mittagssonne empfangenden Stammes auf seiner nach oben gekehrten Seite Flechten, auf der

lichtschwächeren Unterseite dagegen trotz der S-Exposition *Pleurococcus* tragen.

Die an diesem Beispiel geschilderten Verhältnisse bestätigen in schönster Weise die aus der Untersuchung der Vegetation des Gesteins abgeleiteten Gesetze über die Verteilung von Flechten und Algen. Die Feuchtigkeitsverhältnisse der Stammoberfläche, wie sie durch die Niederschläge, durch Nebel, Tau und die wasserhaltende Kraft der Rinde selbst gegeben sind, genügen, um sowohl Flechten als Algen zur Entwicklung zu bringen. Die stark belichteten Stellen sind den Grünalgen verwehrt, weil das intensive Licht sie schädigt. Sie besiedeln aber alle Stellen, an denen sie dieser Schädigung entzogen sind, und dies gleichviel, nach welcher Himmelsrichtung der Wuchsort auch exponiert ist. Die Flechten umgekehrt fehlen den schwach belichteten Stellen. Für sie ist der Standort um so günstiger, unter je intensiverer Insolation er steht. Den Übergang vom Flechten- zum Algenareal vermitteln, genau wie auf der Felswand, die Halbflechten, d. h. die unvollständig entwickelten *Lepraria-Lager*.

An manchen Stämmen bedeckt *Pleurococcus* die lichtgeschützten Flächen vollständig, an anderen ist diese Alge, wenigstens als zusammenhängender Bestand, auf die Stammpartien außerhalb der Abflußbahnen des Rieselwassers beschränkt. Hohe Feuchtigkeit hält die Alge, die ein ausgesprochener Aerophyt ist, in ihrer Entwicklung zurück. Wir sehen dies in der untersten Zone, wo der Stamm von der Feuchtigkeit des Grases eingehüllt ist. Dort finden wir *Pleurococcus* durch andere Algen, namentlich eine fädige Grünalge, *Ulothrix* sp., und durch eine fädige Blaualge, *Tolypothrix* sp., ersetzt.

Auf den verschiedenen Baumarten ist die Algen- und Flechtenvegetation recht unterschiedlich ausgebildet. Sie ist besonders üppig auf Linde, Ahorn, Robinie, geringer auf Buche, Föhre, Platane u. a. Dies dürfte mit der Raschheit der Rindenerneuerung oder der stärkeren oder schwächeren wasserhaltenden Kraft der Borke in Zusammenhang stehen.

Es ist gewiß unrichtig, wenn, wie dies oft geschieht, die Flechtenvegetation der Baumrinden dem Einfluß eines höheren Benetzungsgrades zugeschrieben und durch die besondere Lage auf der regenreicheren Wetterseite erklärt wird. An einem freistehenden Stamm wird die üppigste Flechtenentwicklung auf der S-Seite am intensivsten, auf der N-Seite am geringsten sein. In einem solchen Falle wird es immer möglich sein, die Himmelsrichtung allein aus der Stammvegetation zu erkennen. Sind Flechten und Grünalgenbestände gleichzeitig vorhanden, so zeigt die erstere unzweideutig nach Süden, die letztere ebenso sicher nach Norden. Sind aber die Belichtungsverhältnisse um den betreffenden Baum herum

durch andere Bäume, Bauten oder dergleichen gestört, so wird die Flechtenentwicklung immer auf der lichtreichsten, diejenige der Algen auf der lichtärmsten Seite sein, ganz gleichgültig, ob diese nach S, E oder W exponiert sei.

T o b l e r (1925) sieht die Sache anders. Wenn er die Ansicht vertritt (S. 140), « daß bei der Beurteilung und Einteilung der Flechtenstandorte in neuerer Zeit zu sehr die Feuchtigkeit des Standortes als ausschlaggebend bezeichnet wird », so können wir ihm voll und ganz beipflichten. Wenn er aber sagt : « In Deutschland sind die Nordseiten der Höhen meist reicher an Flechten als andere, und ebenso scheinen meist gegen Norden und Nordwesten sich besonders die Laubflechten an Bäumen am üppigsten zu entwickeln », so widerspricht diese Auffassung allem, was wir in unserm Untersuchungsgebiete beobachteten. Im süddeutschen Nachbarlande liegen nach unseren Beobachtungen die Verhältnisse nicht anders, und was wir in der Schweiz beobachten konnten, bestätigt sich nach unserer eigenen Anschauung im französischen, italienischen und spanischen Mittelmeergebiet und mit besonderer Deutlichkeit auch auf der Höhe des Äquators und im tropischen Gebiete der südlichen Halbkugel von Sumatra bis vor die Küsten Australiens. Immer sind die lichtreichsten Stellen auf Baumrinden und Gestein auch die flechtenreichsten.

T o b l e r will die Flechtenvegetation eines Baumstammes aus der auf ihm angesiedelten Algendecke hervorgehen lassen. Er sagt dazu (S. 141) : « Es darf dabei nicht vergessen werden, daß gerade an diesen Standorten wohl meist die Besiedelung durch Algen die erste Unterlage für die Entwicklung der Flechten bietet, und daß also neben der Feuchtigkeit höchstwahrscheinlich auch die lebende oder tote Algendecke ein wesentlicher Faktor für die bevorzugte Entwicklung ist. » Eine solche Abhängigkeit haben wir wohl auf dem Gestein, wo Blaualgen zur Flechtenbildung herangezogen werden, in reichstem Maße beobachtet, dagegen nie auf Baumstämmen. Zunächst wiederholen wir, daß auf Baumstämmen, wo die ökologischen Verhältnisse wesentlich anders liegen und auch die Vegetation der Algen und Flechten eine andere ist als auf dem Gestein, im typischen Falle die Areale von Flechten und Algen weniger durch den Standortsfaktor Feuchtigkeit, als durch denjenigen der Belichtung getrennt sind. Dann aber sind es auf Baumrinde im Gegensatz zum Gestein nicht die grünen Algenanflüge, die von den auf dem Stamm sich entwickelten Flechten als Gonidien verwendet werden. Der Anflug der Flechten muß durch Soredien erfolgen, denn ihre Gonidien sind ja zum allergrößten Teil *Cystococcus-Algen,* die auf den Baumrinden im pilzfreien Zustand fehlen oder doch recht selten sind.

Wie stark die Feuchtigkeit als Entwicklungsfaktor für die Flechten gegenüber demjenigen der Belichtung zurücktritt, zeigt sich am schönsten im tropischen Mooswald Westjavas, der Zone des reichlichen Hochnebels. Steigt man zum Beispiel, gleichgültig in welcher Jahreszeit, in der Morgenfrühe von der wissenschaftlichen Bergstation Tjibodas (1400 m ü. M.) zum Gipfel des Vulkanberges Pangerango (3000 m ü. M.), so durchquert man diesen Mooswald. Von Blättern und Ästen der Bäume und Sträucher tropft, einem feinen Regenfall vergleichbar, der Morgentau und der sich verdichtende Nebel, den Wanderer völlig durchnässend. Diesem hohen Feuchtigkeitsgrad entsprechend sind die Urwaldpflanzen auf Stämmen, Ästen, Zweigen und Blättern von einer dichten Epiphytenvegetation bedeckt. In dieser spielen die Moose bei weitem die erste Rolle. In dichten Tuffen und oft bartartigem Wuchs hangen sie von ihrer Unterlage herunter. Farnpflanzen, Pilze und Grünalgen, aber auch Blütenpflanzen verschiedener Art nisten sich darin ein. Nur die Flechten fehlen. In dem andauernden Dämmerlicht des Urwaldes vermögen sie nicht aufzukommen; ihnen sind nur hochragende Bäume, die ihre Laubkrone über das Dach des Urwaldes emporheben, zur Ansiedlung vorbehalten. Schlägt aber ein solcher fallender Urwaldriese eine Lichtung in den geschlossenen Baumbestand, so nehmen binnen weniger Jahre, ja sogar Monate, Flechten von dem auf diese Weise neu geschaffenen Lebensraum Besitz. Es ist also auch in diesem Falle, der sich im gesamten malaiischen Tropengebiet überall wiederholt, ausgesprochenermaßen der Licht-, nicht aber der Feuchtigkeitsfaktor, der über die Entwicklungsmöglichkeit der Flechten entscheidet. Wenn in hohen geographischen Breiten, wie in den nordeuropäischen Gebieten, die Flechtenentwicklung noch außerordentlich reich ist, so ist dies keineswegs überraschend. Dort sind die Tage länger als in geringeren Breiten, und die Dauer der Belichtung kompensiert dort in sehr hohem Maße die geringere Intensität der Sonnen- und Himmelsstrahlung.

5. Kapitel

Untersuchungen über die Erstbesiedelung auf künstlich freigelegten Felsflächen, Kunstbauten, Denksteinen usw.

Die Rückzugsgebiete des Morteratsch-, Boden- und Fornogletschers boten uns bereits Gelegenheit, über die Raschheit, mit der natürlich anstehender Fels sich mit Algen bzw. Flechten besiedelt, und über die Zusammensetzung dieser Pioniervegetation Aufschluß zu erlangen. Ungleich günstiger sind aber für solche Fragestellungen Felsflächen, die in einem genau feststellbaren Zeitpunkt in neuerer und neuester Zeit durch

Sprengung künstlich freigelegt wurden, wie dies bei der Anlage von Bergbahnen, Straßen, Festungswerken, Steinbrüchen usw. oft der Fall ist. Solche Flächen stehen vielfach unter denselben Bedingungen und besiedeln sich demgemäß in derselben Weise wie natürliche, durch Verwitterung, Steinschlag, Rutschung, Gletscherrückzug, Flußerosion usw. freigelegte Felswände, die unter entsprechenden klimatischen Verhältnissen stehen. Aber auch Kunstbauten, wie Staumauern von Kraftanlagen, Gebäude aus Natur- und Kunststein, liefern Beobachtungsmöglichkeiten in großer Zahl. An den Ergebnissen solcher Untersuchungen über Art und Zusammensetzung, Entwicklungsdauer und namentlich über die Einwirkung der Vegetation auf das Substrat sind außer dem Botaniker Ingenieur, Architekt und Bauherr in gleichem Maße interessiert. Der Ingenieur möchte wissen, ob und in welchem Maße die epi- und endolithische Vegetation auf mechanischem und chemisch-biologischem Wege das Substrat zerstört oder schützt. Der Architekt und der Heimatschützler berücksichtigen in ihren Überlegungen den ästhetischen Effekt der Algen- und Flechtenvegetation. Sie ist ja, wie kein Künstler, imstande, Härten, die brutale Bauten, Steinbrüche und dergleichen in eine Landschaft brachten, zu mildern, indem sie Fels und Gemäuer mit einer weichen Patina von fein abgestuften Farbtönen überziehen.

Aber besonders aufschlußreich ist die Untersuchung der Gesteinsvegetation auf Denkmälern, Erinnerungstafeln, Grabsteinen usw. Solche stehen zu Tausenden und aber Tausenden in allen Landesteilen, von der Ebene bis ins Hochgebirge, in Städten, Dörfern und Weilern in unendlicher Mannigfaltigkeit der Beobachtung offen. Erinnerungssteine sind aus denselben Materialien gehauen, auf denen wir die Algenvegetation am natürlichen Standort untersuchten : Granit, Gneis, Amphibolit, Serpentin, Diabas, Verrucano, Kalk, Sandstein usw. Dazu gesellen sich Gesteine ausländischer Herkunft, wie Marmore und Kunststeine verschiedener Art. Sie unterscheiden sich durch die Art der Bearbeitung. Neben einem Diabas mit rauher Oberfläche steht ein solcher mit glatt geschliffenen Seiten. Diese sind nach allen Himmelsrichtungen exponiert, verschiedener Belichtung, verschiedenen Winden ausgesetzt. Ein Stein steht in der Regentraufe eines Baumes, ein anderer ist von einem dichten Blätterdach überdeckt, so daß er auch bei starkem Regen kaum benetzt wird.

So liegen hinsichtlich der Beschaffenheit des Substrats und des Klimas Mikrostandorte vor, die, ähnlich wie in einem außerordentlich groß angelegten Versuch, reichste Untersuchungsmöglichkeiten bieten. Von besonderer Bedeutung ist dabei, daß der Zeitpunkt, in dem solche Gedenksteine mit völlig vegetationsfreier Oberfläche der Besiedelung ausgesetzt wurden, meist leicht zu ermitteln ist.

Es würde zu weit führen, jeden Ort im Schweizerlande, an dem wir solche Untersuchungen durchführten, einzeln zu nennen. Wir werden darum unter ihnen eine kleine Anzahl besonders aufschlußreicher Lokalitäten im Mittelland, im Jura und im Alpengebiet herausgreifen, um an ihnen die Gesetzmäßigkeiten in der Besiedelung des Gesteins und anderer Substrate durch die Pioniervegetation aufzuzeigen. Die dabei gewonnenen Erkenntnisse werden uns erlauben, die Algenvegetation der natürlichen Standorte besser verstehen und deuten zu können.

a) Untersuchungen im Waldfriedhof der Stadt Schaffhausen

Im Jahre 1918 bestimmte die Bürgerschaft von Schaffhausen den Ebnatwald im NE der Stadt als neue Friedhofanlage. Dort wurden seither Gräber angelegt in zwangloser Anordnung, hier im ernsten Halbdunkel hochragender Tannen, Kiefern, Buchen oder Eichen, dort in der sonnigen Helle einer Lichtung. Natürlich gewachsenes Gebüsch mit Gras, Blumen und weichem Moosteppich bilden eine schöne, würdige Umrandung der einzelnen Ruhestätten. Jahr für Jahr, in dem Maße, wie die Gräber sich aneinanderreihen, werden Gedenksteine ausgesetzt, aus den Materialien des Landes, bald groß und schön behauen von Künstlerhand, bald klein, schlicht und einfach in Form und Linie. Diese Denkmäler bedecken sich im Laufe der Jahre mit Algen, Flechten und Moosen, so wie es dem Substrat und den Gegebenheiten des Kleinklimas entspricht, und es wird von behördlicher Seite darüber gewacht, daß diese natürliche Entwicklung möglichst ungestört bleibe. Die feuchte Luft des Hochwaldes ist dem Wachstum dieser Kleinpflanzen förderlich, und so legt sich schon im Laufe weniger Jahre jene weiche, ausgleichende Patina auf die Grabmäler, die innerhalb kurzer Zeit Wald und Ruhestätten zu einer versöhnlichen, würdevollen Einheit heranwachsen läßt.

Im Waldfriedhof sehen wir Grabsteine, die seit 25 Jahren der Besiedelung offen standen. Manche von ihnen sind mit Moosen, andere mit Flechten oder mit Algen, wieder andere mit Vertretern zweier oder aller drei dieser Formenkreise über und über bedeckt. Manche anderen Steine von gleichem Alter erscheinen dem unbewaffneten Auge dagegen völlig vegetationslos. Aber auch viel jüngere Grabmäler tragen mehr oder weniger reiche epilithische Vegetation. Steine von nur zwei- bis dreijähriger Besiedelungsdauer können eine üppigere Algendecke tragen als Steine, die 20 und mehr Jahre früher ausgesetzt wurden.

Solche Unterschiede gilt es zu erklären. In ihnen treten die Eigenschaften, die das Substrat, seine Oberflächenbeschaffenheit und das lokale Klima auf die Vegetation ausüben, in Erscheinung. Wir haben sie, wenigstens teilweise, schon bei der Beschreibung der Vegetation

natürlicher Standorte kennen gelernt und wissen bereits, daß als für die Entwicklung einer Algen- bzw. Flechten- oder Moosvegetation von maßgebendem Einfluß sind : Benetzungsgrad, Belichtung, Material und Oberflächengestaltung des Substrats. Im Waldfriedhof tritt ihr Einfluß besonders klar hervor.

Für die Benetzung der Grabsteine im Waldfriedhof kommen außer der verhältnismäßig hohen Luftfeuchtigkeit im Hochwald und der Taubildung nur Regen, Schnee und Rieselwasser in Frage. Die höhern Benetzungsstufen 1—4, wie wir sie bei der Besprechung der Feuchtigkeitsverhältnisse im Morteratsch-Gebiet umschrieben, fehlen. Nur Stufe 5 der sog. « begünstigten Standorte » und die noch trockenere Stufe des Flechtenareals sind im Waldfriedhof verwirklicht. Die Benetzung des Gesteins erfolgt nur während Niederschlägen oder um soviel Zeit länger, als noch Wasser aus dem Laubdach der Waldbäume nachtropft. Die Gesteinsflächen in der Baumtraufe sind etwas mehr begünstigt als diejenigen außerhalb derselben, die nur das direkt auffallende Wasser empfangen. Die Unterschiede sind aber geringfügiger Natur. Einen gewissen Vorteil genießen auch die Stellen, an denen sich während der Niederschläge das Wasser ansammelt und in kleinen und kleinsten Bächlein über die Gesteinsflächen abrieselt. Namentlich größere Gedenksteine mit Skulpturen und Verzierungen weisen solche begünstigte Stellen auf. Dauernd benetzte Oberflächen fehlen im Waldfriedhof völlig.

Hieraus läßt sich bereits erwarten, daß auf dem Gestein Algen und Flechten sich den Platz streitig machen werden. Der Benetzungsgrad befindet sich ganz allgemein an jenem Grenzpunkt, an dem nach der trockeneren Seite hin Flechten, nach der feuchteren Seite hin dagegen Algen zur Entwicklung gelangen. Wir werden sehen, daß die tatsächlichen Vegetationsverhältnisse dies bestätigen.

Verschieden stark ist an den einzelnen Stellen im Waldfriedhof auch die *Belichtung*. Sie entspricht derjenigen eines Hochwaldes, in den einzelne kleinere Lichtungen geschlagen wurden. Demgemäß ist die Strahlung nirgends sehr stark. Mittlere und schwache Belichtung (die Stufen II und I) in allen Abstufungen herrschen vor.

Groß sind dagegen die Unterschiede zwischen den einzelnen Grabmälern hinsichtlich der Art des *Gesteins* und seiner Oberflächenbeschaffenheit. Silikatgesteine, Kalke, Marmore, Sandsteine und Kunststeine stehen stellenweise dicht nebeneinander, wenn auch aus ästhetischen Gründen die Zahl der zugelassenen Materialien beschränkt ist. Im einen Falle ist die *Oberfläche* rauh, im andern glatt, ja gelegentlich blank geschliffen.

Es würde zu weit führen, die Vegetation aller oder auch nur einer größeren Zahl der untersuchten Steine zu beschreiben und sie aus den

ökologischen Gegebenheiten heraus, unter denen sie heranwuchs, zu deuten. Hat man sich einmal die Mühe genommen, diese Vegetation in der Vielgestaltigkeit ihrer Erscheinungen zu betrachten und daraus die wesentlichen Züge herauszuarbeiten, so kann man diese überall wieder erkennen, und die Vielgestaltigkeit läßt sich auf eine verhältnismäßig kleine Zahl von Gesetzmäßigkeiten zurückführen, die sich nicht nur im Waldfriedhof, sondern auch an unzähligen anderen Orten im ganzen Lande wiederholen.

Beginnen wir die Besprechung der Vegetation dieser Gesteine bei den ältesten, 20—25 Jahre alten Grabmälern, die im nördlichen Teil des Friedhofes eine größere Gruppe bilden.

Einige unter ihnen stehen in der Regentraufe einer Gruppe von Buchen, also im Genusse verhältnismäßig hoher Luftfeuchtigkeit und des vom Laubdach der Bäume abrieselnden Wassers; andere werden nur vom direkt auffallenden Wasser benetzt. Auf allen diesen Grabsteinen wird die nach S exponierte Seite teilweise vom schräg einfallenden Sonnenlicht bestrahlt. Ihre Rückseiten stehen dagegen im lichtarmen Bereiche der Baumgruppe. Die Denkmäler bestehen aus grob behauenem Kalkstein, aus Sand- und Kunststein.

Die Vegetation dieser Gruppe von Grabmälern ist weitgehend verschieden. Die erstgenannten, in der Regentraufe stehenden Steine tragen auf ihrem Scheitel und auf den Horizontalflächen ihres Sockels einen üppigen, 1—3 cm dicken, dicht geschlossenen Moosteppich. Aber auch an den Steilflächen haften Moose, und zwar um so üppiger, je rauher die Oberfläche ist. Auf der S-exponierten Seite mischen sich unter die Moose flechtenähnliche Gebilde, sorediös-lepröse Anflüge; die im Schatten stehenden Rückseiten dagegen sind bedeckt von grünen Beständen von *Pleurococcus viridis*. Auf den mehr in der Mitte der Gruppe ausgesetzten, 20—25jährigen Grabmälern, die hinsichtlich der Benetzung weniger begünstigt sind, treten die Moose stark zurück. Sind da und dort die Scheitelflächen noch von ihnen bedeckt, so fehlen sie doch auf den Steilflächen ziemlich vollständig. An ihre Stellen treten Flechten und Algen.

Die ersteren bedecken die lichtreichsten Stellen, also namentlich S-exponierte Flächen, während die nach N exponierten Seiten, oft auf ihrer ganzen Fläche, einen sattgrünen oder rostroten Algenüberzug tragen. Ist aber ein hinsichtlich der Benetzung nicht begünstigter Stein (außerhalb der Baumtraufe) mit allen Flächen andauernd schwach belichtet, so nehmen die Algen von seiner gesamten Oberfläche Besitz. Flechten fehlen dort oder gelangen auch an den verhältnismäßig lichtreichsten Stellen nicht über das *Lepraria*-Stadium hinaus. Was wir an den von der Natur freigelegten Felswänden beobachteten, das tritt also

auch auf diesen künstlich geschaffenen Gesteinsflächen der Grabmäler in Erscheinung, nur viel deutlicher, weil größte und kleinste Verschiedenheiten der ökologischen Verhältnisse in allen Abstufungen hier auf kleinstem Raum, und darum leichter erfaßbar, nebeneinander verwirklicht sind.

Die Algenvegetation dieser Grabmäler läßt 3 Fazies erkennen :

1. Algenstreifen von dunkler Farbe, die in senkrechter Richtung an den Gesteinsflächen herablaufen. Sie bezeichnen die Abflußrinnen des Rieselwassers und entsprechen den Tintenstrichen der natürlichen Felswände. *Gloeocapsa sanguinea, Scytonema myochrous, Nostoc microscopicum* herrschen in dieser Vegetation vor. Gelegentlich sind einzellige Grünalgen beigemischt.

Solche « Tintenstriche » finden wir auf allen Gesteinsarten, sofern auf den Steinen genügend große Flächen vorhanden sind und die Form des Grabmals den Abfluß von Rieselwasser an bestimmten Stellen begünstigt. Diese Vegetation ist also auf einen — wenn auch in noch so geringem Maße — « begünstigten » Standort angewiesen (Tafel 18 a).

2. Andere Steine, auf denen solche Rieselwasserbahnen fehlen, sind der Standort von Grünalgen. Vor allem mehr oder weniger poröse Sand- und Kunststeine mit etwas rauhen Flächen tragen oft auf ihrer gesamten Oberfläche eine rostrote Vegetation einer *Trentepohlia*-Art. Will man der langzylindrischen Form ihrer Fadenzellen bei der Bestimmung die erste Bedeutung beimessen, so muß die Alge zu *Trentepohlia aurea* gestellt werden. Farbe und Habitus des Lagers deuten dagegen mehr nach *Tr. umbrina* hin. Unsere bisherigen Untersuchungen erlauben die definitive Einreihung noch nicht. Wird ein Grabmal aus Sand- oder Kunststein auf der einen Seite von nennenswerter Sonnenstrahlung getroffen, so fehlt dort diese Vegetation, während die Rückseite davon über und über bedeckt ist.

3. Härtere Gesteine mit weniger rauher Oberfläche, auf der Rieselwasserbahnen fehlen, zeigen sich im Schmucke einer Algenvegetation von grüner Farbe. Es handelt sich dabei wie auf der wenig besonnten Rückseite der zuerst genannten Grabmäler in der Baumtraufe um *Pleurococcus viridis,* dem *Coccomyxa-, Stichococcus-, Chlorella-* und *Cystococcus*-Arten beigemischt sind. Wie die *Trentepohlia*-Vegetation scheut diejenige von *Pleurococcus* und seinen Begleitern starkes Licht, und auf einem Stein, dessen Rückseite dicht grün gefärbt ist, kann auf der besonnten Seite jede Vegetation fehlen, oder Flechten können von ihr Besitz genommen haben. Die Erklärung dieser Algenvegetation bietet kaum Schwierigkeiten; in ihr wiederholen sich in allen wesentlichen Punkten die Gesetzmäßigkeiten, denen wir beim Studium der Felsvegetation begegneten : Die hier vertretenen Algen sind ausgespro-

chene Aerophyten, die Grünalgen namentlich solche trockener Wuchsorte; während die Blaualgen (*Gloeocapsa sanguinea* und ihre Begleiter) noch « begünstigte » Standorte beanspruchen (unter ihnen aber die letzte Stufe), genügen den Grünalgen direkt auffallende Niederschläge und die lokale Luftfeuchtigkeit. Die Chlorophyceen sind aber ungleich mehr lichtempfindlich als die Blaualgen und meiden deshalb besonnte Flächen. Vielleicht ist *Trentepohlia* fähig, mit noch geringerer Feuchtigkeit auszukommen als *Pleurococcus*; dagegen beansprucht jene eine rauhere Oberfläche, um sich auf dem Substrat festzusetzen. Findet sie günstige Haftplätze, so kann *Pleurococcus* gegen sie nicht aufkommen. Diese Alge ist darum auf glattere, lichtgeschütztere Flächen des Gesteins angewiesen. Den Moosen sagt die hohe Luftfeuchtigkeit und der durch die Baumtraufe begünstigte Standort besonders zu. Außer auf Horizontalflächen können sie sich aber auf dem Gestein nur festhalten, wenn seine Oberfläche in Vertiefungen, Löchern, Rissen usw. eine solide Verankerung ihrer Rhizoiden erlaubt.

Die Standortsverhältnisse, wie sie im vorigen für einen kleinen Ausschnitt des Waldfriedhofs geschildert wurden, wiederholen sich nun mit größeren und kleineren Variationen zu vielen Malen in der Anlage, und in entsprechender Weise kehrt auch eine gleiche oder wenig veränderte Moos-, Flechten- und Algenvegetation immer wieder.

Das besondere Interesse, das dem Waldfriedhof für unsere Untersuchungen zukommt, besteht darin, daß eine große Zahl von Grabmälern während verschieden langer Zeit der Besiedelung durch Algen und Flechten ausgesetzt waren. Seit dem Jahre 1918 gesellten sich Jahr für Jahr neue Steine zu den alten, so daß sich uns Gelegenheit bietet, die Entwicklung der epilithischen Vegetation aus ihren ersten Anfängen heraus zu verfolgen.

Betrachten wir nunmehr die jüngsten Stadien der Besiedelung. Auf Grabsteinen, die erst ein Jahr oder während noch kürzerer Zeit im Freien standen, treten, von bloßem Auge betrachtet, Spuren einer Vegetation kaum in Erscheinung. Sucht man aber mit geeigneter Methode die Oberfläche solcher Steine nach angewehten Keimen ab, so läßt sich ein reichhaltiges Material von Pilz- und Moossporen, Algen, Flechtensoredien und Samen höherer Pflanzen nachweisen. Solche Anflüge erfolgen vom ersten Tage an und bilden den Ausgangspunkt für das sich allmählich einstellende Pflanzenkleid des nackten Gesteins.

Unter den Grabmälern, die seit zwei Jahren im Freien stehen, lassen diejenigen mit grobkörniger Oberfläche, besonders Sand- und Kunststein, eine Vegetation bereits deutlich erkennen. Während die besonnten Flächen noch völlig « sauber » sind, zeigen die schwach belichteten

bereits jene dunklen Streifen, die die Abflußbahnen des Rieselwassers kennzeichnen. In ihnen lassen sich *Gloeocapsa* cf. *sanguinea* (Lager mit stahlblauen Hüllen), ferner *Nostoc microscopicum* reichlich nachweisen. Auch dünne, aber mit bloßem Auge deutlich sichtbare *Pleurococcus viridis*-Anflüge sind auf Kalk- und Sandstein bereits sichtbar. Auf Steinen mit glatter Oberfläche (Granit, Kalk, geschliffener Marmor) ist nach zwei Jahren noch keine Vegetation erkennbar. *Trentepohlia* erscheint in größeren Lagern auf Sandstein vom vierten Jahr an. Daß die Flechtenbildung sozusagen vom ersten Tage der Aussetzung an einsetzte, zeigen graue, runde Flecken lepröser Lager, die auf vierjährigen Grabmälern bereits Durchmesser von 1—2 cm aufweisen. Je länger ein Stein im Freien steht, um so dichter wird seine Epiphytendecke. Tafel 20 a zeigt einen solchen, der vor 11 Jahren ausgesetzt wurde und bereits deutliche, tintenstrichähnliche Algenstreifen von *Gloeocapsa* cf. *sanguinea* erkennen läßt. Aufschlußreich ist auch der auf Tafel 20 b abgebildete Grabstein, der im Jahre 1925, also 16 Jahre vor der Untersuchung ausgesetzt wurde und neben Moos-*Gloeocapsa*- und *Trentepohlia*-Rasen noch vegetationsfreie Flächen zeigt. Diese Verhältnisse lassen sich wie folgt erklären :

Die hohe Feuchtigkeit des Standortes begünstigt die Entwicklung einer Moosdecke auf Horizontalflächen. Aus ihr fließt Riesel- und etwas Sickerwasser ab, das der *Gloeocapsa*-Vegetation die Ansiedelung ermöglicht. Dem mittleren Teil der Vorderwand fehlt jeder Pflanzenwuchs. Der größere Teil des abfließenden Wassers wird in den Verzierungen am Kopf des Grabmals diesem Mittelstück der Vorderwand zugeleitet. Dort lockert das Wasser den Sandstein auf, löst das Bindemittel, das die einzelnen Sandkörnchen zusammenhält, heraus, so daß sich andauernd feine Gesteinsschüppchen von der Gesteinsoberfläche ablösen. Dadurch wird jede dauernde Besiedelung verhindert. Auf die Gesteinszersetzung durch Wasser und Vegetation werden wir später zurückkommen.

Der in Tafel 18 b wiedergegebene Grabstein stand während 24 Jahren im Freien; auf seiner besonnten Seite entwickelten sich während dieser Zeit lepröse Lager einer halb endo-, halb epilithischen Flechte von einem Durchmesser bis zu 7 cm. Auf der Kugel des in Tafel 19 a wiedergegebenen Steins folgt die Verteilung der Flechten ziemlich genau der größten Belichtungsintensität und klingt mit abnehmendem Lichtgenuß nach allen Seiten hin ab.

Es sind nun noch jene Steine zu berücksichtigen, die unter dem dichten Blätter- oder Nadeldach von Laub- und Nadelhölzern geborgen sind, die also nur bei starkem oder lang anhaltendem Regen und bei Taufall benetzt und höchstens im Winter von direktem Sonnenlicht beschienen werden. Solche Grabmäler zeigen auch nach 25 Jahren noch

eine sehr spärliche Vegetation. Moose siedeln sich gelegentlich auf Horizontalflächen und in Vertiefungen der Oberfläche an. Flechten fehlen. Für sie ist der Standort zu lichtarm. Auch *Trentepohlia* gelangt nicht zu üppiger Entwicklung. Am ehesten ist *Pleurococcus* befähigt, sich auf solchen Steinen anzusiedeln. Geringe Feuchtigkeit und ungenügender Lichtgenuß sind hier wohl die Faktoren, die der Vegetation vieler epilithischen Pflanzen eine Grenze setzen. Hier finden wir ökologische Verhältnisse, ähnlich denen von Gesteinsflächen unter überhängendem Fels oder Innenflächen von Grotten und Höhlen. Auch dort wird, wie wir weiter oben sahen, die Vegetation mit zunehmender Tiefe immer spärlicher.

b) Untersuchungen in andern Friedhöfen der Stadt Schaffhausen

Die Beobachtungen, die wir in den älteren Friedhöfen machen konnten, bestätigen und ergänzen die im Waldfriedhof gewonnenen Ergebnisse unserer Untersuchungen. Seitdem im Junkerfriedhof des Klosters zu Allerheiligen die alten Grabmäler bis auf wenige entfernt wurden, birgt der Friedhof auf dem Emmersberg die ältesten Grabstätten dieser Stadt, und noch im Jahre 1936 hatten wir Gelegenheit, dort Gedenksteine von einem Alter bis zu 100 Jahren auf unsere Fragen hin zu prüfen. Mittlerweile sind auch unter diesen Grabmälern die ältesten weggeräumt worden.

Dem Emmersberg-Friedhof fehlen größere Baumgruppen. Volles Sonnenlicht fällt auf die meisten Grabsteine, zwischen denen nur einzelne Bäume oder kleinere Gruppen von Zypressen, Fichten, Eiben und Thujen schattige Stellen schaffen. Die Luft ist darum trockener, die Belichtung und Erwärmung des Gesteins intensiver als im Waldfriedhof. Auch das Material, aus dem die Steine gearbeitet sind, und die Gestaltung der Oberfläche sind andere. Herrschen im Waldfriedhof Sandstein, Kalk- und Kunststein vor, so sind es im Emmersberg-Friedhof hauptsächlich Marmor und harte Gesteine ausländischer Herkunft, insbesondere Diabase, Granite usw. Die Flächen sind meist glatt behauen und vielfach spiegelglatt geschliffen, wie dies auf vielen anderen älteren Gottesäckern der Fall ist.

Diese Grabsteine zeigen darum auch eine andere Vegetation als diejenigen im Waldfriedhof. Moose sind auf ihnen verhältnismäßig selten. Die glatten Oberflächen und die Aridität des Substrats sind ihrer Ansiedelung feindlich. Nur in Verzierungen, Skulpturen von Ornamenten, Blumen-, Engelsfiguren u. dgl. finden Moose Ankerplätze für ihr Rhizoidensystem. Wo aber Vertiefungen und Risse vorhanden sind, da

haben sich überall im Laufe der Jahrzehnte schmächtige Moosräschen eingenistet.

Auf den 80—100 Jahre alten Steinen herrschen Flechten fast unumschränkt. Sie bedecken alle waagrechten und geneigten Flächen, oft so dicht, daß von der Gesteinsunterlage kaum mehr etwas zu sehen ist. Auch an den Steilwänden können sie üppige Bestände ausbilden, sofern jene rauh genug sind, um den Flechten eine Verankerung zu ermöglichen. Kleinste, von bloßem Auge kaum erkennbare Ritzen und Vertiefungen der Gesteinsoberfläche genügen, damit Flechten sich darin anzusiedeln und auf der glatteren Oberfläche auszubreiten vermögen. Junge, wenige Jahrzehnte alte Grabmäler aus weißem Marmor mit noch wenig angewitterter Oberfläche sind noch flechtenfrei, während Steine von höherm Alter (60—100 Jahre), die zu Anfang eine ebenso glatte Oberfläche besaßen wie jene, auf denen aber die Atmosphärilien ein feinstes Relief mit unzähligen, fast mikroskopischen Erhebungen und Vertiefungen, Ritzchen und Rißchen hervorbrachten, schon ziemlich reichen Flechtenwuchs tragen. Völlig moos- und flechtenfrei sind auch nach 60—100 Jahren noch blank geschliffene Diabase, Granite, Serpentine usw. Steht ein solches Grabmal nach allen Seiten hin frei, so ist es, obwohl 100 Jahre alt, « sauber », fast wie am ersten Tag, sofern es wenigstens der Verwitterung standhielt. Ist ein solcher Stein aber auf einer oder mehreren Flächen genügend beschattet, so finden wir auf diesen die grüne *Pleurococcus*-Vegetation, die wir auch im Waldfriedhof antrafen, während sie auf der besonnten Seite fehlt. Ist der Grabstein auf allen Seiten vor direkter Sonnenstrahlung geschützt, so können alle Flächen gleichmäßig im Schmucke der grünen Algendecke erscheinen.

Viele alte Grabmäler auf dem Emmersberg lehnen sich der etwa 3 m hohen Friedhofmauer dicht an, und ihre Kalk-, Marmor- oder Metalltafeln, die die Inschriften tragen, sind vielfach durch ein kleines Vordach vor Regen geschützt. Alle Teile solcher Grabmäler, die den Niederschlägen entzogen sind, sind vegetationsfrei, selbst wenn sie gegen 100 Jahre lang der Besiedelung durch niedere Pflanzen ausgesetzt waren. Wir sehen auch hier wieder einen Parallelfall zu jenen Felswänden, die unter überhängendem Gestein zurücktreten und keine Spur von Moosen, Flechten oder Algenwuchs erkennen lassen.

Im Friedhof auf der Steig liegen Verhältnisse vor, die teilweise denen des Waldfriedhofes, teilweise denjenigen des Emmersberg-Friedhofes gleichen. Die Gesetzmäßigkeiten in der Zusammensetzung der epilithischen Vegetation wiederholen sich hier in entsprechender Weise.

6. Kapitel

Die Gesteinsalgen als Gonidien im Flechtenthallus

Die Verpilzung von Algen führt zur Bildung von Flechten oder, falls die Umweltbedingungen nicht günstig genug sind, von flechtenähnlichen, leprösen Lagern. Die ersten Lichenisationsstadien von Grün- und Blaualgen haben wir bei der Besprechung der Algenvegetation zahlreicher Standorte vermerkt und z. T. beschrieben. Es bleibt uns noch die Aufgabe, uns mit den Endstadien dieser unter günstigen Umweltbedingungen vor sich gehenden Entwicklung eingehender zu beschäftigen.

Dabei gehen wir nicht von den Algen aus, sondern von den Flechten, und zwar von denjenigen, in denen die häufigsten Felsalgen als Gonidien enthalten sind. Zur Besprechung wählen wir Arten, die von den Lichenologen als solche allgemein anerkannt und die unter genauer Speziesbezeichnung in die Exsikkatenwerke und Herbarien aufgenommen worden sind.

Da es uns bisher nicht möglich war, alle Gruppen von Flechten, in denen typische Felsalgen als Gonidien vertreten sind, zu berücksichtigen, beschränken wir uns auf eine einzige solche Gruppe, und zwar auf diejenige, in der *Gloeocapsa*-Gonidien vorkommen.

Zur Untersuchung gelangten sämtliche Materialien, die uns im Herbarium des Institutes für spezielle Botanik der ETH in etwa 60 Belegen zur Verfügung standen.

a) Flechten mit *Gloeocapsa* als Gonidienalge

Zahlbruckner und andere führende Flechtensystematiker der neueren Zeit fassen die Arten, die aus der Verpilzung von *Gloeocapsa, Xanthocapsa* und *Chroococcus* hervorgehen, zusammen in der Familie der *Pyrenopsidaceae,* einem morphologisch weitgehend einheitlichen Formenkreis von Flechten mit meist einfachem, homöomerem oder seltener heteromerem Thallusbau. Sie bewohnen hauptsächlich das nackte, saure und alkalische Gestein; seltener finden wir sie in Moosrasen.

In den früheren Kapiteln der vorliegenden Arbeit haben wir gesehen, daß die *Gloeocapsa*-Arten mit gelben Hüllen mit gutem Recht in einer systematischen Einheit vereinigt und von den rot- bzw. violetthülligen Artengruppen abgetrennt werden können.

Die neueren Algologen stellen sie in der Untergattung *Chrysocapsa* zusammen, während Nägeli für sie die Gattung *Xanthocapsa* geschaffen hatte. Die Lichenologen behielten diese letztere Bezeichnung, *Xanthocapsa,* bis heute bei. Die von den einen Autoren als *Chrysocapsa* und von den anderen als *Xanthocapsa* bezeichneten Formenkreise der Blaualgen decken sich aber vollkommen.

Gloeocapsa umfaßt also bei den Lichenologen nur die rothülligen Formen. Von violetthülligen ist bei Zahlbruckner und anderen Autoren nicht die Rede; dagegen werden bei der Artbeschreibung wiederholt Gonidien mit ausgesprochen schwach gefärbten oder farblosen Hüllen im Innern des Flechtenkörpers erwähnt. Solche Gonidien müßten von den Algologen in der Untergattung *Hyalocapsa* untergebracht werden.

Für *Pyrenopsidium* und *Phylliscum* wird als Gonidienalge *Chroococcus* angegeben : « Große, blaugrüne Zellen, größer als diejenigen der anderen Typen *(Gloeocapsa* und *Xanthocapsa),* einzeln oder zu zweien liegend und von einer dicken, am Rande des Lagers mitunter rötlich gefärbten Gallerthülle umschlossen. »

Wir wollen nun einige dieser Flechten, die wir namentlich mit Hinsicht auf unsere, in den vorstehenden Kapiteln dargelegten Probleme und Auffassungen prüften, kurz besprechen.

1. Flechten mit rot- bzw. violetthülliger Gloeocapsa als Gonidienalge

a) Die Gattung Pyrenopsis

Unser Flechtenherbarium enthält von dieser Gattung 13 Belege, die 9 Arten umfassen. Wir führen sie im folgenden an mit der wortgetreuen Anschrift (und mitsamt den Druckfehlern), die wir auf den gedruckten und handgeschriebenen Herbaretiketten vorfinden. Die meisten der zu besprechenden Proben entstammen bekannten Exsikkatenwerken, die an viele Herbarien verteilt wurden, die also zur Nachprüfung unserer Befunde dort vorliegen.

Nr. 1 : *Pyrenopsis sanguinea* Anzi, Neosymb. N. 2. ad rupes serpentinicas apricas supra Bormium (Campello) 1500 m supra mare; raro fructifera. Nr. 474.

Die Flechte zeigt einen gallertigen, krustigen Thallus, der ausschließlich rothüllige *Gloeocapsa sanguinea* als Gonidienalge enthält. Zwischen und unter ihren Lagern bedecken Kolonien der pilzfreien Alge den Stein. Vom Flechtenkörper zugedeckt, sind sie gegen starke Besonnung und Austrocknung geschützt; liegen sie aber zwischen den Flechtenlagern, so stehen sie unter der Einwirkung der ungeschwächten Lichtstrahlung. In Übereinstimmung mit diesen ökologischen Verhältnissen zeigen die lichtgeschützten, freien Algenlager mittelweite, schwach pigmentierte, oft sogar völlig pigmentfreie und ungeschichtete Hüllen (st. *Aphanocapsa*); bei den dem Lichte ausgesetzten Thalli dagegen sind sie tief rot, oft geschichtet und stets eng anliegend (st. *magma* und st. *perdurans).*

Daß am Wuchsort unseres Materials Algen und Flechten gleichzeitig reichlich vorkommen, ergibt sich aus den ökologischen Verhältnissen, insbesondere dem starken Lichtgenuß und dem verhältnismäßig hohen Benetzungsgrad, der zwischen unsern Stufen 5 und 6 liegt.

Die rote Färbung der Gallerthüllen steht ebenfalls in Übereinstimmung mit dem Serpentin-Substrat, auf dem unser Material heranwuchs. Dieser aus Italien stammende Herbarbelag bestätigt also in allen Teilen die Allgemeingültigkeit der hinsichtlich der verschiedenartigen Ausbildungsweise der *Gloeocapsa*-Lager in unserm Untersuchungsgebiet gewonnenen Anschauungen.

Es ist nun interessant, zu sehen, daß sich die im Flechtenthallus eingeschlossenen Algen genau gleich verhalten wie im pilzfreien Zustande. Unmittelbar unter seiner Oberfläche, also an den dem Licht am meisten ausgesetzten Stellen, sind die Hüllen der Gonidienalgen intensiv rot gefärbt, eng anliegend, zäh und bisweilen sehr deutlich geschichtet. Je tiefer sie dagegen im Thallus liegen, je mehr also das Licht, das sie erhalten, in den peripheren Schichten geschwächt wurde, um so mehr nimmt auch die Intensität der Hüllenfärbung ab, und schließlich sind, zuinnerst, die Hüllen völlig farblos und gleichzeitig homogen, das heißt nicht geschichtet.

Was also die Färbung, Weite und Schichtung der Hüllen anbetrifft, so zeigt *Gloeocapsa sanguinea* im Flechtenthallus dieselbe Variabilität, also dieselbe Abhängigkeit von den Lebensbedingungen wie im freien Zustande. Im Hyphengeflecht des Flechtenpilzes befindet sich die Alge in einer Art Reinkultur, die sich unter weitgehend kontrollierbaren ökologischen Verhältnissen entwickelte.

Wenn uns bisher die künstliche Kultur von *Gloeocapsa sanguinea* nicht in befriedigender Weise gelang, der Experimentalbeweis für die Abhängigkeit der Variabilität von den Außenbedingungen in vitro also noch nicht geführt werden konnte, so liefert die Flechte diesen Beweis in eindeutiger Weise, mit andern Worten : im Verhalten der *Gloeocapsa sanguinea* innerhalb des Flechtenthallus liegt der Beweis für die Richtigkeit unserer diesbezüglichen, aus dem Verhalten freier Algen abgeleiteten Anschauungen.

Gehen wir einmal in der Betrachtung der Flechtenbiologie von den freien Algen aus und nehmen die Abhängigkeit der Färbungsintensität und Schichtung der Hüllen von den Außenbedingungen als erwiesen an, so lehrt uns das Verhalten der Gonidienalgen, daß in den äußersten Schichten des Flechtenthallus, insbesondere in der Rinde und der peripheren Zone der Gonidienschicht, das einfallende Licht zum großen Teil

absorbiert (zum Teil auch reflektiert) wird und stark geschwächt nach den tieferen Schichten des Thallus eindringt. Hierin können wir eine Erklärung finden für die Tatsache, daß sich auf dem sonndurchglühten Gestein eine reiche Vegetation von Flechten mit Grünalgen (*Cystococcus, Pleurococcus, Coccomyxa, Coccobotrys* usw.) als Gonidien zu entwickeln vermag. In den früheren Kapiteln haben wir ja gesehen, daß die genannten Grünalgen, für sich allein lebend, ausgesprochene Schattenpflanzen sind, die vom direkten Sonnenlicht geschädigt werden und darum sozusagen nie (eine Ausnahme bildet höchstens *Trentepohlia Jolithus)* an trockenen und gleichzeitig vom direkten Sonnenlicht beschienenen Standorten angetroffen werden. Dank der Filterwirkung, die die Rinde der Flechte und die äußerste Zone der Gonidienschicht auf das einfallende Licht ausüben, sind die gegenüber dem Sonnenlicht so hochempfindlichen Grünalgen wirksam geschützt.

Ein weiterer Herbarbeleg derselben Flechtenart trägt die Anschrift:

Nr. 2: *Pyrenopsis sanguinea* Anzi Neos. p. 1 exs. 474 Nyl. Flora 1881 p. 183, Forsell Gloeolich. p. 49.
An einer Rhonglimmerschiefergruppe zwischen Finkenberg und dem Brunnhause in Tyrol 3. Aug. 1887. Arnold.

In dieser, aus dem Tirol stammenden Probe ist die Lichenisation etwas weiter fortgeschritten als in der Probe Nr. 1. Die Flechtenlager zeigen eine größere Konstanz in der Form; die Fruchtbildung ist üppiger. Offenbar sind also die Entwicklungsbedingungen für die Flechtenbildung günstiger als in der Probe Nr. 1; der Benetzungsgrad des Wuchsortes muß nach der Seite höherer Trockenheit hin verschoben sein. Dementsprechend müssen die Lebensbedingungen für die freien Algen ungünstiger sein. In der Tat treten die Lager unverpilzter Algen im Material sehr stark zurück. An beinahe allen *Gloeocapsa*-Kolonien lassen sich mehr oder weniger weit fortgeschrittene Verpilzungen nachweisen. *Gloeocapsa Kützingiana* tritt besonders stark in den Hintergrund, dagegen ist *Stigonema minutum* reichlicher vertreten.

Die Ausbildung der vorhandenen Lager freier Algen ist dieselbe wie in der erstgenannten Probe: die Hüllen sind eng, zähe, teilweise geschichtet und stets intensiv rot gefärbt. Dies entspricht wiederum in jeder Hinsicht den ökologischen Gegebenheiten des Wuchsortes. Auch ohne die Reaktion des Wassers gemessen zu haben, das dieses Substrat am Standort benetzte, können wir mit Sicherheit annehmen, daß sie sauer sein muß, denn sonst würde *Stigonema* in der Probe sicher nicht vertreten sein.

Im Innern des Flechtenthallus liegen die Gonidienalgen in denselben Zuständen vor wie in Probe Nr. 1: intensiv gefärbte Hüllen der Goni-

dienalgen in den peripheren Schichten des Flechtenkörpers, farblose Hüllen dagegen in größerer Tiefe desselben.

Sieben weitere Proben tragen die folgenden Anschriften :

Nr. 3 : *Pyrenopsis fuliginosa* Nyl. Nr. 103 Herb. Lichenum Fennise, fasc. III (1875). In Tavastia, Evo, supra latus rupis graniticae, 1000 aprico, aqua pluviali irrigato. leg. J. P. Norrlin 1874.

Nr. 4 : *Pyrenopsis haemalea* Sommf. Ad Hadrelo Nordlandia, Norvegia. J. Norman.

Nr. 5 : *Pyrenopsis Haematopsis* Smf. Svaetoinos, Lapponis orientales in N. I. Fellmann Lichenes arctici collecti estate 1863.

Nr. 6 : *Pyrenopsis grumulifera* Nyl. in Herbarium lichenum Fenniae Fasc. III 1875. In Karelia Ladogansi Kirjavalaks supra latera aprica rupis graniticae et Micaceo. schistosae. leg. J. P. Norrlin 1874.

Nr. 7 : *Pyrenopsis granitina* Smrflt. in rupibus micaceo schistosis infra Snjärrak Lapponiae Lulensis 1871 legit P. J. Hellbom.

Nr. 8 : Dieselbe Art : Funnesdalen et ad pagum Wallurne Herjedaliae. Un. itin. cr. 1867 (69).

Nr. 9 : Dieselbe Art : Kola, Lapponia orientalis. N. J. Fellmann, Lichenes arctici collecti aestate 1863.

In allen diesen Belegstücken wiederholen sich bis ins Einzelne die für die Proben 1 und 2 beschriebenen Verhältnisse.

Nr. 10 : *Pyrenopsis grumulifera* Nyl. Sack.

Diese Probe enthält die Vegetation eines verhältnismäßig nassen Wuchsortes. Die freien *Gloeocapsa sanguinea*-Kolonien dominieren, und nur wenige kleine Flechtenlager sind zwischen ihnen eingestreut. Die Variabilität in der Ausbildung der freien Algen tritt in diesem Material besonders deutlich in Erscheinung; entsprechend dem höheren Benetzungsgrad des Standortes sind die Hüllen weiter und weicher als in den Proben Nrn. 1—9. Die Algen müssen unter gemäßigter Belichtung herangewachsen sein, denn neben Lagern mit intensiv gefärbten und deutlich geschichteten Hüllen liegen auch solche vor mit schwach pigmentierter Gallerte, in der eine Schichtung kaum zu erkennen ist.

Nr. 11 : *Pyrenopsis fuliginoides* Rehm nov. sp. Hyéres, leg. A. Metzler.

In diesem Material liegen Flechten und freie Algen vermischt vor. Unter den letzteren sind nur vertreten : *Gloeocapsa sanguinea* und *Gl. Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*), unter den ersteren ebenfalls nur zweierlei Lager, nämlich Flechten mit rothülliger und solche mit gelbhülliger *Gloeocapsa* als Gonidienalgen. Unsere Probe enthält also diese beiden Algen das eine Mal im freien, das andere Mal im lichenisierten

Zustande. Die gleichen ökologischen Verhältnisse, die zur Verpilzung der einen Art führten, verursachten auch die Verpilzung der andern. Beiderlei Flechtenlager unterscheiden sich nur durch den Besitz zweier verschiedener Gonidienalgen voneinander; äußerer und innerer Aufbau sind dieselben. Im einen Falle müssen sie zur Gattung *Pyrenopsis* (mit *Gloeocapsa sanguinea* als Gonidie), im andern Falle zur Gattung *Psorotichia* (mit *Gloeocapsa Kützingiana*) gestellt werden.

Nr. 12 : *Pyrenopsis foederata* Nyl. Nr. 51. Pyren. Orient. Collioure 4. Jul. 1872. W. Nylander.

In diesem Belegstück wiederholen sich die für Nr. 11 beschriebenen Verhältnisse.

Nr. 13 : *Pyrenopsis leprosa* Anzi Analecta N. 3. Ad rupes calcareo-marnosas declives, et fere verticales, insolatas, et aqua pluviali irrigatas prope Novum-Comum (S. Croce).

Die Probe enthält Lager freier *Gloeocapsa sanguinea,* deren Hüllen, entsprechend dem basischen Substrat, violett gefärbt sind, ferner *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*). Daneben liegen Flechten vor, deren Gonidienalgen aber nicht, wie dies gemäß der Zuordnung zur Gattung Pyrenopsis der Fall sein sollte, zu *Gloeocapsa sanguinea,* sondern zu *Gl. Kützingiana (Xanthocapsa)* gehören. Solche Flechten werden von den Lichenologen in anderen Gattungen (*Gonohymenia, Psorotichia, Forssellia* usw.) zusammengefaßt. Das vorliegende Flechtenmaterial erwies sich also als unrichtig bestimmt.

b) Die Gattung Synalissa E. Fr.

In dem zur Durchsicht ausgewählten Herbarium liegt die Flechtengattung *Synalissa* in sechs Belegen vor, die vier Arten umfassen. Der für unsere Betrachtungen wesentliche Teil der Gattungsdiagnose (Zahlbruckner in Engler und Prantl. Bd. *Lichenes,* S. 155) lautet : « Lager strauchig, aufrecht, verzweigt, mit zylindrischen bis keulenförmigen, einfachen oder knotigen bis korallinischen Ästen, mit Rhizoiden an die Unterlage befestigt, ungeschichtet, aus *Gloeocapsa*-Gonidien, welche im zentralen oder basalen Teile des Lagers fehlen können, und aus zumeist spärlich verästelten Hyphen zusammengesetzt » usw.

Der wesentliche Unterschied gegenüber der Gattung *Pyrenopsis* liegt also in der Höherentwicklung des Thallus zu strauchigen Lagern; die Gonidien sind hier wie dort dieselben. Wir haben auch aus dieser Gattung mit Hinsicht auf das Gonidienproblem sämtliche vorhandenen Belegstücke geprüft. Dies hat deshalb ein besonderes Interesse, weil manche *Synalissa*-Arten saures, andere basisches Gestein und wieder andere Moosrasen bewohnen.

α) Wuchsorte auf saurem Gestein

Nr. 14 : *Synalissa phylliscina* Juck (?). ad saxa granitica Bedford 'Massachusets. leg. Dr. St.

In einem dichten Bestand pilzfreier *Gloeocapsa sanguinea* sind Flechtenlager eingestreut. Die ersteren zeigen alle Merkmale, wie wir sie von einem auf stark besonntem sauren Substrat gewachsenen Material erwarten; Lager mit intensiv rot pigmentierten, zähen und eng anliegenden Hüllen. Im entsprechenden Zustande liegen auch die lichenisierten, also im Flechtenlager eingeschlossenen Algen vor mit zähen, engen, in der peripheren Schicht tief rot gefärbten, in den tieferen Thallusschichten dagegen völlig farblosen Hüllen.

β) Wuchsorte auf Moosrasen

Zwei diesbezügliche Herbarbelege tragen die Anschrift :

Nr. 15 : *Synalissa Acharii* Fries. H e p p E. Fl. Nr. 89. Baden, in Moosrasen, leg. C. C r a m e r.

Nr. 16 : *Synalissa Acharii* Fries. H e p p E. Fl. Nr. 89. Baden, am Stein, leg. Dr. H e p p.

Sowohl die reichlich vorhandenen unverpilzten Algenlager als auch die Gonidienalgen zeigen alle Merkmale typischer, auf saurem Substrat gewachsener *Gloeocapsa sanguinea.* Wohl wurzeln die Moose in dünner Bodenschicht auf Kalk. Die Kalkunterlage vermag hier aber auf die Hüllenfärbung keinen entscheidenden Einfluß auszuüben, denn das Wasser, das nach Niederschlägen und bei Taubildung im Blattwerk der Moosrasen zurückgehalten wird, steht ja mit dem Gestein nicht oder doch nur in loser Berührung und zeigt im allgemeinen eine Reaktion unter pH 6,5.

γ) Wuchsorte auf alkalischem Gestein

Nr. 17 : Anzi, Lich. exsicc. minus rari Italiae superioris. Nr. 1 *Synalissa ramulosa* (Hoffm.) Körb. Anzi, Catal. N. 3

a) ad rupes calcareas, intermixta psorae luridae, in montibus et alpibus Bormiensibus, Anzi,

b) ad rupes cacareas in collibus Euganeis (A'bano) et ad radices montis Baldi (Brentino), Massal.

Die bisher besprochenen Materialien stammten mit Ausnahme der Nrn. 15 und 16 aus dem Gebiet des Silikat-, also des sauren Gesteins. Als uns nun in Nr. 17 eine auf nacktem Kalkstein gewachsene Probe in die Hände kam, da waren wir auf das höchste gespannt, zu sehen, ob, wie dies nach unseren Auffassungen erwartet werden mußte, die Gonidienalge, die von den Lichenologen zu *Gloeocapsa sanguinea* gestellt worden

war, auch wirklich mit violetter und nicht, wie in den bisher besprochenen Belegen, in roter Hüllenfärbung vorläge.

In der Probe *a)* liegen reichlich freie Lager von *Gloeocapsa sanguinea* vor, und zwar sind ihre Hüllen intensiv violett gefärbt, ziemlich weit und geschichtet, also so, wie wir dies erwarteten. Daneben ist, ebenfalls ziemlich reichlich, *Nostoc microscopicum* vorhanden. Diese beiden Algen zeigen nun überdies alle Stadien, die von den ersten Anfängen der Verpilzung bis zu gut ausgebildeten, fruchtenden Flechten führen. Und wiederum, wie dies erwartet wurde : die im Flechtenthallus eingeschlossenen *Gloeocapsa*-Lager erscheinen mit violetten Hüllen, intensiv gefärbt und geschichtet an der dem Licht zugekehrten Oberfläche des Flechtenkörpers und mit abnehmender und schließlich fehlender Hüllenfärbung im Innern des Thallus.

In der Probe *b)* liegen Flechtenlager vor, die *Gloeocapsa*-Gonidien mit gelben Hüllen enthalten. Sie dürfen darum nicht zu *Synalissa* gestellt werden, sondern müssen einer andern, *Xanthocapsa*-Gonidien führenden Flechtengattung zugeordnet werden.

Nr. 18 : *Synalissa ramulosa,* gesammelt in Lugano, bestimmt von C. Mereschkowski, 1919.

Auch in diesem Flechtenmaterial zeigen die Gonidien violette Hüllenfärbung; die chemische Natur des Substrates ist leider nicht angegeben und aus dem Material auch nicht erkennbar.

Nr. 19 : *Synalissa ramulosa* Fr. Mass. in Flora 1856 Nr. 14. Anzi : Lichenes rariores veneti. Ex. herb. Massal. ad rupes calcareas in prov. Veronesi (Serbano) leg. Mass.

Die Gesteinsunterlage besteht aus porösem Kalktuff mit Höhlungen, Löchern und Gängen, aber auch, namentlich an der Oberfläche, mit glatten, dem Lichte zugekehrten Flächen. Die Vertiefungen sind ausgekleidet von pilzfreien Algen : *Gloeocapsa sanguinea,* von denen die einen Lager rot gefärbte, andere violett gefärbte und wieder andere farblose Hüllen besitzen. Diese sind eng (st. *magma*) oder weit (st. *fam. lam.*), je nach der oberflächlichen oder tieferen Lage der Lager im Substrat. *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*) ist in Einzelzellen oder wenigzelligen Kolonien reichlich beigemischt.

Die glattere, der direkten Besonnung ausgesetzte Gesteinsoberfläche ist dagegen hauptsächlich von Flechten besetzt. Die in ihnen enthaltenen Gonidien gehören den beiden vorerwähnten Algenarten an. Wie die freie *Gloeocapsa sanguinea* sowohl in rot- als auch in violetthülligen Formen vorliegt, so zeigen auch die Gonidienalgen im Flechtenkörper im einen Falle rote, im andern Falle violette Hüllen.

Auch in diesem Material sind zweierlei Flechtenlager vermischt; neben denjenigen, die *Gloeocapsa sanguinea* als Gonidienalge führen, sind solche, die aus pilzumsponnener *Gloeocapsa Kützingiana* bestehen. Die Flechtenlager gleichen einander, abgesehen vom Gonidientypus, durchaus. Diejenigen mit gelbhülligen Gonidien müssen aber gemäß der Flechtensystematik von der Gattung *Synalissa* ausgeschlossen und in einem andern Genus untergebracht werden.

Wir sehen in diesem Material *Gloeocapsa sanguinea* in besonderer Vielgestaltigkeit. Dies betrifft sowohl die Art und Intensität der Pigmentierung der Hüllen als auch ihre Weite und Schichtung. Daß Lager mit roten und solche mit violetten Hüllen gleichzeitig vorhanden sind, kann dadurch erklärt werden, daß die Reaktion des den Wuchsort benetzenden Wassers dem Umschlagpunkt des Gloeocapsins nahe, also im Bereiche von pH ca. 6,5 liegen muß.

II. Flechten mit « Chroococcus » als Gonidienalge

c) Die Gattung Phylliscum Nyl.

Die Gattungen *Pyrenopsidium* und *Phylliscum* bilden innerhalb der Familie der Pyrenopsidaceen eine Gruppe, die durch den Besitz von *Chroococcus*-Gonidien gekennzeichnet sein soll. In der erstgenannten Gattung gelangen krustenförmige, in der letzteren dagegen blattartige Lager zur Entwicklung.

Treten wir mit den Erfahrungen über die Biologie der Blaualgen, wie sie in den vorstehenden Kapiteln dargestellt wurden, an die Gonidienfrage dieser Flechten heran, so setzt uns die Angabe, daß in Flechten extrem trockener Wuchsorte *Chroococcus*-Gonidien vorliegen, zunächst etwas in Erstaunen. *Chroococcus* ist eine Alge, die, von Pilzen frei, an trockenen und gleichzeitig stark besonnten Stellen des Gesteins umsonst gesucht wird. Dieser Alge begegneten wir dagegen an andauernd nassen oder doch feuchten und meist sonngeschützten Standorten. Die ökologischen Verhältnisse, die die Ausbildung eines *Chroococcus*-Bestandes begünstigen, sollten also nach unseren Erfahrungen die Entwicklung von Flechten eher ausschließen.

Was lehren uns nun die verschiedenen untersuchten Herbarbelege?

Nr. 20: *Phylliscum endocarpoides* Nyl. syn. p. 137, Th. Fries Arot. p. 289; comp. Forssell Gloeolich. 1885, p. 62. An einer Syenitwand auf der Höhe der Margola bei Predazzo in Südtirol, 27. Juli 1885. Arnold.

Hatten wir in allen bisher beschriebenen Belegstücken freie Algen vom Typus der Gonidien mehr oder weniger reichlich den Flechten gleichzeitig beigemischt vorgefunden, so zeigt die Durchsicht der Probe

Nr. 20, daß neben der « *Chroococcus* »-führenden Flechte wohl freie *Gloeocapsa sanguinea*-Lager reichlich vorliegen, daß *Chroococcus* in unverpilztem Zustande aber vollkommen fehlt.

Die Gonidien stellen meist Einzelzellen von kugeliger oder ovaler Form dar und sind auffallend groß (10—15 μ im Durchmesser). Sie liegen in einer meist homogenen Gallerthülle. Diese ist unmittelbar unter der Rindenschicht des Flechtenlagers intensiv rot gefärbt und stellenweise geschichtet. Nach den tiefer gelegenen Thallusstellen zu nimmt die Intensität der Färbung rasch ab und verschwindet in der Gonidienschicht der zentralen Teile des Flechtenlagers vollständig. Hinsichtlich der Hüllenfärbung verhalten sich diese Gonidien also genau wie diejenigen der Gattungen *Synalissa* und *Pyrenopsis*. Auch der Farbumschlag von Rot nach Violett erfolgt bei Zusatz von NaOH augenblicklich, was beweist, daß Gloeocapsin in den Lagerhüllen der Gonidienalge enthalten ist.

Aber in Form und Größe unterscheidet sich diese von den typischen *Gloeocapsa sanguinea*-Gonidien der Flechtengattungen *Pyrenopsis*, *Synalissa* usw.; doch stimmt sie in diesen Merkmalen auch mit freien *Chroococcus*-Zellen, wie wir sie auf überrieseltem Gestein oder im stehenden Wasser kennen, nicht vollkommen überein. Es stellt sich also die Frage, ob die Gonidienalgen von *Phylliscum* wirklich zu *Chroococcus* gestellt werden dürfen.

Unter sämtlichen *Chroococcus*-Arten ist uns keine einzige bekannt, deren Gallerthüllen rot oder violett pigmentiert wären oder die auf Zusatz von Salzsäure bzw. Natronlauge einen Farbumschlag zeigen würden. Nach unseren heutigen Kenntnissen fehlt also der Gattung *Chroococcus* der Besitz des Hüllenfarbstoffs Gloeocapsin vollständig. Die Identifizierung mit einer der bekannten Arten aus diesem Formenkreis wäre damit vorläufig unmöglich.

Wir zogen noch weitere Materialien derselben Flechtenart, die in unserem Herbarium vorlagen, zum Vergleich heran :

Nr. 21 : H. L o j k a : Lichenotheca Universalis, fasc. IV, 1886, Nr. 151. In parietibus rupium graniticarum circa Trondjem in Norvegia, 1886. Dr. K i n d t.

Diese aus Norwegen stammende Probe zeigt in allen wesentlichen Punkten dasselbe Bild wie Nr. 21. Auch hier ist die Granit-Unterlage neben Flechtenlagern mit Kolonien freier *Gloeocapsa sanguinea* dicht bedeckt. Auch hier fehlen pilzfreie *Chroococcus*-Zellen vollkommen.

Nr. 22 : *Phylliscum endocarpoides* Nyl., var. *compositum* Nyl. In Lapponia Kemensi, Kätkesuante, supra latus rupis praeruptum, irroratum, boream versus situm.

Legit J. P. N o r r l i n, 1867.

In diesem Material fehlen freie Algenlager jeder Art. Offenbar stammt es von einem extrem trockenen Standort, an dem die Gonidienalge nur unter dem Schutze, den ihr ihr Pilzpartner gewährt, zur Entwicklung gelangt. In keiner der untersuchten Proben sind auch nur Spuren unverpilzter *Chroococcus*-Lager zu finden.

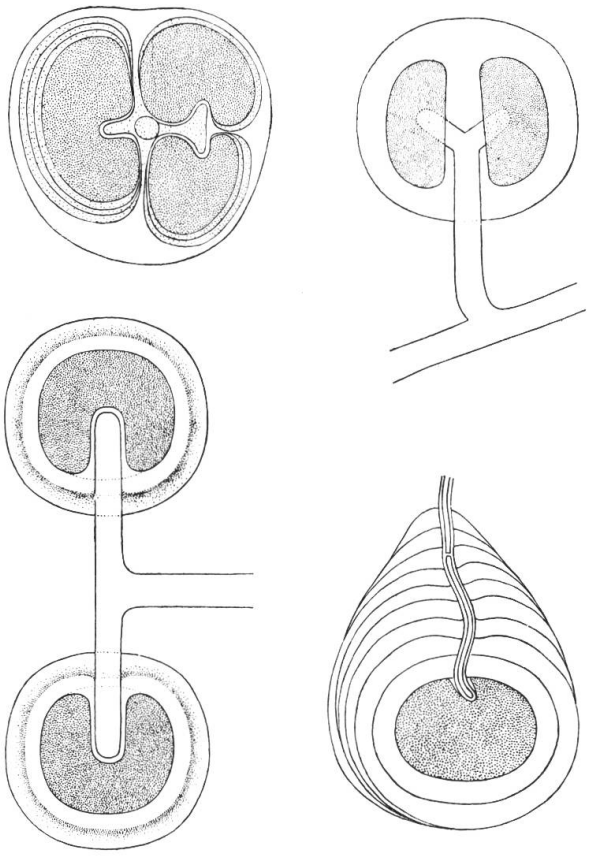


Abb. 42
Phylliscum endocarpoides, var. *compositum* Nyl. Verschiedene Stadien der Verpilzung von «Chroococcus»-Zellen; z. T. leicht schematisiert; Vergr. ca. 100

Ernsthafte Zweifel an dem Vorhandensein wirklicher *Chroococcus*-Gonidien in der in Frage stehenden Flechte lassen sich also nicht von der Hand weisen. Trotz der ungewohnten Zellform ist man geneigt, diese Gonidien mit *Gloeocapsa sanguinea,* oder falls hiefür der Beweis nicht erbracht werden kann, mit einer anderen, bisher übersehenen *Gloeocapsa*-Art zu identifizieren.

Es fehlt nun nicht an Erscheinungen, die einen solchen Versuch legitimieren, d. h. die abnorme Größe unserer *Phylliscum*-Gonidienzellen und ihre auffallend dicke und dichte Gallerthülle bis zu einem gewissen Grade verständlich werden lassen. Wir wollen im folgenden diesen Versuch unternehmen, sind uns dabei aber wohl bewußt, daß es sich um den V e r s u c h einer Erklärung, nicht aber um eine Beweisführung handelt.

Bei der Beschreibung der ersten Lichenisationsstadien von Felsalgen am Rande von Tintenstrichen konnten wir immer auf eine starke Volu-

menvergrößerung der befallenen gegenüber den nichtbefallenen Zellen hinweisen. Der Flechtenpilz übt also einen ausgesprochen morphogenen Reiz auf die von ihm erfaßten Algen aus, der sich (sofern die Zellen nicht abgetötet werden) immer in einer Größenzunahme äußert. Dies tritt aber nicht nur in den ersten Anfängen der Verpilzung, sondern

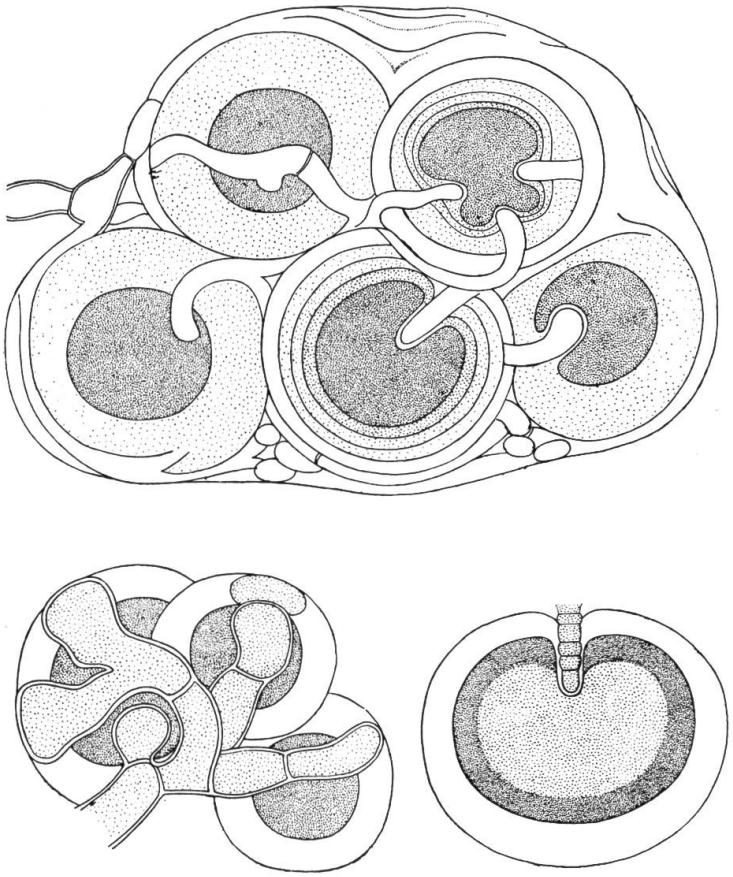


Abb. 43
Verschiedene Stadien der Lichenisation von «Chroococcus»-Zellen. Aus Herbarmaterialien. Vergr. ca. 1000

auch in wohlausgebildeten Flechten in Erscheinung. Auch in ihnen können die Zellen von *Gloeocapsa sanguinea, Gl. Kützingiana, Nostoc microscopicum, Stigonema minutum,* um nur die am besten untersuchten Fälle zu nennen, eine Vergrößerung von mehr als dem doppelten Durchmesser im Vergleich zu den Zellen pilzfreier Lager erreichen, so daß die Art der vorliegenden Gonidienalge kaum mehr zu erkennen ist. Die auffallende Größe der Gonidienzellen von *Phylliscum endocarpoides* würde für sich allein uns also nicht daran hindern, jene als *Gloeocapsa sanguinea* zu bezeichnen. Auffallend ist aber, daß in den untersuchten Flechtenlagern fast keine für die genannte Alge so charakteristischen mehrzelligen Kolonien, sondern in überwiegender Mehrzahl nur Einzelzellen mit dicken Gallerthüllen vorliegen. Dies ergibt im Thallusquerschnitt ein etwas anderes Bild, als wir es bei den besprochenen Arten der Gattungen *Pyrenopsis* und *Synalissa* vorfanden. Dieser Unterschied

im Habitus des Flechtenkörpers ist also den Lichenologen nicht entgangen.

Nun sind in unseren Flechtenmaterialien nicht nur die Gallerthüllen der Gonidienalgen auffallend dick und fest. Auch die Wandungen der Pilzhyphen, die in sie eindringen und sie umspinnen, fallen durch außergewöhnliche Dicke auf. Vielfach ist der Durchmesser des Lumens weit geringer als die Wanddicke des Pilzfadens, was durch Färbung mit Baumwollblau leicht sichtbar gemacht werden kann. Ob zwischen diesen bei Gonidienalgen und Pilzhyphen gleichlaufenden Erscheinungen ein Zusammenhang besteht, wissen wir vorläufig nicht. Dagegen dürfen wir wohl die Möglichkeit einer spezifischen Wirkung des Flechtenpilzes auf die Ausbildung der Gallerthüllen der Gonidienalge ins Auge fassen. Erscheinungen, die in dieser Richtung weisen, liegen tatsächlich vor : An der Eintrittstelle des Pilzfadens in die Gonidienzelle ist die Gallerthülle vielfach um ein beträchtliches dicker als an irgendeiner andern Stelle der Zelle, wie dies aus Abb. 42 mit aller Deutlichkeit hervorgeht. Eine Stimulierung zu vermehrter Gallertbildung, die dem Pilz der Flechte *Phylliscum endocarpoides* in besonderem Maße zukäme, könnte also den eigenartigen Habitus der Gonidien in dieser Flechte erklären helfen.

Die geringe Teilungsfrequenz der Gonidienzellen könnte ebenfalls auf die zähe und dicke Gallerthülle zurückgeführt werden. Doch soll in der vorliegenden Arbeit nur die Möglichkeit solcher Zusammenhänge angedeutet werden. Die Entscheidung der Frage, ob sie tatsächlich existieren, soll vorläufig noch offen gelassen werden.

III. Flechten mit gelbhülliger Gloeocapsa *als Gonidienalge*

d) Die Gattung Psorotichia (Mass.) Forss.

Innerhalb der Klasse der Flechten treten die gelbhülligen *Gloeocapsa*-Algen als Gonidien an zwei systematisch weit auseinander liegenden Stellen auf. In der Unterreihe der kernfrüchtigen Flechten finden wir sie bei *Xanthopyrenia trichotheciodes,* die als einzige Art die Familie der Xanthopyreniaceen darstellt. Unter den scheibenfrüchtigen Flechten dagegen sind sie vertreten in 10 Gattungen, die gegen 100 Arten umfassen und die innerhalb der Familie der Pyrenopsidaceen eine durch den Gonidientypus charakterisierte natürliche Gruppe bilden. Unter ihnen wurde die Gattung *Psorotichia* in die Untersuchung einbezogen. Am lehrreichsten erwies sich dabei eine in unserm Herbar liegende Probe.

Nr. 23 : *Psorotichia murorum.* Auf Dolomitfels bei Ober-Eichstätt.

Die Gesteinsoberfläche ist von Flechten besetzt, unter und zwischen deren Lagern ein dichter Bestand freier *Gloeocapsa Kützingiana* und

Gloeocapsa sanguinea ausgebreitet ist. Diese Algen zeigen sich in verschiedenen Entwicklungszuständen. Dauerzustände mit großen, dickwandigen Einzelzellen und wenigzelligen Kolonien (st. *quadrantorum* und st. *octantorum*) herrschen vor. Aber auch vielzellige Lager, in einer zähen eng anliegenden Gallerthülle eingeschlossene Zellen (st. *rupestris*), sind vorhanden. In Vertiefungen des Gesteins und unter Flechtenlagern gesellen sich überdies noch vielzellige Lager mit weit abstehenden, intensiv gefärbten und deutlich geschichteten Hüllen (st. *col., fam. lam.*) und solche mit ebenso weiten farblosen und ungeschichteten Hüllen (st. *pallidus, fam. lam.*) zu ihnen. Die Alge zeigt sich also in ihrer ganzen Vielgestaltigkeit, und würden wir uns an die hergebrachte Artsystematik halten, so müßten wir das Material drei verschiedenen Arten zuweisen : *Gloeocapsa Kützingiana* Näg., *Gl. rupestris* Kütz. und *Gl. pleurocapsoides* Nováček, während wir sie als durch verschiedene Lebensbedingungen verursachte Standortsmodifikationen erkannten. Daß sie in dieser Vielgestaltigkeit auf so engem Raum nebeneinander vorkommen, ist auf die Unebenheit der Gesteinsunterlage zurückzuführen, durch die belichtete und beschattete, trockenere und feuchtere Mikrostandorte geschaffen werden. *Gloeocapsa sanguinea* liegt in den entsprechenden Entwicklungszuständen vor. Gemäß dem basischen Substrat zeigen ihre Hüllen violette Färbung.

Beide Algenarten zeigen Stadien mehr oder weniger fortgeschrittener Verpilzung. Diejenigen der gelbhülligen Art sind besonders üppig entwickelt und haben zu gut entwickelten, reichlich fruchtenden Flechtenlagern geführt.

Daneben liegen aber auch zahlreiche pilzbefallene Algenlager, die den Kampf zwischen Alge und Pilz deutlich erkennen lassen. Die von dem in eine Kolonie eingedrungenen Pilz erfaßten Algenzellen sind abgetötet und geschrumpft, während die noch pilzfreien Zellen desselben Algenlagers turgeszent und völlig gesund aussehen, eine Erscheinung, die wir in früheren Kapiteln mehrfach zu erwähnen Gelegenheit hatten.

Daß die Gonidienalge im Flechtenkörper nur in der Entwicklungsform besonders trockener und lichtreicher Standorte, also im Status *pleurocapsoides* enthalten ist, ist leicht zu verstehen, da ja, wie wir immer betonten, Flechtenbildung erst eintritt, wenn ein gewisses Minimum an Trockenheit und Lichtgenuß überschritten ist.

Im Flechtenkörper sind die Gonidien als *Gloeocapsa Kützingiana* unschwer zu erkennen. Die intensive gelbbraune Färbung und die Schichtung der Hüllen tritt auf der der Sonne zugekehrten Seite der Gonidienschicht besonders deutlich zutage, während Pigmentierung und

Schichtung nach dem Innern zu abnehmen und in dem dem Licht abgekehrten Lagerteil völlig fehlen. Im Flechtenthallus sind die Gonidienzellen größer als im pilzfreien Zustande.

Einige weitere Belege derselben Flechtenart *Psorotichia murorum* zeigten ähnliche Verhältnisse, ebenso die Proben Nrn. 24—27 :

Nr. 24 : *Psorotichia pelodes* Krb. Nr. 415 K ö r b e r, Lich. sel. germ.

Nr. 25 : *Psorotichia recondita,* Nr. 903. 15. Aug. 1881, A r n o l d.

Nr. 26 : *Psorotichia Rehmica* Arnold. M a s s a l. Miscell., p. 25. Lichenes rariores Veneti, ex herb. M a s s a l. Nr. 16.

Nicht immer ist es einfach, in manchen Fällen sogar völlig unmöglich, in einem einzigen Herbarbeleg die wahre Natur der gelbhülligen *Gloeocapsa*-Gonidie klar zu erkennen. Fehlbestimmungen, die auf der Verkennung der Gonidienalge beruhen, sind darum nicht selten. Dies ist z. B. der Fall bei Herbarbeleg

Nr. 27 : *Psorotichia riparia* m. Flora, 1859, p. 145. An Kalkfelsen und Blöcken längs des Donauufers zwischen Kelheim und Veltenburg. August 1858, A r n o l d.

In dieser Probe gehört die Gonidie nicht zu *Gloeocapsa,* sondern zu *Scytonema.* Ihre Fäden sind stark aufgelockert, die Zellen größer als im pilzfreien Zustande. An der Peripherie des Flechtenlagers zeigen die Fadenscheiden intensive Gelbfärbung, manchmal auch deutliche Schichtung. Im Innern des Lagers sind sie farblos und ungeschichtet. *Scytonema* zeigt also in jeder Hinsicht ein Verhalten, das bezüglich der Färbungsintensität und Schichtung der Scheiden genau demjenigen gelb- und violett- bzw. rothülliger *Gloeocapsa* entspricht.

Nicht sicher ist die Gonidie zu erkennen in Probe

Nr. 28 : *Psorotichia riparia* Arnold. Flora, 1859, p. 145
Nizza, leg. A. M e t z l e r.

Es wäre möglich, daß auch hier stark aufgelockerte Fäden von *Scytonema myochrous* vorlägen. Doch müßte, damit diese Frage sicher entschieden werden könnte, mehr Material zur Verfügung stehen, als dies in unserer Probe der Fall ist.

Nr. 29 : *Psorotichia sanguinea* Anzi.

Auf Sandsteinen einer Geröllhalde am Saume eines Larixgehölzes zwischen Pettnau und St. Jakob am Arlberg; Tirol, 26. August 1891, A r n o l d.

In diesem Material sind nur wenige gut entwickelte Flechtenkörper zu finden. Bei weitem überwiegen freie Lager von *Gloeocapsa sanguinea* und *Stigonema minutum;* sie bestreiten wohl 90% des ganzen Bestandes.

In den vorhandenen Flechtenlagern liegen Gonidien vor mit intensiv gefärbten, leuchtend roten Hüllen, die sich nur durch größere

Zellen von der pilzfreien *Gloeocapsa sanguinea* unterscheiden. Die Einreihung der Flechte in der Gattung *Psorotichia* ist also unzulässig.

Betrachten wir nun zusammenfassend die Ergebnisse, zu denen uns das Studium einer Reihe von Flechtenproben aus der Familie der Pyrenopsidaceen führte. Eine besondere Auswahl ist dabei weder mit Hinsicht auf die Gattungen und Arten noch auf die Herkunft des Materials getroffen worden; es wurden einfach alle diejenigen Proben untersucht, die im Herbarium des Institutes für spezielle Botanik der ETH zufällig vereinigt sind.

In den meisten Belegstücken liegen sowohl freie Algen als auch gut entwickelte Flechten, die jene Algen als Gonidien enthalten, nebeneinander vor, und zwischen diesen extremen Entwicklungsformen sind auch alle mehr oder weniger weit fortgeschrittenen Stadien der Lichenisierung vorhanden. Wichtig ist dabei, daß es in allen diesen Fällen dieselben Algen sind, die das eine Mal frei, das andere Mal als Gonidien im Flechtenthallus investiert sind und daß, wenn mehrere Algenarten vermischt vorhanden sind, auch alle in derselben Weise der Lichenisation unterliegen. Diese Tatsache deutet sehr stark darauf hin, daß sich die Entwicklung der Flechtenlager durch spontane Synthese, d. h. durch den Befall von Blaualgen durch Pilze an Ort und Stelle vollzog. Die Lichenisierung ist in den verschiedenen Proben verschieden weit geführt. Dieser Tatsache können zweierlei Ursachen zugrunde liegen. Entweder ist es das verschiedene Alter der verschieden weit fortgeschrittenen Lichenisation, oder aber es sind die Umweltbedingungen, von denen es abhängt, bis zu welcher Entwicklungsstufe die Flechtenbildung fortschreiten kann.

Wir haben weiter oben gezigt, daß Flechtenbildung um so üppiger vor sich geht, je trockener (innerhalb bestimmter Grenzen) und je stärker belichtet der Wuchsort ist. Wir möchten darum für den verschieden weiten Grad der Lichenisierung, d. h. der morphologischen Durchbildung und Ausgestaltung des Flechtenkörpers in erster Linie die ökologischen Verhältnisse des Wuchsortes verantwortlich machen. An den untersuchten Herbarmaterialien, aus deren Beschriftung die ökologischen Gegebenheiten, unter denen sie heranwuchsen, nicht vollständig genug herauszulesen sind, kann freilich die Richtigkeit dieser Auffassung nicht geprüft werden.

Die freien Algen, die beinahe in allen Proben den Flechten beigesellt sind, zeigen ohne Ausnahme eine sehr weitgehende Abhängigkeit ihrer Erscheinungsform von den ökologischen Verhältnissen des Wuchsortes, und zwar ist diese Abhängigkeit genau dieselbe, die wir an Hand der im Gebiet der Schweiz untersuchten Materialien aufzeigten. Da die durchgesehenen Proben aus den verschiedensten geographischen Gebie-

ten, nämlich aus der Schweiz, aus Deutschland, Italien, Frankreich, Finnland, Lappland, Norwegen und Nordamerika stammen, sind sie geeignet, zum Beweise der Allgemeingültigkeit der von uns entwickelten Auffassungen, insbesondere hinsichtlich der Pigmentierung, Weite und Schichtung der Gallerthüllen und -scheiden, herangezogen zu werden.

Noch wichtiger aber ist die Tatsache, daß die betreffenden Algen im Innern des Hyphengeflechtes des Flechtenpilzes diese Abhängigkeit voll und ganz und in derselben Weise zum Ausdruck bringen wie im pilzfreien Zustande. So zeigt ja *Gloeocapsa sanguinea* in einer auf Kalksubstrat gewachsenen Flechte violette, in einem auf saurem Gestein (Granit usw.) zur Entwicklung gelangten Flechtenkörper dagegen rote Hüllenfärbung. Am Außenrande der Gonidienzone ist die Pigmentierung stärker als in der lichtärmeren inneren Schicht des Lagers, und gleichzeitig zeigt sich die Hüllenschichtung um so deutlicher, je intensiver die Pigmentierung, je größer also der Lichtgenuß der betreffenden Flechte ist.

Diesen in der Natur jederzeit nachprüfbaren Tatsachen kommt für unsere Auffassung von der Abhängigkeit in Färbung und Schichtung der Gallerthüllen von den Umweltbedingungen die Beweiskraft einer großangelegten experimentellen Untersuchung in vitro zu.

7. Kapitel

Die Erstbesiedelung des Gesteins

Nur autotrophe Pflanzen sind imstande, sich auf der Oberfläche des nackten, kahlen Gesteins dauernd anzusiedeln, und unter ihnen kommen nur die niedern Kryptogamen, insbesondere die Algen und Flechten in Frage. Die Moose, Farne und Blütenpflanzen, deren Rhizoiden und Wurzeln in dem das Gestein bedeckenden oder Vertiefungen, Spalten und Risse anfüllenden anorganischen und organischen Detritus verankert sind, gehören nicht zu den Besiedlern des nackten Gesteins. Solange nicht einwandfrei nachgewiesen ist, daß es Bakterien gibt, die aus dem anorganischen Substrat des Gesteins und den Gasen der Luft ihren Lebensunterhalt zu bestreiten vermögen, scheiden, wie wir im vorigen Kapitel sahen, auch die Schizomyzeten aus der Kategorie der echten Lithophyten (Lithobionten) aus. Trotzdem können sie Erstbesiedler sein, nämlich dann, wenn sie Flugstaub und organischen Detritus, die sich in Vertiefungen des Gesteins ansammeln, als Nahrung auszunützen imstande sind.

Welcher Art ist die Erstlingsvegetation einer Gesteinsoberfläche? Algen und Flechten sind nicht auf die Hilfe irgendwelcher anderer Organismen angewiesen, um sich dort anzusiedeln. Dank ihrer Assimilationsfarbstoffe sind sie ja befähigt, von Anfang an sich ihre Nährstoffe selbst aufzubauen. Den Algen ist überdies jede Beschaffenheit der Oberfläche des Substrats gut genug, denn bei den Formen, die dabei in Frage kommen, ist die Klebkraft ihrer Hüllen und Wände genügend, um die Zellen auf der Unterlage zu fixieren. Endolithische Flechten sind befähigt, ohne die Hilfe anderer Organismen die Gesteinsoberfläche zu korrodieren und ihren Thallus ins Innere des Substrates zu verlegen. Die epilithischen Flechten dagegen bedürfen in den meisten Fällen zur Verankerung ihrer Rhizoiden kleiner, feiner Vertiefungen der Unterlage; auch sind sie offenbar auf die (wenn auch äußerst geringen) Wasserreserven in solchen Vertiefungen und Feinspalten angewiesen.

In den vorausgehenden Kapiteln, in denen die Algenvegetation vieler Standorte im Gebirge und in der Ebene beschrieben wurde, haben wir gesehen, daß Algen von einer Gesteinsoberfläche, die der freien Atmosphäre ausgesetzt wird, verhältnismäßig rasch Besitz ergreifen. Eine Granitwand im Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers zeigte zirka sechzig Jahre, nachdem sie vom abschmelzenden Eise befreit worden war, schon dunkle, scharfbegrenzte Tintenstriche, also einen dichten, geschlossenen Bestand von Blaualgen, dessen Zusammensetzung von derjenigen eines jahrhundertealten Tintenstrichs kaum verschieden ist. Ähnliche Verhältnisse beobachteten wir an den im Jahre 1908 durch Sprengung freigelegten Granitflächen längs der Linie der Bergbahn Martigny—Le Châtelard im Wallis. Eine solche Vegetation wird sich im Laufe mehrerer Jahrhunderte nur noch unwesentlich verändern, sofern die Umweltbedingungen während dieser Zeitspanne unverändert erhalten bleiben. Aber auch junge Gesteinsflächen, das heißt solche, die erst seit einer geringen Zahl von Jahren der Besiedelung offen standen, zeigen unter geeigneten klimatischen Verhältnissen schon reichen Algenwuchs, wie dies aus den Untersuchungen an Denkmälern im Waldfriedhof Schaffhausen und auf vielen andern Friedhöfen mit aller Deutlichkeit hervorgeht. Dort hatten sich auf Grabsteinen, die seit fünf, vier, drei oder sogar nur zwei Jahren im Freien ausgesetzt waren, bereits deutliche tintenstrichähnliche Algenstreifen gebildet.

Auf den genannten Felsflächen sind also die Blaualgen zweifellos die ersten Besiedler. Standorte auf dem Gestein, die unter anderen ökologischen Verhältnissen stehen, die zum Beispiel der direkten Besonnung entzogen sind, dennoch aber über genügende Benetzung durch Regen, Tau usw. verfügen, besiedeln sich, je nach den Bedingungen des Mikroklimas, wiederum verschieden rasch mit Grünalgen: *Proto-*

coccus, Coccomyxa, Cystococcus, Hormidium, Stichococcus, Chlorococcum usw. Solche Anflüge können auf der nicht allzu glatten Oberfläche von Sand und Kunststein, längs der Abflußbahnen des Rieselwassers oder außerhalb derselben, schon nach zwei Jahren von weither sichtbare grüne Algenstreifen hervorbringen. Auf der harten, spiegelglatt geschliffenen Oberfläche von Diabasen und anderen kristallinen Gesteinen geht die Besiedelung langsamer vor sich. Aber auch sie werden schließlich in einen Mantel von Grünalgen eingehüllt sein, und zwar lange bevor irgendeine andere Vegetation auf dem Gestein sichtbar wird. Gewiß ließen sich auf solchen Gesteinsflächen vom ersten Tage an auch Bakterien nachweisen. Wir können uns aber nicht denken, daß sie dort (auch mit Hinsicht auf eine eventuelle Veränderung des Substrates) irgendeine nennenswerte Bedeutung erlangen könnten, namentlich so lange als nicht Grünalgen ihnen das Dasein ermöglichen. Auch in diesem Falle sind es also Algen, welche als erste die Gesteinsoberfläche bedecken. Und sie werden ihren Standort so lange behaupten, als die Umweltbedingungen unverändert bleiben.

Ob auf der nackten Gesteinsfläche eine Vegetation von hauptsächlich Cyanophyceen oder hauptsächlich Chlorophyceen zur Entwicklung gelange, darüber entscheiden die ökologischen Verhältnisse, insbesondere der Grad der Besonnung.

Eine dritte Art von Standorten wird nicht von Algen, sondern von Flechten besiedelt. Das sind diejenigen Gesteinsflächen, die nur von Niederschlägen benetzt werden und die gleichzeitig verhältnismäßig starker Belichtung ausgesetzt sind. An solchen Stellen werden Algen nur in ausgesprochen niederschlagsreichen Gebieten (Tessin usw.) zu nennenswerter Entfaltung gelangen. In Gegenden mit mittleren oder geringen Niederschlagsmengen werden sie neben den Flechten keine große Rolle spielen. Vom ersten Tage an, da eine solche Fläche unter den genannten klimatischen Verhältnissen frei an der Luft steht, setzen sich Flechtenkeime auf ihr fest, und wenn sie in kleinsten Vertiefungen der Oberfläche günstige Ankerplätze vorfinden, so liefern sie unter günstigen Verhältnissen schon im Laufe von zehn bis zwanzig Jahren eine üppige Flechtengesellschaft. In unsern Breiten vollzieht sich das Wachstum der Flechten langsamer als dasjenige der Algen. Darum nimmt die Besiedelung einer Fläche durch Flechten mehr Zeit in Anspruch als diejenige durch Algen. Aber auch die Flechten im einen Fall, wie auch die Algen im andern stellen die erste Vegetation ihres Standortes dar.

Welche Bedeutung kommt nun der Bakterienflora des Gesteins zu? Spaltpilze können wohl an jeder, der freien Atmosphäre ausgesetzten Stelle der Erdoberfläche nachgewiesen werden, sofern sie nicht durch lebensfeindliche lokale Verhältnisse, wie Giftstoffe, sehr hohe Temperatur

und dergleichen abgetötet werden. Damit ist aber noch keineswegs gesagt, daß den Bakterien überall, wo sie nachgewiesen werden können, auch irgendwelche nennenswerte Bedeutung für ihr Substrat zukommt. Sie können durch den Wind oder durch andere Transportmittel an Orte der Erdoberfläche getragen werden, wo sie sich zwar eine Zeitlang am Leben zu erhalten vermögen, ohne aber die Fähigkeit zu haben, vom Substrat wirklich Besitz zu ergreifen. Sie befinden sich also an Stellen, wo sie eigentlich nicht hingehören. Befinden sich auf einer solchen Unterlage zufällig organische Stoffe, die den Bakterien als Nahrung dienen können, so werden diese so lange ihr Auskommen finden, bis die Nährstoffe aufgezehrt sind. Aber dann schließt sich auch die vorübergehende Gaststätte für sie wieder.

Wird in der Natur auf irgendeine Weise eine Felsfläche neu freigelegt, so ist sie nie vollkommen glatt. Sie ist mehr oder weniger grobkörnig, aufgelöst in Erhebungen und Vertiefungen und erscheint unter genügend starker Vergrößerung reich gegliedert in Berg und Tal. Vom ersten Tage an wird sich darum in den Vertiefungen Flugstaub festsetzen, feinstes vom Winde zugewehtes und vom Rieselwasser angeschwemmtes Material, und je kleiner die Partikel sind, um so leichter werden sie an der Gesteinsoberfläche haften bleiben. Sie werden schließlich den Fels mit einer dünnen Schicht überziehen, ohne daß die fremde Herkunft dieses Anfluges von bloßem Auge zu erkennen wäre.

Dem mineralischen Material des Flugstaubes sind auch organische Stoffe, Humuspartikel, Pflanzenreste, Tierexkremente usw. beigemischt. Sie sind für die anfliegenden Bakterien ein Nährboden, und erst dadurch wird die Gesteinsoberfläche für bestimmte Gruppen unter den Spaltpilzen bewohnbar. Diese organischen Beimischungen sind aber ortsfremder Herkunft und gehören nicht zum eigentlichen Lebensraum des nackten Gesteins. Die Bakterien, die ihnen den Lebensunterhalt verdanken, sind darum, wie wir im vorangehenden Kapitel sahen, « Flugstaub- » oder « Detrituspflanzen », also Chomophyten, nicht Lithophyten im Sinne O e t t l i s.

Wenn die Mitteilung von A. M ü n z zutrifft, daß sich « in den verschiedensten Gesteinen der Hochgebirgsregion ganz regelmäßig nitrifizierende Bakterien selbst in dem nackten Felsen noch metertief in den Spalten und in dem mürben angrenzenden Gestein befinden, so muß doch wohl angenommen werden, daß die Ausgangsstoffe, die von diesen Bakterien oxydiert werden, zur Hauptsache aus dem organischen Gehalt des Flugstaubes stammen; die betreffenden nitrifizierenden Bakterien gehören also ebenfalls zur biologischen Gruppe der Detrituspflanzen.

Da sich die Flechten im allgemeinen nur an nicht allzu glatten Gesteinsoberflächen anzusiedeln vermögen, muß die Frage geprüft wer-

den, wie weit die Korrosionswirkung durch Bakterien die Vorbedingungen für die Flechtenansiedelung schafft. Düggeli und Blöchliger haben auf die in dieser Richtung verlaufende Gesteinszersetzung gewiß mit Recht nachdrücklich hingewiesen. Solche Zersetzungsprozesse gehen aber außerordentlich langsam vor sich. Die genannten Autoren setzen darum in der Beurteilung der Bedeutung des Gesteinsabbaus als Hauptfaktor die lange Zeitdauer, die den Bakterien zur Gesteinszerstörung zur Verfügung steht, in die Rechnung ein. Die Frage erscheint uns deshalb angebracht, ob nicht die Zersetzung und Aufrauhung einer Gesteinsoberfläche an den meisten Orten, namentlich im Gebirge, zeitlich bei weitem überholt werde durch zahlreiche andere natürliche Vorgänge, die zum gleichen Ziele führen. Die oberflächliche Abschuppung durch periodische Temperaturunterschiede an der Gesteinsoberfläche, Eisbildung und chemische Auflösung durch CO_2-haltiges Riesel- und Sickerwasser, sodann Steinschlag, Rutschung usw. sind nach unserer Auffassung Kräfte, die den Flechten die Ansiedlung auf der Felswand vielerorts weit wirksamer vorbereiten, als die Bakterien dies zu tun imstande sind. In Böden dagegen, wo die Gesteinstrümmer und -splitter liegen bleiben, von Humus und dergleichen zugedeckt werden und wo die durch die Bakterien verursachten chemischen Umsetzungen gewiß weit intensiver und mannigfaltiger sind, dürfte die Abbautätigkeit der Bakterien ungleich bedeutendere Wirkung zeitigen als an der Felswand.

Wenn nun manche Autoren (Francé, Falger u. a.) die Bakterien als die Wegbereiter, also als die Pioniere, « die den Algen und Flechten das Keimbeet bereiten », ansprechen, so heißt dies, nach unserer Auffassung, die tatsächlichen Verhältnisse auf den Kopf stellen. Algen bedürfen zur Besiedelung des Gesteins der Bakterien nicht. Den Blaualgen genügt irgendein Standort, der nach nicht zu langen Unterbrüchen periodisch benetzt wird. Die Grünalgen beanspruchen außer genügender Feuchtigkeit noch des Schutzes vor direkter Sonnenbestrahlung. Aber ob Bakterien den Standort vorbereitet haben oder nicht, davon sind die Algen unabhängig. Umgekehrt aber bieten sie dem Heer der heterotrophen Bakterien durch ihre absterbenden Zellkörper und die daraus entstehenden Abbauprodukte einen reich gedeckten Tisch. So sind nicht die Bakterien die Pioniere der Algen, sondern umgekehrt sind es die Algen, die den Bakterien große Flächen nackten Gesteins bewohnbar machen. Aber auch die Flechten bedürfen in der großen Mehrzahl der Fälle der Bakterien nicht. Meist sind schon auf frisch freigelegten Felsoberflächen Klüfte, Spalten, Risse und Ritzen in großer Zahl vorhanden, die den Flechten die Ansiedelung ermöglichen. Sind sie aber zunächst noch nicht vorhanden, so werden sie unter der Einwirkung der

mechanischen und chemischen Erosion schneller entstehen als durch die Bakterientätigkeit unter den an der natürlichen Felswand vorhandenen Lebensbedingungen. Wir haben ja weiter oben gesehen, daß der Abfluß des Regenwassers schon im Laufe weniger (5—10) Jahre genügen kann, um einen Sandsteinblock mit glatt bearbeiteter Oberfläche bis in die Tiefe einiger Zentimeter zu zermürben, so daß infolge dieser raschen Gesteinsverwitterung weder Algen noch Flechten genügend Zeit finden, sich anzusiedeln. Etwas langsamer geht die Gesteinszerstörung durch Flechten vor sich. Aber auch ihnen können 3—5 Jahrzehnte genügen, um die Oberfläche eines Sandsteins bis in die Tiefe von 1 cm auszuhöhlen. Eine ähnliche, durch Bakterien verursachte Wirkung ist uns bisher nicht bekannt geworden.

So können wir, zusammenfassend, feststellen, daß die Verteilung von Algen und Flechten auf dem Gestein nicht auf Grund der Vorbereitung des Keimbeetes durch Bakterien erfolgt, sondern auf Grund der ökologischen Verhältnisse eines Standortes. An dem einen sind Blaualgen die ersten Ansiedler, am andern Ort Grünalgen, an einem dritten sind es Flechten. Wenn z. B. F a l g e r Sukzessionen in der Besiedelung des Gesteins durch diese drei Pflanzengruppen konstruieren will, so entspricht dies nicht den Tatsachen. Algen stellen auf ihrem Wuchsort eine Klimavegetation dar wie auch die Flechten auf dem ihrigen.

8. Kapitel

Die Bedeutung der Felsalgen als Gesteinsbildner

Manche Formenkreise unter den niedern Pflanzen sind dafür bekannt, daß sie das Gestein angreifen, zernagen und seinen Abbau beschleunigen. Andere dagegen gelten als Gesteinsbildner, auf deren Tätigkeit die Geologen biogene Ablagerungen von großer Ausdehnung und Mächtigkeit zurückführen.

Die bekanntesten phytogen entstandenen Kalke gehen zur Hauptsache auf Meeresalgen zurück (Melobesien-, Lithothamnienkalke usw.), und was an derartigen Ablagerungen im Süßwasser gebildet wurde, das entstand im allgemeinen in Prozessen, welche sich unter der Wasseroberfläche abspielen (Seekreide, *Chara*-Tuffe u. dgl.).

Demgegenüber handelt es sich in den Kalkbildungen unserer Felsalgen um Produkte physiologisch-chemischer Vorgänge, welche sich auf der Gesteinsoberfläche an der freien Luft abspielen und die im Gegensatz zu den Unterwasser-Ablagerungen nur deshalb nicht geologische Bedeutung erlangen, weil sie gleichzeitig mit der Abtragung des Gebirges, auf dem sie entstehen, fortwährend rascher oder langsamer zer-

stört werden, also nicht erhalten bleiben. Diese Kalkablagerungen sind verschiedener Art, je nach den Organismen, denen sie ihre Entstehung verdanken, nach der Art ihrer Ausbildung und ihrer Mächtigkeit. In ihrer Entstehungsweise aber lassen sie sich stets auf dieselben Ursachen zurückführen : die Ausfällung von schwerlöslichem Kalziumkarbonat, $CaCO_3$, aus leichtlöslichem Kalziumbikarbonat, $Ca(HCO_3)_2$, als Folge des Entzuges von CO_2 durch die assimilierende Pflanze. Die physikalisch-chemischen Vorgänge, die zu dieser Kalkfällung führen, sind ziemlich kompliziert. Sie gehen mit dem Vorgange der chemischen Verwitterung des Gesteins Hand in Hand.

Der Fels wird benetzt durch Regen oder durch Schmelz- und Sickerwasser. Letzteres kann, wenn es an die Felsoberfläche tritt, bereits auf kleinere oder größere Strecken hin Bodenschichten, Schutt u. dgl. durchflossen haben und sowohl anorganische als auch organische Stoffe in verschiedener Menge mitführen. Aber selbst das Regenwasser ist, wenn es auf die Felswand auffällt, keineswegs « rein »; es hatte beim Niederfallen durch die Atmosphäre Gelegenheit, sich mit CO_2 (im Gebiet der Städte und Industriebezirke auch mit NO_2 u. dgl.) aus der Luft zu sättigen und zeigt schon, wenn es die Erde erreicht, Säurecharakter, welcher sich u. a. ausdrückt in seiner Reaktion; diese kann nach R u t t n e r (1940) pH-Werte von 4—5 erreichen.

Beim Abrieseln über die Felswand, d. h. in der CO_2-reichen, erdnächsten Luftschicht, hat das Wasser Gelegenheit, seinen Kohlensäuregehalt weiterhin anzureichern, ganz besonders dann, wenn es stellenweise bewachsene Erde, CO_2-reichen Humusboden u. dgl. durchfließt. Ein sehr kleiner Teil (0,7 %) des gelösten CO_2 geht mit dem Wasser eine Verbindung ein, wobei die eigentliche Kohlensäure, H_2CO_3, entsteht, die in H^+- und HCO_3^--Ionen schwach dissoziiert ist. Kommt solches leicht saures Wasser mit Kalk in Berührung, so greift es diesen an. Dabei gehen beträchtliche Mengen Kalziumbikarbonat, $Ca(HCO_3)_2$, in Lösung, und zwar in um so größerer Menge, je mehr f r e i e CO_2-Moleküle im Wasser vorhanden sind. Der Bikarbonatgehalt eines Wassers wird also zur Hauptsache durch den Gehalt an CO_2 und den Kalkgehalt des Untergrundes bestimmt.

Tritt nun aus irgendeinem Grunde, z. B. durch Erhöhung der Wassertemperatur oder durch Verminderung des Druckes, freie CO_2 aus dem System aus, so fällt gleichzeitig ein entsprechender Teil des Bikarbonats als Monokarbonat, $CaCO_3$, aus, wodurch sich das Lösungsmittel an freiem CO_2 wieder bereichert. Darum sieht man oft an Austrittsstellen von Quellen und in Quellbächen infolge der Erwärmung des Wassers Kalkniederschläge, die auf einen rein physikalisch-chemischen Prozeß zurückzuführen sind. Diese Kalkbildung ist anderer Art als die biogene

Kalkfällung durch assimilierende Pflanzen. Diese greifen durch ihren Assimilationsprozeß in den Chemismus des Riesel- und Sickerwassers ein, indem sie demselben einen Teil des freien CO_2 entziehen und aus dessen Kohlenstoff ihre C-haltigen Assimilate aufbauen. Mit dieser Verarmung an Gleichgewichtskohlensäure muß nach dem oben Gesagten schwerlösliches Kalziumkarbonat ausfallen. Dieses setzt sich in Kristallform auf den Zellen und Fäden und zwischen diesen nieder und hüllt fortschreitend die assimilierenden Organe in einen mehr oder weniger geschlossenen Kalkpanzer ein. Durch diese Ausfällung wird aber über den Gehalt an Gleichgewichtskohlensäure hinaus noch die Hälfte des im Bikarbonat gebundenen CO_2 für die Kohlensäure-Assimilation der Pflanze verfügbar. Entgegen der früheren Auffassung, wonach die Kalkausfällung durch Wasserpflanzen einzig in der Störung des CO_2-Gleichgewichtes bestehe, hat R u t t n e r nachgewiesen, daß die eigentlichen Wasserpflanzen darüber hinaus noch Bikarbonat und durch Hydrolyse sogar das $CaCO_3$ spalten und daraus das CO_2 verwenden. Die Folge dieses weitgehenden CO_2-Entzuges zeigt sich in einer starken Alkalinisierung des Wassers.

Kalkfällende Algen

Wahrscheinlich sind alle CO_2 zersetzenden Algen unter geeigneten Bedingungen fähig, aus dem sie umgebenden Ca-Bikarbonat enthaltenden Wasser Kalk abzuscheiden. Eine ziemlich große Anzahl von Arten bringt Kalktuffe von charakteristischer Form und mitunter nennenswerter Mächtigkeit zur Ausbildung. Unter ihnen sind es Cyanophyceen, Chlorophyceen und Konjugatenalgen, die dabei in erster Linie beteiligt sind.

In einer früheren Arbeit (J a a g, 1938) haben wir auf die Tuffelsen hingewiesen, die sich unterhalb der Stadt Stein längs der stärksten Strömung am Grunde des Rheins in andauerndem Wachstum befinden. Sie nehmen ihren Ausgang von Gesteinssplittern, die im Bett des Stromes liegen bleiben. Auf ihnen gelangen Algen und Moose zur Entwicklung, und auf der klebrigen Oberfläche der ersteren oder zwischen Stielen und Blättern der letzteren verfangen sich angeschwemmte Sandkörnchen, die von dem sich dauernd niederschlagenden Kalk eingemauert werden, und so nimmt die Tuffkruste an Mächtigkeit fortwährend zu. Bereits haben die am Grunde des Stromes wachsenden Riffe Ausmaße angenommen, die den Steuermann der Rheinschiffe zwingen, sie in großem Bogen zu umfahren.

Ähnliche Bildungen, nur in kleinerem Ausmaße, dafür aber in um so größerer Flächenausdehnung entdeckte E. B a u m a n n bereits 1905 in den « Schnegglisanden » des Untersees. Es handelt sich dabei um weit

ausgedehnte Bänke mehr oder weniger kugeliger, schotterartiger Gesteine, die durch ihr geringes Gewicht und oft eine zentrale Höhlung seit langem den Seeanwohnern aufgefallen waren. Baumann und Schmidle gelang die Deutung dieser Schnegglisande. Es handelt sich dabei um kleine Kiesel- oder Muschelschalen, auf deren Oberfläche Blaualgen sich festgesetzt und durch fortgesetzte Kalkfällung um den Kern herum eine Kruste von ziemlich dichtem Algentuff zur Entwicklung gebracht haben. Dabei sind nach Baumann und Schmidle die Blaualgen, *Schizothrix* in erster Linie, beteiligt.

Ähnliche Kalkfällung zeigt im Gebiete des Rheins noch eine ganze Reihe von Cyanophyceen, ganz besonders manche Arten aus der Familie der Rivulariaceen, bei denen die gebildeten Kalkkristalle nicht vom Wasser weggeschwemmt werden, sondern wo sie zwischen Fäden und Fadenverzweigungen festgehalten bleiben und sich zu einer kompakten Kruste verkitten. Am ausgiebigsten und darum besonders auffallend ist die Tuffbildung bei *Rivularia haematites,* die verkalkte Lager bis zu Faustgröße auszubilden vermag. Ihre Kalkkruste ist gezont, d. h. es folgen aufeinander in regelmäßigem Wechsel verkalkte und unverkalkte Schichten, konzentrisch angeordnet, entsprechend dem strahligen Bau des Algenlagers. Diese Algen leben auf dem Gestein am Ufer des Stromes und auf den Felsrücken über dem Rheinfall, die im Sommer unter der Flut des Rheins begraben, vom Winter bis zum Frühjahr aber trocken liegen. Es liegt daher nahe, diesen Wechsel zwischen verkalkten und unverkalkten Schichten mit den Benetzungs- und Trockenperioden des Wuchsortes in Zusammenhang zu bringen. Obschon sich im Winter die Flut des Stromes von den Felsrücken über dem Fall zurückgezogen hat, wird der Standort dennoch von Regen und Tau zeitweise benetzt, und die Trichome der Alge strecken und teilen sich auch während dieser zeitweisen Trockenperiode. Da ihnen während dieser Zeit aber kein kalziumbikarbonathaltiges Wasser zur Verfügung steht, ist eine Abscheidung von Kalk auch nicht zu erwarten, während, sobald das Lager im Sommer wieder in das kalkhaltige Wasser des Rheins eingetaucht ist, die Kalkbildung aufs neue einsetzt. Auf diese Weise ließe sich die Schichtung des *Rivularia haematites*-Tuffs durch den jahreszeitlichen Wechsel von Benetzungs- und Trockenperioden erklären.

Nun gibt es im Gebiete des Rheins eine der *Rivularia haematites* verwandte Art, *R. Biasolettiana.* Diese unterscheidet sich von der erstern nur durch die Homogeneität des verkalkten Lagers, also das Fehlen der Schichtung. Sie findet sich am Grunde und am seichten Ufer des Stromes. Ließe sich eindeutig nachweisen, daß ihr Vorkommen auf andauernd vom Strom überflutete Standorte beschränkt ist, so läge die Annahme nahe, daß die Schichtung bzw. Homogeneität des Kalklagers

nicht ein Artmerkmal, sondern eine Abhängigkeit von der Periodizität bzw. Kontinuität der Benetzung darstellt. Doch diese Frage müßte durch exakte Versuche entschieden werden.

Andere Rivularia-Arten, z. B. *R. borealis, R. globiceps* u. a., sind durch das Fehlen von Kalkinkrustationen und dementsprechend ein weiches Lager, dessen Fäden sich leicht voneinander trennen lassen, gekennzeichnet. Ob dieses Merkmal arteigen und nicht einfach auf das Fehlen von Ca-Bikarbonat in dem die Alge benetzenden Wasser zurückzuführen ist, bleibt ebenfalls eine Frage, die noch abgeklärt werden muß. Ein solches Verhalten der Alge würde jedenfalls durchaus übereinstimmen mit den Feststellungen P r á t s (1925), der mehrere kalkfällende Formen aus dem Yellowstone Park und aus der Tschechoslowakei jahrelang kultivierte und beobachtete, daß sie auch ohne Ca-Salze wachsen können, und daß dann natürlich auch die Kalkinkrustation fehlt.

Rivularia-Arten spielen indes an den in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten Standorten eine geringe Rolle. *Rivularia haematites* begegneten wir im kalkreichen Wasser eines Quellaustritts und im Bett der Sense bei Schwarzenburg. Die nackte Felswand ist ihnen im allgemeinen wohl zu trocken. Um so reichlicher sind dagegen andere Rivulariaceen-Gattungen, insbesondere *Dichothrix, Calothrix,* spärlicher auch *Sacconema* (von uns als der Entwicklungszustand nasser Standorte einer *Rivularia* aufgefaßt), auf dem Gestein vertreten. *Dichothrix Orsiniana* und *D. gypsophila* sind wiederum Arten, die uns im Gebiet des basischen Gesteins in stark verkalkten, harten, im Gebiet des sauren Gesteins dagegen in völlig unverkalkten, weichen Lagern entgegentreten.

Ausgedehnte Tuffbildungen werden von Scytonemataceen hervorgebracht. In der Spritzzone von Wasserfällen des Alpen- und Voralpengebietes, in Quellbächen und an Sickerwasserstellen, namentlich im Jura und im Molasseland, führt die Kalkfällung durch zahlreiche Vertreter aus den Gattungen *Plectonema, Tolypothrix, Scytonema* (einschließlich *Petalonema*) zu zahlreichen, mitunter viele Kubikmeter mächtigen Kegeln, Pyramiden oder Bänken von Algentuffen. An ihrer Oberfläche wachsen die Algenfäden heran, teilen und strecken sich, assimilieren und begünstigen dadurch die Ausfällung von kohlensaurem Kalk. Von diesem werden die tiefer liegenden Thallusteile zugedeckt und ersticken. In solchen Lagern läßt sich der Einfluß der Belichtungsintensität auf die Scheidenfärbung der Algenfäden deutlich erkennen: diejenigen unter ihnen, die frei in die Luft ragen und dem Sonnenlichte ausgesetzt sind, besitzen intensiv gefärbte, deutlich geschichtete, die dem Lichte entzogenen, teilweise oder völlig in eine Kalkkruste eingebetteten Fadenstücke dagegen farblose und ungeschichtete Gallertscheiden.

Unter den Oscillatoriaceen sind es hauptsächlich Arten aus der Gattung *Schizothrix,* die an der Kalkbildung beteiligt sind. Wir finden sie an ähnlichen Standorten wie die Kalkalgen unter den Scytonemataceen. Weniger umfangreiche Tuffe werden durch bestimmte *Phormidium-* und *Lyngbya*-Arten hervorgebracht. Vielfach ist bei ihnen die Kalkfällung auf die Bildung von locker stehenden Einzelkristallen, die an den Fäden haften bleiben, beschränkt. Wenn sie aber an allen Fäden eines Lagers stattfindet, so kann auch auf diese Weise eine kompakte Kalkkruste und damit ein Algentuff entstehen. Manche Arten scheinen mit besonderer Leichtigkeit Kalk zu fällen, so z. B. *Lyngbya* sp., eine Art, die wir auf Molasse-Sandstein bei Eglisau sammelten, deren Fäden meist in eine eng anliegende Röhre von kohlensaurem Kalk eingehüllt sind. Da sie mit keiner bekannten Spezies vollkommen übereinstimmt, werden wir uns genötigt sehen, sie nach gründlicher Untersuchung in einer neuen Art zu beschreiben. Ob diese Alge fähig ist, in kalkfreiem Wasser zu leben und ohne einen Panzer von Ca-Karbonat in Erscheinung zu treten, entzieht sich vorläufig unserer Kenntnis.

Am allgemeinsten und sehr weite Gebiete nackter Felswände bedeckend ist aber der Kalkniederschlag, der auf die Assimilationstätigkeit von Chroococcaceen zurückzuführen ist. Die Gattung *Gloeocapsa* erreicht unter ihnen hierin die erste Bedeutung. Wir haben bei der Beschreibung der Vegetation vieler Standorte, namentlich im Gebiete der Alpen und des Juras, auf die « Graubänder » hingewiesen, welche Rieselund Sickerwasserbahnen kennzeichnen oder, in Gebieten höherer Niederschlagsmengen (Säntis, Churfirsten u. a. a. O.), weite Felsflächen, die nur von Niederschlägen benetzt werden, bedecken. Diese für das Kalkgebirge so charakteristische Patina von braungrauer oder blaugrauer Farbe stellt eine dem Gestein oberflächlich aufgelagerte Kruste verkalkter Algen dar. *Gloeocapsa sanguinea* und *Gl. Kützingiana* sind dabei weitaus dominierend; vielfach liegen sie sogar in ziemlich reinen Beständen vor. Die erstgenannte Alge ist vorherrschend in Krusten von mehr braungrauer, die letztgenannte dagegen in denjenigen von auffallender blaugrauer Farbe. Die Tuffe dieser Art unterscheiden sich weitgehend in ihrer Mächtigkeit voneinander und können von Bruchteilen eines Millimeters bis zu mehreren Zentimetern variieren.

In früheren Kapiteln haben wir gesehen, daß die Vegetation des Kalksubstrats nur durch wenige Algenarten von derjenigen des Silikatgesteins verschieden ist. *Gloeocapsa sanguinea* und *G. Kützingiana,* die beide im Kalkgebiete die genannten Tuffkrusten verursachen, bestreiten auch im Silikatgebiet die Vegetation sehr weiter Gebiete, insbesondere diejenige der Tintenstriche, und in Gegenden reichlicher Niederschläge (Tessin) auch waagrecht liegende Felsflächen und Gesteinssplitter zu

einem bedeutenden Teil. Die Kalkfällung aber fehlt dort. Sowohl *Gl. sanguinea* (hier in der Form roter Hüllen) als auch *Gl. Kützingiana* zeigen dort keine verkalkten Lager. Daraus geht mit aller Deutlichkeit hervor, daß zum mindesten bei den genannten, höchstwahrscheinlich aber auch bei vielen anderen Arten, die Fähigkeit, Kalk zu fällen, kein Artmerkmal darstellt, sondern daß eine Art diese Fähigkeit besitzt, wenn Ca-Bikarbonat im Wasser enthalten ist, daß sie aber ebenso ohne Bikarbonat und Kalkfällung auszukommen vermag.

Solche *Gloeocapsa*-Tuffe stellen einen porösen Mantel auf der Gesteinsoberfläche dar mit halbkugeligen Erhebungen, Pusteln, Höckern und Vertiefungen, Löchern, Gängen und Spalten und bieten ein Aussehen, als ob die Felswand mit Mörtel beworfen worden wäre. Dem ungeübten Beobachter mag dieser Anblick beim ersten Anschauen den Eindruck erwecken, eine von kalkzerstörenden Algen tiefgreifend korrodierte Felswand vor sich zu haben. Dem ist aber nicht so. Löst man nämlich mit Meißel und Hammer den Tuff, der außerordentlich fest am Fels klebt, ab, so kommt darunter die unverwitterte kompakte Felsoberfläche zum Vorschein.

Die Kruste selbst ist von Algenzellen durchsetzt, die in den obersten, stark besonnten und darum am raschesten austrocknenden Schichten meist im Stadium von Dauerzellen, in tiefern Schichten dagegen im Zustande von vegetativen vielzelligen Kolonien mit mittelweiten Hüllen vorliegen. In der Tiefe der Kruste sind die Zellen meist tot und geschrumpft.

Weite Felswände in den Alpen und im Jura sind von einer solchen epilithischen Kalkvegetation bedeckt. Sie fehlt nur da, wo der Standort zu trocken ist, d. h. wo die Algen fehlen oder wo, infolge des Mangels von Ca-Bikarbonat in dem den Algenbestand benetzenden Wasser, eine Kalkfällung unmöglich ist.

Die charakteristische Alge der Graubänder, *Gloeocapsa Kützingiana,* die in ihren charakteristischen Dauerzellen so weite Gebiete nackter Felswände bedeckt und zu den am weitesten verbreiteten und am reichlichsten vorhandenen Algen der Kalkalpen gehört, wurde bisher fast völlig übersehen. Jedenfalls findet sie sich in keinem der von uns daraufhin durchgesehenen Herbarien, nämlich des Wiener botanischen Museums, der Genfer Sammlungen, derjenigen des Botanischen Gartens Zürich und der Eidgenössischen Technischen Hochschule. Einzig Nováček hat sie auf den Serpentinfelsen von Mohelno in Böhmen nachgewiesen. Sie bildet dort, wie wir an Nováčeks Originalmaterial selbst beobachten konnten, dunkle Flecken und Bänder auf dem Gestein (eine Art Tintenstriche), zeigt aber keinerlei Kalkinkrustation. Nováček gab der Alge den provisorischen Namen *Gloeocapsa pleurocapsoides.* Sie

stellt nach unserer Auffassung die Standortsform extrem trockener Stellen der *Gloeocapsa Kützingiana* dar und wird von uns konsequent unter dem Namen *Gloeocapsa Kützingiana* und in Anlehnung an Nováčeks Nomenklatur als st. *pleurocapsoides* bezeichnet. Sicher lag die Alge auch Diels, in seiner Studie am Schlerndolomit, vor, wenn er von *Xanthocapsa* spricht.

Während die Alge auch bei uns (wie in Böhmen) auf dem Silikatgestein kalkfreie Lager bildet, ist sie die kalkfällende Alge par excellence im Gebiete des basischen Gesteins (Kalk, Dolomit). Auf diesem besiedelt sie extrem trockene Standorte, an denen andere Algen nicht mehr fortzukommen vermögen. Offenbar ist sie dabei durch den von ihr selbst gebildeten Kalkpanzer begünstigt. In dem porösen Kalktuff werden während Regenperioden, aber auch bei Taubildung, verhältnismäßig große Mengen Wassers festgehalten und erst langsam wieder abgegeben, während das Wasser von Felsoberflächen, die dieses Reservoirs entbehren, innert kürzester Frist abtrocknet.

Auch Grünalgen, namentlich *Vaucheria, Spirogyra, Zygnema, Mougeotia* u. a. können mit einer Kalkkruste so dicht bedeckt sein, daß darunter vom Zellfaden streckenweit kaum noch etwas zu sehen ist. Die Kalkkruste dient dann einer großen Zahl von Überpflanzen, insbesondere Arten aus den Gattungen *Characium, Characiopsis, Gongrosira* usw. und vielen Kieselalgen, die sich auf Gallertstielen über das Substrat erheben, als Anheftungsstelle.

Tuffe, die wie diejenigen vieler Blaualgen in Form von halbkugeligen und zu größern Konkretionen zusammenfließenden Pusteln in Erscheinung treten, werden sodann durch kalkfällende Desmidiaceen gebildet. Dabei kommt in erster Linie *Oocardium depressum* Wallner (*Oocardium stratum* anderer Autoren) in Frage. Die halbkugeligen Kalkpusteln entstehen dadurch, daß sich *Oocardium*-Zellen auf dem Gestein festsetzen, durch Schleimbildung ankleben und infolge ihrer Assimilationsfähigkeit rund um den basalen Pol ihrer Zellen Kalk zur Abscheidung bringen. Dadurch wird die Kalkkruste fortwährend dicker. Die Zellen selbst werden allmählich über die ursprüngliche Anheftungsstelle gehoben; durch einen Gallertstiel bleiben sie aber mit ihr verbunden. Teilt sich die Zelle, so führen beide Tochterzellen die Kalkfällung weiter; nur der ebenfalls verzweigte Gallertstiel bleibt unverkalkt. So wachsen die Kalkpusteln bis zu 1 cm Dicke heran, an ihrer Oberfläche eine dünne Schicht grüner Zellen tragend. Zerlegt man mittels scharfer Rasierklingen diese feinkörnigen, ziemlich weichen Kalkpusteln in radiale Schnitte, so kann man den Verlauf der Gallertstiele, ihre Verzweigungen und an deren Ende die kalkfällenden Zellen in ihrer natürlichen Lage deutlich erkennen.

Oocardium depressum fanden wir über das ganze Gebiet des basischen Gesteins verbreitet, vom Rhein durch das Molasseland und den Jura bis weit in die Voralpen hinein. Ob die Alge das kalkarme Gestein meidet oder dort wegen des Ausbleibens der Tuffbildung nur übersehen wurde, entzieht sich unserer Kenntnis.

Vielfach sind Blaualgen, Grünalgen, Moose und Blütenpflanzen an der Bildung von Kalktuffen gleichzeitig beteiligt. Kalkfällung auf rein physikalisch-chemischen und solche auf physiologisch-chemischem Wege dürften dabei andauernd nebeneinander verlaufen. Für den erstgenannten Vorgang wäre hauptsächlich die Temperaturänderung des Ca-Bikarbonat führenden Wassers, für den letzteren dagegen die Assimilationstätigkeit der grünen Pflanzen verantwortlich.

Auch auf der Felswand verlaufen beide Vorgänge nebeneinander. Die Kalkfällung auf physikalischem Wege tritt oft an algenfreien Stellen der Felswand, über die während bestimmter Zeiten Sickerwasser abfließt, in Erscheinung. Es bildet sich dann eine glatte, ausgeglichene Kalkschicht, die sich dem Substrat völlig anschmiegt. D i e l s (l. c. p. 508) hat darauf hingewiesen, daß eine solche Kalkkruste auch dadurch entstehen kann, daß das aus dem Gesteinsinnern nach außen abdunstende Wasser seinen Kalkgehalt auf dem Fels niederschlägt. Diese Anreicherung des Kalkes an der Oberfläche des Dolomitgesteins äußert sich darin, daß bei Benetzung mit Salzsäure der reine Dolomit in der Tiefe keine Reaktion zeigt, während der in der oberflächlichen Kruste angereicherte Kalk stürmisch braust.

Wo dagegen kissen- und polsterförmige Algenlager das Gestein bedecken, da schlägt sich der Kalk nicht an den zutiefst liegenden Stellen der Gesteinsoberfläche nieder, sondern an und auf den Algenlagern. Diese wachsen meist erheblich über die Oberfläche des Gesteins hinaus und bilden jene halbkugeligen Pusteln, von denen schon oft die Rede war.

9. Kapitel

Gesteinszersetzung durch Algen

Es ist seit langem bekannt, daß viele niedere und höhere Pflanzen das Gestein aufzulösen und seinen Zerfall herbeizuführen oder doch zu beschleunigen vermögen. Ihre Einwirkung auf das Substrat ist verschiedener Art. Der Angriff kann unmittelbar erfolgen, z. B. durch Ausscheidung gesteinslösender, ätzender Flüssigkeiten (organische Säuren) oder Gase (CO_2), durch unmittelbare mechanische Sprengwirkung, z. B. durch Wurzeln von Bäumen und Sträuchern, oder schließlich in indirekter

Weise, indem daß Wasser im Wurzel- und Laubwerk von Spaltenpflanzen kapillar zurückgehalten wird, wodurch die hydrolytische Spaltung des Gesteins gefördert und bei Frost die damit verbundene Auflockerung durch Sprengwirkung herbeigeführt werden kann.

Unter den Grün- und Blaualgen ist eine große Anzahl von Arten angegeben, die den Kalk aufzulösen imstande sein sollen. Unter den ersteren z. B. *Foreliella perforans, Gomontia polyrrhiza, Ostreobium Queketii* und *Gongrosira codiolifera* u. a. Unter den Blaualgen sind es neben einer Reihe von marinen Formen auch Süßwasserarten wie *Schizothrix perforans,* sowie verschiedene *Gloeocapsa-, Aphanocapsa-* und *Chroococcus*-Arten. Es sind Forscher von hoher Kompetenz, die den genannten Algen die Fähigkeit, Kalkstein aufzulösen und zu durchbohren, zuschrieben. Wir haben darum keinen Anlaß, die diesbezüglichen Untersuchungsergebnisse eines Bornet, Flahault, Chodat, Nadson, Diels, Bachmann, Geitler, Ercegovičs und anderer Autoren in Zweifel zu ziehen.

Wenn wir dennoch auf Grund eines eingehenden Studiums in der Urteilsbildung über diese Dinge zu höchster Vorsicht mahnen möchten, so geschieht dies deshalb, weil die Frage, ob die Algen der Gesteinsoberfläche kalklösende Wirkung und damit an der Verwitterung wesentlichen Anteil haben, ohne exakte experimentelle Beweisführung nur sehr schwierig und überhaupt nicht sicher zu beantworten ist. Auch wir können mit Ergebnissen solcher Experimentaluntersuchungen vorläufig nicht aufwarten und möchten darum mit einem abschließenden Urteil über den Anteil der Algen an der Gesteinsverwitterung zuwarten. Die Untersuchungen am Wuchsort aber erweckten uns durchaus den Eindruck, daß die Bedeutung der Algen in dieser Hinsicht im allgemeinen überschätzt werde. Dabei mag die Erklärung gleich vorweggenommen sein, daß wir nur wenige Fälle kennenlernten, in denen die kalklösende und damit gesteinszersetzende Wirkung einer freien (nicht lichenisierten) Alge einigermaßen klar in Erscheinung trat.

Im Folgenden möchten wir die diesbezüglichen Beobachtungen, die bei der Beschreibung der Algenvegetation der einzelnen Untersuchungsgebiete erwähnt wurden, kurz zusammenfassen und auf dieser Grundlage alsdann an Hand der Besprechung dreier grundlegender Arbeiten über die Algenvegetation des Gesteins und deren Bedeutung für den Gesteinsabbau unsere eigenen Auffassungen präzisieren.

Einer Alge darf nur dann die Fähigkeit, Gestein chemisch aufzulösen, zugeschrieben werden, wenn der Nachweis erbracht werden kann, daß sie auf ihrer Unterlage Spuren einer Korrosion hinterläßt oder die Höhlung, in der sie

auf oder im Gestein eingebettet liegt, selbst geschaffen hat.

a) Im Gebiet des Silikatgesteins

An kristallinen Gesteinen haben wir auf der glatten Fläche von Einzelkristallen oder der Konstituenten gemengter Gesteine (Feldspat, Quarz, Glimmer in Graniten, Gneisen usw.) oder auf sonstigen glatten Oberflächen solche Spuren nirgends nachweisen können, obschon sie mit Blau- und Grünalgen oft dicht bedeckt waren; wir beobachteten sie auch nicht auf Diabasen, deren Oberfläche spiegelglatt geschliffen und während 50—80 Jahren der freien Luft ausgesetzt war. Der das Silikatgestein in oft so dichten Beständen bedeckenden Algenschicht kommt demnach keine direkte gesteinsauflösende Wirkung zu.

Zerschlägt man nun mit dem Hammer einen Stein, so zeigt sich sehr oft auf den Bruchflächen ein dünner Belag von Algen, hauptsächlich *Gloeocapsa, Pleurococcus* u. dgl. Diese Vegetation durchsetzt nicht, wie es auf den ersten Anblick hin scheinen möchte, den ganzen Stein, sondern folgt den vorgebildeten Spaltfugen und feinsten Haarrissen. An ihrer Bildung waren die Algen ursprünglich nicht beteiligt, sondern drangen in sie ein, weil dort geringe Wasserreserven kapillar zurückgehalten werden. In und zwischen den Algenzellen hält sich Wasser durch Imbibitions- und Kapillarkräfte fest, und dadurch können die Algen, z. B. durch Eisbildung, indirekt zur Erweiterung der Spalten und Risse beitragen. Mit Gesteinsauflösung aber hat diese Erscheinung nichts zu tun. Andere Gesteinssplitter, die mit dem Hammer zerschlagen werden, zeigen ähnliche Risse und Fugen; Algen sind aber darin nicht enthalten; sie sind vegetationsfrei. In einem dritten Falle können sie von Flechtenlagern ganz oder teilweise ausgefüllt sein. Diese letzteren sind mit ihrem kompakteren Thallus in vermehrtem Maße zur Ausweitung der Spalten befähigt. *Lecidea confluens, Rhizocarpon geographicum, Candelariella concolor, Caloplaca elegans,* die zu den auffallendsten Silikatflechten des Hochgebirges gehören, zeigen sehr deutlich die Fähigkeit, in die allerfeinsten Spalten des Gesteins und seiner Kristalle einzudringen, dieses aufzublättern und dadurch zu zerstören. Das ist aber eine rein physikalische Zertrümmerung und hat mit der chemischen Auflösung des Substrats wiederum nichts zu tun. Zusammenfassend können wir also sagen, daß wir im Rahmen unserer Untersuchung keine Anzeichen beobachteten, die auf die chemische Auflösung des Silikatgesteins durch Algen hindeuten. Daß die in Feinspalten und kleinsten Rissen lebenden Algen seinen Zerfall auf mechanischem Wege zu unterstützen imstande sind, erscheint uns möglich oder sogar wahrscheinlich. Doch haben wir

vorläufig kein Mittel in der Hand, um diese Beeinflussung mengenmäßig abzuschätzen.

Was den Angriff des Silikatgesteins durch Flechten anbetrifft, so scheinen die Untersuchungen von Bachmann zu zeigen, daß Glimmer chemisch aufgelöst werden kann und daß Granitkristalle durch Flechten vom *Placodium*-Typus verhältnismäßig schnell zu einer lehmähnlich aussehenden, gelben, feinkörnigen Masse zersetzt werden. Quarz dagegen erwies sich nach Bachmann für die untersuchten Flechten als völlig unangreifbar. Die Untersuchungen von Friedrich (1904) und von Stahlecker (1905) scheinen dagegen zu beweisen, daß manche Flechten auch den reinen Quarz anzugreifen vermögen. Diese Befunde stimmen mit denjenigen überein, die von Buchet mitgeteilt werden und nach denen gewisse Flechten kleine Grübchen ins Glas hineinzufressen vermöchten. Ohne diese Ansichten anzweifeln zu wollen (wir haben keine diesbezüglichen Untersuchungen durchgeführt), sei es uns doch erlaubt, mit Nachdruck darauf hinzuweisen, wie schwierig es ist, zu unterscheiden, ob eine Flechte oder Alge ein Substrat selbst angegriffen oder aber sich in einem Grübchen eingenistet habe, das bereits vorgebildet war. Flechten benötigen ja im allgemeinen Vertiefungen im Substrat, um sich darauf anzusiedeln; sie fehlen auf geneigten, glatt geschliffenen Flächen. Vielfach waren wir im Laufe unserer Untersuchungen anfänglich geneigt, anzunehmen, daß Flechten, die am Grunde von Vertiefungen im Gestein saßen und deren Grund völlig ausfüllten, sich ihre Höhlung selbst geschaffen hätten. Bei genauerem Zusehen aber erwiesen sich diese als von dem aus der Baumtraufe niederfallenden Tropfwasser ausgelaugt. Ob, wie Stahlecker dies für den Angriff von Quarz glauben machen will, von der Flechte Fluor ausgeschieden werde, müßte doch wohl zuerst durch Experimente einwandfrei nachgewiesen werden.

b) Im Gebiet des basischen Gesteins

Ist im Gebiet des Kalks oder des Dolomits eine Gesteinsoberfläche während längerer Zeit (viele Jahrzehnte) der freien Atmosphäre ausgesetzt, so bleibt sie nicht glatt, sondern wird rauh, aufgelöst in kleine und kleinste Erhebungen und Vertiefungen. Diese können Höhen von Bruchteilen eines Millimeters oder von mehreren Millimetern erreichen, und, mit starker Vergrößerung betrachtet, gleicht eine solche Oberfläche einem Gebirge mit Gipfeln, Kuppen, Zinken und Kämmen und dazwischen verlaufenden Tälern, Höhlen und Gängen.

Eine solche Oberfläche kann mit Algen dicht besetzt sein, und es liegt dann nahe, diese als die Ursache für die Aufrauhung, die Korrosion

des Gesteins, verantwortlich zu machen. Sehen wir uns aber auf der gleichen Felswand eine große Zahl von Stellen genau an, so finden wir meist ähnlich rauh aussehende Flächen von mitunter großer Ausdehnung, auf denen jede Vegetation fehlt. (Wie weit Bakterien darauf vorhanden sind, müßte eine eingehende Untersuchung des einzelnen Falles ergeben.) Solche Verhältnisse beobachteten wir in vielen Fällen, namentlich im Gebiete des Säntis, der Churfirsten, des Creux-du-Van u. a. a. O. Stark korrodierte Felsflächen, die demselben Makroklima ausgesetzt sind, können also mit Algen bedeckt oder völlig algen-, flechten- und moosfrei sein. An der Aufrauhung einer Gesteinsoberfläche sind eben zahlreiche Kräfte beteiligt. Durch kohlensäurehaltiges Riesel- und Sickerwasser kann der Kalk aufgelöst werden. Periodische Temperaturschwankungen können die physikalische Erosion, insbesondere die Abschuppung und Abschalung, befördern; dazu kommt Winderosion usw. Algen setzen sich auf einer rauhen oder glatten Oberfläche fest, sobald sie dort ihr Auskommen finden, und es wäre sicher unrichtig, aus dem bloßen Vorhandensein auf einer mehr oder weniger stark verwitternden Fläche ohne den exakten Beweis einer Korrosionstätigkeit der Algen, diese letzteren für die Zerstörung der Oberfläche verantwortlich zu machen.

Nun ist in der Literatur viel die Rede von endolithischen Algen. Wenn sie sich selbst den Weg ins Innere des Gesteins gegraben haben, so müssen sie die Fähigkeit der Kalklösung tatsächlich besitzen.

Im vorausgehenden Kapitel haben wir den « grünen » Fleck O e t t l i s erklärt und gezeigt, daß er erstens keine allgemeine Erscheinung auf dem Gestein darstellt, und zweitens, daß es sich dabei nicht um endolithische Algen, sondern um endolithische Flechten handelt, also grüne Algenzellen, denen als Wegbereiter Pilze zur Verfügung stehen.

Die äußerst dünne Algenschicht auf Bruchflächen, die wir im Silikatgestein beobachteten, tritt auch im basischen Gestein zutage; sie muß aber auch hier als eine Spaltenvegetation betrachtet werden und fällt also nicht unter den Begriff der eigentlichen Endolithen im oben umschriebenen Sinne. Was bleibt also an wirklichen endolithischen Algen noch übrig ?

Anfänglich glaubten wir, sie gefunden zu haben im Innern weißer Kalzitadern, die quer durch den dunkeln Alpenkalk verlaufen. Ihre Oberfläche zeigte sich von bloßem Auge von kleinen und kleinsten schwarzen Punkten dicht besetzt. Unter der starken Stativlupe und im Auflichtmikroskop erschien diese Oberfläche aufgelöst in eine große Zahl eng aneinanderliegender, nach der Tiefe zu sich verjüngender Krater, deren Grund mit einem kleinen Lager verpilzter Algenzellen bedeckt war. Wir fanden darin die uns so wohl bekannten großen, dickwandigen,

gelbhülligen Dauerzellen der *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*); Abb. 44.

Die unter starker Vergrößerung betrachtete Oberfläche dieses Gesteins sah ein wenig aus wie diejenige eines Gletschers, auf dem viele dunkle Gesteinssplitter von verschiedener Größe unter der Wirkung ihrer Erwärmung im Sonnenlicht verschieden tief ins Eis eingedrungen sind. So wie die Steine durch ihre eigene Strahlenabsorption unter sich das Eis zum Schmelzen brachten und sich « aus eigenen Mitteln » den Weg in die Tiefe des Eises bahnten, so müssen wir uns das Eindringen der verpilzten Algenzellen in die Tiefe des Kalzitsubstrates denken. Sie gruben sich den Krater, in dem sie leben, selbst, sei es durch die bloße Wirkung der abgegebenen Atmungskohlensäure oder sei es durch die Ausscheidung organischer Säuren. Es liegt hier zweifellos ein Fall vor, wo epilithische Algen im Verein mit Pilzfäden das Gestein wirklich auflösen.

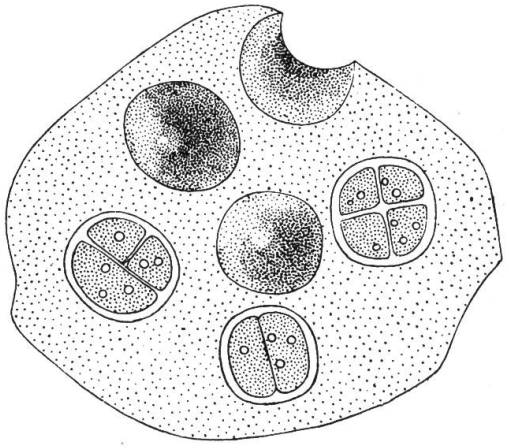


Abb. 44
Ausschnitt aus der Oberfläche eines Calcit-Bandes im Kalk mit korrodierenden Lagern von *Gloeocapsa Kützingiana*, st. *pleurocapsoides*. Vergr. ca. 800

Verlaufen in der äußersten Gesteinsschicht die Krater in ziemlich senkrechter Richtung zur Gesteinsoberfläche, so können sie sich nach der Tiefe zu verzweigen und schräg verlaufen, und unter der Einwirkung des vordringenden Algen-Pilz-Konsortiums entstehen Quergänge und Höhlungen, an deren tiefsten Stellen die verpilzten Algen sitzen. Durch die Vereinigung von Gängen und Höhlungen wird das Gestein tiefgreifend zernagt. Die Spannungen, die infolge von Temperaturschwankungen entstehen, führen zum Einsturz solcher fast mikroskopisch kleiner Gewölbe und Gesteinsbrücken. Ausweitungen durch Quellung der Pilz- und Algenzellen tragen das ihrige bei, und so schreitet der Zerfall des Gesteins vorwärts, sicherlich eine Folge der Zernagung durch verpilzte Algen.

Da derartigen Beobachtungen für die Beurteilung der Algen als gesteinsauflösenden Pflanzen entscheidende Bedeutung zukommt, prüften wir in den Friedhöfen von Schaffhausen die Grabsteine, die während

verschieden langer Zeit und bis zu hundert Jahren im Freien gestanden hatten, genau auf die eventuelle Besiedelung durch endolithische Algen. Dabei beobachteten wir, daß im Laufe von fünf bis zehn Jahrzehnten die ursprünglich glatt geschliffene Oberfläche des feinkörnigen weißen Marmors leicht aufgerauht worden war. Da in den meisten Fällen jede Vegetation darauf fehlte (den Flechten war offenbar die Oberfläche noch nicht rauh genug), so muß die Wirkung ganz den Atmosphärilien, insbesondere der Kalklösung durch CO_2-haltiges Regenwasser zugeschrieben werden. Auf manchen südexponierten Flächen der ältesten (80—100 Jahre alten) Grabmäler aus weißem Marmor waren aber mit starker Lupe auch bereits jene dicht gedrängten, kraterförmigen Vertiefungen (bis zu 1 Millimeter tief), wie wir sie im Kalzit beobachteten und beschrieben, sichtbar, und wiederum war ihr Grund mit den verpilzten Zellen der Alge *Gloeocapsa Kützingiana* und dann und wann auch grüner *Cystococcus*-Zellen bedeckt; pilzfreie Algen fanden wir in solchen Vertiefungen nicht. Der stark besonnte Standort, wie ihn die nach Süden exponierte Seite eines freistehenden Blocks weißen Marmors im Emmersberg-Friedhof zu Schaffhausen darstellt, ist ja ganz allgemein nicht der Wuchsort freier Algen, sondern kann nur von Flechten besiedelt werden. So führten uns die diesbezüglichen Beobachtungen am weißen Marmor, gesamthaft betrachtet, zu der Auffassung, daß die Gesteinsalgen, von denen in der vorliegenden Arbeit die Rede ist, nicht imstande sind, das Gestein chemisch aufzulösen. Da sie aber im Verein mit Flechtenpilzen den Fels anzugreifen vermögen, so muß diese Wirkung auf den Pilzbefall zurückgeführt werden.

Daß Flechten an der Zerstörung der Oberfläche des Kalkgesteins regen Anteil haben, steht wohl außer jedem Zweifel. Wir kennen die hohlkugeligen Grübchen, die im Gestein entstehen, wenn zum Beispiel *Verrucaria*-Flechten zerfallen und die Fruchtkörper aus ihren Höhlungen herausfallen. Auch haben wir gesehen, daß die Gonidienschicht solcher Flechten ins Innere des Substrates verlegt wird. Sie ist es, die beim Aufschlag mit dem Hammer auf dem Gestein jenen lebhaft grünen Fleck hervorbringt, den Oettli beschrieb und der in der Literatur immer wieder zitiert wird. Noch tiefer im Substrat als die Gonidienschicht liegt die Rhizoidenzone, die aus Pilzhyphen besteht und die offenbar durch Auflösung des Kalks der Flechte den Weg ins Innere des Gesteins schafft.

Wir widmeten der Frage, ob auch freie *Gloeocapsa Kützingiana* diese Gesteinszerstörung herbeiführen könne, viel Aufmerksamkeit, und in einigen Fällen, insbesondere in den Materialien vom Creux-du-Van, von St-Cergue (La Dôle), von Beringen und von Felsberg (Kt. Graubünden), glaubten wir tatsächlich, in den beschriebenen kleinen Vertiefun-

gen im Kalk, insbesondere in reinen Kalzit-Bändern, pilzfreie Lager der *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*) gefunden zu haben. Damit ist freilich der Beweis, daß diese Alge für sich allein den Kalkstein zu korrodieren vermöge, noch nicht erbracht. Diese Beobachtung mag aber dazu anregen, dieser Frage vertiefte Aufmerksamkeit zu schenken.

c) Im Gebiet des Molassesandsteins

An der Oberfläche des Molassesandsteins zeigen die Algen bald zerstörende, bald konservierende Wirkung. Die abbauende Tätigkeit läßt sich namentlich an Stellen nachweisen, wo der Stein mit schleimigen, an der Unterlage festgeklebten Lagern von fädigen Blaualgen (Nostocaceen, Scytonemataceen, Oscillariaceen usw.) bedeckt ist. Versiegt am Standort das Wasser, so vertrocknen die Algenlager, lösen sich an ihrem Rande von der Unterlage, rollen sich über ihrem mittleren Lagerteil zusammen und fallen schließlich ab. Da nun die Klebkraft der Einzelfäden untereinander und an der Gesteinsoberfläche größer ist als die Kohäsion der verkitteten Sandpartikel im Gestein, so wird bei der Loslösung eines jeden Algenlagers auch gleichzeitig eine mehr oder weniger dicke Schicht des Sandsteins abgehoben. In der darauffolgenden Regenperiode bedeckt sich der Fels aufs neue mit Blaualgen, und so folgen sich Neubesiedelung und Ablösung in regelmäßiger Folge, und jedesmal, wenn die gebildete Algendecke abfällt, wird auch eine oberflächliche Schicht des Substrats mitgenommen.

Eine gegenteilige Wirkung zeigen namentlich die kalkspeichernden Rivulariaceen *Rivularia, Dichothrix* usw. Sie werden durch den zwischen ihren Fäden gefällten Kalk solid an die Unterlage festgekittet und können, wenn sie in dichtem Bestand eine Felsfläche bedecken, darauf eine geschlossene Kalkkruste ausbilden, die kompakter und härter ist als die Sandsteinunterlage. Diese kann dadurch der zerstörenden Einwirkung der Atmosphärilien entzogen, d. h. gegen den Zerfall geschützt sein. Das Bett des Schwarzwassers und der Sense im Gebiet von Schwarzenburg ist an manchen Stellen mit einem solchen, durch *Rivularia Biasolettiana* hervorgebrachten Kalkpanzer ausgekleidet, der so hart und mit der Unterlage so fest verbunden ist, daß man Mühe hat, ihn mit Hammer und Meißel vom Sandstein loszubekommen.

Auf besonders weichem Molassesandstein, wie er vielerorts, z. B. an den Ufern der Sense, des Schwarzwassers, der Limmat (Wettingen) und des Rheins (Buchhalde bei Flurlingen, Eglisau) ansteht, kann schon das Geflecht unverkalkter Fadenalgen (*Trentepohlia* und viele Blaualgen) der Gesteinsoberfläche einen Schutz vor Absandung gewähren. Solche von Algen bewachsene Stellen können dann (z. B. auf einer

geneigten Wand) etwas erhöhte Inseln darstellen, an deren Rand ringsum der Stein fortwährend abblättert.

Daß Flechten auf den Sandstein zerstörend einwirken können, kann vielfach sowohl am natürlich anstehenden Fels wie auch an Kunstbauten, Grabmälern usw. mit aller Deutlichkeit festgestellt werden. Im Waldfriedhof Schaffhausen stehen Sandsteingrabmäler, auf deren Oberfläche sich im Laufe von 22 Jahren lepröse Lager endolithischer Flechten von einer Größe bis zu 6 cm im Durchmesser entwickelten. Während rings um sie herum der Stein hart und unverwittert erhalten ist, zeigt er sich unter dem Flechtenlager bis in eine Tiefe von 2—3 mm derart aufgeweicht, daß das lockere Material der Gesteinskörnchen, zwischen denen das Bindemittel aufgelöst ist, mit dem Fingernagel oder einem Pinsel abgelöst werden kann. An einem andern Grabstein auf dem Steig-Friedhof in Schaffhausen beobachteten wir ganze Höhlungen von einer Tiefe bis zu 8 mm, die von dem zentralen Teil des Flechtenlagers überwölbt waren. Am Grunde der Höhlung lag der Staub der aus dem Gesteinsverbande gelösten Sandkörnchen.

Wie weit in einem solchen Fall die Flechte durch die Ausscheidung von Säure das Bindemittel auflöste und wie weit dem in und unter dem Thallus zurückgehaltenen Wasser die Auflockerung des Gesteins zugeschrieben werden muß, ist schwer abzuschätzen. Jedenfalls reicht die auflösende Wirkung viel tiefer, als die Rhizoidenschicht der Flechte ins Gestein eindringt. Wir möchten darum in erster Linie die vermehrte Wasserspeicherung, d. h. die Verlangsamung bzw. Verhinderung der Austrocknung des Substrates für diese Wirkung verantwortlich machen. Daß der von der Flechte durchwucherte Standort tatsächlich feuchter ist als die flechtenfreie Gesteinsoberfläche, kommt auch darin zum Ausdruck, daß die Flechte in ihrem zentralen Teile rascher wächst als im trockeneren Gebiete ihrer Ränder. Dies hat zur Folge, daß sich der Thallus in seiner Mitte staucht und hochwölbt, wie dies auf Tafel 19 *b* deutlich zu sehen ist.

Tatsächlich hat das CO_2-reiche Wasser der Niederschläge, das an der Oberfläche des Sandsteins abfließt, für sich allein eine starke gesteinsauflösende Wirkung. Das zeigt sich wiederum sehr eindrucksvoll an Grabmälern im Waldfriedhof. Ist ihre Oberfläche dem reichlich abtropfenden Wasser der Baumtraufe ausgesetzt, so kann schon nach zwanzig Jahren die oberflächliche Schicht eines Steins bis in die Tiefe von mehreren Zentimetern aufgeweicht, abgeblättert und weggewaschen sein, ohne daß Algen, Flechten oder Moose sich darauf anzusiedeln Gelegenheit gehabt hätten. Aber eine derart rasche Verwitterung tritt auch zutage an Gedenksteinen, die nicht im Bereiche der Baumtraufe, sondern frei stehen, deren Kopfstück aber durch spezielle Linienführung

und Verzierungen vom Künstler so geformt wurde, daß das Regenwasser sich an bestimmten Stellen ansammelt und abfließt. Solche Steine zeigen schon nach 10—15 Jahren deutliche Schadenwirkung, die ausschließlich dem abfließenden Wasser zuzuschreiben ist.

Auf die « Schalenbildung », eine häufige Erscheinung namentlich bei Molassegesteinen, in geringerem Maße aber auch bei Graniten und Gneisen, weist De Quervain (1938) hin. Unter einer völlig intakt bleibenden Außenschicht bilden sich parallel zur Außenfläche wenige millimeter- oder zentimetertiefe Zonen mit starker Auflockerung des Gesteins, die so weit gehen kann, daß die äußere Schale den Zusammenhang mit dem innern, intakt bleibenden Gestein verliert, so daß größere oder kleinere Flächen abgehoben werden können oder von selbst abfallen. Von außen sieht der Stein völlig intakt aus, bis sich dann plötzlich der im Innern weit fortgeschrittene Schaden zeigt. Solche Erscheinungen treten namentlich an Molassesandsteinen, vor allem an der granitischen Molasse des Alpenrandes auf. Nicht selten bilden sich dort mehrere Schalen, durch lockere Zwischenschichten getrennt, untereinander aus, so daß kurz nach dem Ausbrechen der ersten eine zweite oder gar dritte Abschalung eintritt. Nach De Quervain macht sich die Abschalung bei granitischen Sandsteinen nach 20—40 Jahren, manchmal schon früher, bemerkbar. Auslaugung des Kalkbindemittels und Salze, die aus Rauchgasen gebildet werden, wie Sulfate von Kalzium, Magnesium und Natrium mit Veränderung des Volumens bei wechselnder Feuchtigkeit sind an der Schalenbildung in erster Linie beteiligt. Frostwirkung soll dagegen nach De Quervain nur von untergeordneter Bedeutung sein. Wir haben die dunkeln Streifen, die an Felswänden herablaufen und durch den dichten Bestand von Blaualgen hervorgebracht werden, als Tintenstriche bezeichnet. Solche treten, wie wir weiter oben gesehen haben, auch an Grabsteinen, Denkmälern, Staumauern und Gebäulichkeiten auf.

Nun soll man sich aber hüten, alles, was an dunkeln Streifen auf dem Gestein sichtbar ist, als Tintenstriche zu deuten. Im Gebiete der Städte, in Industriezentren und in der Umgebung von Unternehmungen der chemischen Industrie können sich auf den Außenmauern von Kalk- und Kunststeinbauten dunkle, fast schwarze, scharf umgrenzte Bänder, Streifen und unregelmäßige Flächen innert weniger Jahre einstellen, ohne daß an ihrer Bildung irgendwelche Vegetation beteiligt wäre. Bei genauem Zusehen erkennen wir alsdann, daß es, wie im Gebirge, die Abflußbahnen des Rieselwassers sind, die die dunkle Färbung zeigen, während die dem Regen, namentlich dem Schlagregen ausgesetzten Flächen « sauber » bleiben und die natürliche, gelbgraue Farbe des

frischgebrochenen Kalks beibehalten. An den Rieselwasserbahnen setzt sich beim Verdunsten des Wassers ein Teil des gelösten Kalks nieder und bildet eine Kruste (Zäpfchensinter). Da an solchen Stellen vielfach Staub und Ruß angeweht werden, setzen solche Partikel sich auf der nassen Oberfläche fest, und diese nimmt ein rußiges, schmutziges Aussehen an. An den regengewaschenen Stellen solcher Mauern dagegen fehlt nicht nur die Krustenbildung, sondern durch den Gehalt an Kohlen- und schwefliger Säure (in Industriegebieten) wird die oberflächliche Schicht chemisch angegriffen und mit ihr der Flugstaub immer aufs neue abgewaschen. Solche Verhältnisse treten in auffallend deutlicher Ausbildung zutage, z. B. am Land- und Forstwirtschaftsgebäude der Eidgen. Technischen Hochschule in Zürich, in dessen Nähe das Fernheizwerk und das Chemiegebäude der ETH stehen.

Fassen wir der Übersicht halber die Erscheinungen zusammen, auf Grund derer wir den Einfluß von Algen und Flechten auf die Gesteinszerstörung zu beurteilen haben, so sehen wir :

a) Auf dem Silikatgestein :

1. Die Untersuchung der epilithischen Algen gab keinerlei Anhaltspunkte, die auf einen chemischen Angriff auf die Gesteinsunterlage schließen ließen.
2. Die Algen, die Feinspalten und Risse im Gestein in dünner Schicht ausfüllen, wirken nicht gesteinsauflösend, können aber dadurch, daß sie in und zwischen ihren Zellen Wasser mit starken Kräften zurückhalten, auf indirektem Wege (Quellung und Eisbildung) zu einer Erweiterung der bewohnten Feinspalten beitragen.
3. Flechten dringen in die feinsten Risse und Spaltfugen des Gesteins und in einzelne der dasselbe konstituierenden Kristalle ein und befördern durch das Heranwachsen ihres Lagers, ferner durch Quellung und eventuelle Eisbildung, also auf mechanischem Wege, in sehr wirksamer Weise die Zerstörung (Aufblätterung) der Unterlage.

b) Auf dem basischen Gestein :

4. Die glatte Oberfläche des Kalkgesteins kann durch die ausschließliche Wirkung atmosphärischer Kräfte, insbesondere durch die Auflösung durch CO_2-haltiges Wasser, durch Abschuppung und Abschalung infolge von Temperaturschwankungen und damit verbundener oberflächlicher Sprengung, sodann durch Winderosion usw. aufgerauht werden, d. h. zu einer in kleine und kleinste Erhebungen und Vertiefungen aufgelösten Fläche werden. Pflanzen sind dabei nicht wesentlich beteiligt. (Diese Oberflächenzerstörung geht im allgemeinen zu rasch vor sich, als daß

man eine Bakterientätigkeit dafür in wesentlichem Maße verantwortlich machen könnte.)

5. Den Algen, die in unserm Untersuchungsgebiet die epilithische Vegetation bestimmen, kann im allgemeinen keine gesteinsauflösende Wirkung nachgewiesen werden.
6. Auch die in Feinspalten und Haarrissen vegetierenden Algen sind nicht imstande, das Gestein aufzulösen.
7. Den endolithischen Flechten (z. B. *Verrucaria*-Arten usw.) kommt starke gesteinslösende Wirkung zu.
8. Flechten, die in Feinspalten und Gesteinslamellen des Kalksubstrats hineinwachsen, können wie diejenigen des Silikatgesteines durch Wachstum, Quellung und eventuell Eisbildung die bewohnten Spalten ausweiten und dadurch zum Zerfall des Gesteins wesentlich beitragen.
9. Algen, die (besonders schön sichtbar auf dem weißen Kalzit) kraterförmige Vertiefungen in die Unterlage hineingefressen haben, erwiesen sich in den meisten beobachteten Fällen als verpilzt. Obschon also die morphologische Konstituierung des Algen-Pilz-Konsortiums noch nicht vollzogen war (eine Rhizoidenschicht war noch nicht ausgebildet), so müssen solche Stadien doch zu den Flechtengebilden gerechnet werden, und die kalklösende Wirkung ist darum nicht den Algen, sondern dem Konsortium und in diesem in erster Linie dem Pilz zuzuschreiben.

Betrachten wir nun im Anschluß an diese eigenen Beobachtungen die Ergebnisse, zu denen andere Autoren in neueren Untersuchungen gelangten. Die erste grundlegende Arbeit, die sich mit der Vegetation des nackten Gesteins befaßt, ist diejenige von Diels (1914) über die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Sie behandelt hauptsächlich eine nach SSE exponierte kahle Felswand im Dolomit an der Westseite des Weißlahntales am Südfuße des Schlern auf einer Höhe von 1280 m ü. M. Über die Felsvegetation schreibt Diels (l. c., S. 507) : « Der Fels stellt sich dar als der Schauplatz eines reichen organischen Lebens und einer gesetzmäßig gegliederten Vegetation. Weitaus die Hauptmasse dieser Vegetation ist gebildet von echten „Lithophyten“ im Sinne von Oettli, von Pflanzen also, die den völlig nackten Fels zu besiedeln vermögen. Solche Lithophyten sind bei uns nur Kryptogamen. Ökologisch zerfallen sie im Gebiete — und wahrscheinlich auf der ganzen Erde — in zwei ganz verschiedene Gruppen. Die einen sind Epilithen : sie leben an der Oberfläche des Felsens und sind Luft und Licht voll ausgesetzt. Die andern sind Endolithen; sie wachsen unter der Ober-

fläche im Gesteine selbst und empfangen Luft und Licht nur in geringfügigen Quantitäten. Diese Unterschiede bedingen pflanzengeographisch die primäre Scheidung der Lithophyten in eine Formation der exolithen und eine der endolithen.»

Über diese « Formation der Endolithophyten » führt Diels alsdann weiter aus : « Man gewahrt an den senkrechten Dolomitwänden meist nur verhältnismäßig wenige breitere Spalten im Fels. Größer ist die Zahl der feinen Sprünge, die man mit der Lupe erkennt. Aber weitaus die meisten Sprünge sind direkt überhaupt nicht zu sehen; sie werden erst wahrnehmbar, wenn man das Gestein mit kräftigem Hammer bearbeitet. Dann zeigen sich mancherlei feine und feinste Spältchen. Sie zerklüften den Fels nach allen Richtungen und kommunizieren schließlich mit den natürlichen Poren des Gesteins, das ein Aggregat von unzähligen kleinen Rhomboedern bildet, die sich nur an einzelnen Stellen berühren.

Sehr viele dieser feinsten Spalten sind in ihren unweit der Gesteinsaußenfläche gelegenen Partien bewohnt von Algen, welche eine als endolithisch zu bezeichnende Formation bilden. Der Endolithismus dieser Algen deckt sich nicht genau mit dem der endolithischen Flechten oder dem der Bohralgen, denn er ist entwicklungsgeschichtlich verschieden. Er geht nicht direkt von der Oberfläche des Gesteins aus, bleibt auch nicht damit in Verbindung wie bei jenen Flechten zur Zeit der Apothecien-Reife. Seine Emanzipation von der Oberfläche ist viel gründlicher. Ein Irrtum, wie der von Zukal, die Organismen seien das Primäre, die Kalkrinde darüber entstände als ihr Ausscheidungsprodukt, könnte hier gar nicht aufkommen. Es ist also kaum möglich, für diese Pflanzen eine andere Bezeichnung zu wählen wie eben „Endolithen".»

Die Erscheinung, die Diels in diesen Zeilen beschreibt, ist also sehr weitgehend dieselbe, die auch wir vielfach beobachteten, und auch die Erklärung ihres Entstehens stimmt mit der von uns gegebenen völlig überein. Wichtig ist dabei die Tatsache, daß es sich um eine Vegetation handelt, die sich den Weg in die Tiefe des Gesteins nicht selbst gebohrt hat, sondern die, einem feinen Wasserfilm folgend, durch bereits vorgebildete Risse und Ritzen nach der Tiefe vordrang. Wir möchten, im Gegensatz zu Diels, die Vegetation solcher Feinspalten und Haarrisse lieber abgetrennt wissen von der Vegetation der eigentlichen Endolithen, die sich die Höhlungen, in denen sie leben, selbst schufen. Vielleicht entspricht ihrer biologischen Eigenart die Bezeichnung « Mikrochasmophyten » am ehesten. Wir schließen uns damit Bachmann an, der Diels' « endolithische Formation » ebenfalls als Spaltenbewohner bezeichnet.

In dieser Vegetation feinster Spalten und Risse findet Diels als dominierendes Element eine kleinzellige *Gloeocapsa,* die er als dem Kreise der *Gloeocapsa punctata* angehörend betrachtet, sodann *Aphanothece, Trentepohlia aurea, Lyngbya* cf. *foveolarum* und *Nostoc* sp. In vielen von uns untersuchten Feinspalten lag eine ähnliche Artenzusammensetzung vor. In den meisten Fällen aber dominierte *Gloeocapsa sanguinea.* In geringer Tiefe unter der Gesteinsoberfläche sind ihre Hüllen noch verhältnismäßig intensiv rot bzw. violett gefärbt, je nach dem Substrat, in größerer Tiefe dagegen sind sie völlig farblos, vielfach auch kleinzellig, d. h. in einem nannozytösen Zustande, in dem sich die Alge von *Gloeocapsa punctata* kaum unterscheidet.

Schon Diels (l. c., S. 517) fiel es auf, daß diese dünne Schicht der Feinspaltenalgen nach innen zu scharf begrenzt ist und daß sie im allgemeinen 6—8 mm unter der Oberfläche ihr Ende findet. Er deutet diese Tatsache durch die Begrenzung, welche durch die rasche Abnahme der Lichtstärke ausgeübt wird. Diese Überlegung ist gewiß richtig; doch scheint uns, daß die Reserve des in den Feinspalten zurückgehaltenen Wassers dabei wohl ebenso entscheidend ins Gewicht fällt. Auf Kalk, Dolomit und Silikatgestein beobachteten wir nicht selten Feinspalten, die bis in die Tiefe von mehreren Zentimetern von Blaualgen ausgekleidet waren. Wir erklären uns diese Tatsache durch das tiefere Eindringen des Wassers. Die außerordentliche Genügsamkeit, die diese Algen gegenüber dem Lichtklima ihres Standortes verraten, kommt dabei noch verstärkt zum Ausdruck, und dies ist um so erstaunlicher, als dieselben Arten, namentlich *Gloeocapsa sanguinea,* das ungeschwächte, direkte Sonnenlicht, das im Gebirge auf die Gesteinsoberfläche fällt, ohne Schaden ertragen.

Hinsichtlich der Entstehungsgeschichte der « endolithischen Formation » (Diels), in unserer Sprache ausgedrückt, der Algenvegetation der Feinspalten, macht Diels (l. c., S. 520) folgende Überlegungen :

« Die Hauptfrage dabei betrifft die Rolle der Algen bei Bildung ihrer Wohnräume. Nach meinen Beobachtungen möchte ich annehmen, daß die Besiedelung ausgeht von den durch andere Kräfte, wie thermische Schwankungen, Frost usw., gebildeten feinen Spalten, daß dann aber die Algen selbständig diese Spalten sowohl in Länge und Breite ausdehnen wie auch mit seitlichen Verzweigungen versehen.

Ein Hineinfressen in die Kristalle jedoch, wie es Bachmann von den Kalkflechten beschreibt und abbildet, habe ich bei diesen Algen nicht wahrgenommen. Die Algen entziehen durch ihre Gallerthülle hindurch der Bikarbonatlösung einen Teil der Kohlensäure, der einfachkohlensaure Kalk fällt aus und häuft sich an. Ob auch Ausscheidungen

der Algen beteiligt sind, wie bei den perforierenden Arten, bedarf weiterer Untersuchung. Ich habe dafür keine Anzeichen. N a d s o n gibt an, bei *Gomontia, Ostreobium* und *Mastigocoleus* werde Oxalsäure ausgeschieden, die den kohlensauren Kalk des Substrates auflöse und einen Niederschlag des oxalsauren Kalksalzes liefere. Es wäre möglich, daß auch die Dolomit-Endolithen solche chemischen Umsetzungen zustande brächten.

Ob sie nun aber hauptsächlich physikalisch oder daneben auch chemisch ihre Wirkungen ausüben, jedenfalls greifen diese endolithen Algen wesentlich ein bei der allmählichen Zerstörung des Felsens. In dieser Hinsicht gilt auch von ihnen, was N a d s o n (l. c.) von den kalkbohrenden Algen sagt: „Ihre Rolle, obwohl auf den ersten Blick nicht sehr bemerkbar, ist doch in Wirklichkeit eine grandiose." Auch sie lockern langsam aber hartnäckig das Gefüge des Felsens und erleichtern so den atmosphärischen Kräften ihre zerstörende Arbeit, wobei sie zugleich das Calcium von neuem in seinen großen Kreislauf hineinziehen.»

Wie wir bereits weiter oben erwähnten, hangen solche Überlegungen ohne einwandfreie experimentelle Bestätigung in der Luft. Da wir Experimentalversuche dieser Art nicht durchführen konnten, so geben wir die Auffassung D i e l s, die wohl derjenigen der meisten Biologen entspricht, der Vollständigkeit halber, aber ohne weiteren Kommentar, wieder.

Auffallend ist, daß D i e l s nichts von einer Kalkinkrustation seiner epilithischen Algen erwähnt. Offenbar spielt sie auf dem Dolomitgestein seines Untersuchungsgebietes eine weit geringere Rolle als in den schweizerischen Kalkalpen, im Jura und auch im Mittelland. In unserm Gebiet (Arosa, Davos usw.) sind die « Graubänder » auch auf dem Dolomit der Ort starker Kalkfällung, verursacht namentlich durch *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*). Diese Alge bringt, wie wir verschiedentlich zu erwähnen Gelegenheit hatten, algendurchsetzte Krusten von einer Mächtigkeit bis zu mehreren Zentimetern zur Ausscheidung.

Eine ganz ähnliche Vegetation, wie sie D i e l s und uns vorlag, beschreibt B a c h m a n n (1915) auf das genaueste. Er kommt aber im Gegensatz zu uns zu dem Schluß, daß die von ihm untersuchten Algen eine « ungemein lebhafte Bohrwirkung » auf das Kalkgestein ausübten. Da es sich, wie wir sehen werden, in B a c h m a n n s Untersuchungen um dieselben Algen handelt, die auch uns in der vorangehenden Beschreibung vorlagen, und da überdies seine Gesteinsproben z. T. in den gleichen Gebieten gesammelt wurden wie die unsrigen, so erscheint uns ein Eintreten auf die grundlegende Arbeit B a c h m a n n s notwendig.

Die Materialien, die B a c h m a n n untersuchte, stammten aus den oberdevonischen Kalken von Plauen, aus den Kalken der Aareschlucht

bei Meiringen und der Tobelschlucht unterhalb des Dorfes Amden am Nordrande des Walensees, schließlich aus Oesterreichisch-Kroatien. Bachmann schreibt dazu (l. c., S. 46) : « Die devonischen Kalkklippen bei Reusa und der als „Weißer Stein" bezeichnete Kalkfels am linken Elsterufer bei Plauen sind meist mit epi- und endolithischen Kalkflechten bewachsen. Aber manche bis quadratmetergroße Flächen erscheinen dem unbewaffneten Auge völlig nackt und erst bei Lupenbetrachtung stellenweise wie mit kleinen, schwarzen Pünktchen überstreut. Weil ich diese für Flechtenanfänge hielt, stellte ich Dünnschliffe her und untersuchte die Pünktchen nach Auflösung des Kalkes in Salzsäure mikroskopisch. Dabei zeigte sich die auffallende Tatsache, daß die mächtigste Zone aller Kalkflechten, die sog. Rhizoidenzone, völlig fehlte, daß die schwarzen Körperchen dem Kalk nur anklebten, nicht aber durch Hyphen in ihm tief verankert waren. Wie winzig sie sind, geht aus der Tatsache hervor, daß auf einem Flächenschliff von 3 mm² Flächeninhalt 12 derselben mit einem ungefähren Durchmesser von 40 μ, höchsten 40 : 80 μ und außerdem noch zahlreiche kleine schwarze Pünktchen von 6—12 μ Durchmesser gleichmäßig verteilt waren. Die kleinsten sind einfache Kugeln, dann folgen Vierer- und Achterpakete von würfelförmiger Gestalt : die meisten sind vielzellige, kegel-, schalen- oder walzenförmige Körper von gelbbrauner Färbung und so dunkelm Ton, daß die einzelnen Zellen nur bei weitgeöffneter Blende einigermaßen, ganz deutlich erst nach Behandlung mit Chlorkalklösung und Salzsäure erkennbar sind. In stark alkalischem Kaliumhypochlorit erfolgt ebenfalls Aufhellung, außerdem aber auch Quellung der Zellwände, die dann, wenn auch nicht an allen Stellen, Schichtung erkennen lassen. Die knorpelartig harten Zellkomplexe, wohl zur Sektion *Xanthocapsa* Nägeli der Gattung *Gloeocapsa* Kützing gehörig, bilden in Feuchtigkeitsperioden Auswüchse mit fast farblosen Wänden, gelblichem Inhalt und deutlich erkennbarem Zellaufbau.»

Aus dieser Beschreibung Bachmanns und den dazugehörigen Abbildungen geht eindeutig hervor, daß es sich dabei um *Gloeocapsa Kützingiana* im st. *pleurocapsoides* und in wenigzelligen vegetativen Zuständen handelt, also um dieselbe Alge, die uns in so vielen Proben vorlag und auch von uns (freilich hauptsächlich in verpilztem Zustande) als kalkbohrend erkannt wurde.

In einem weiteren Material, das aus dem Kalk der Aareschlucht stammte, lagen andere Algen vor, nämlich (l. c., S. 50) « eine *Gloeocapsa*, deren farblose Gallerthüllen durch Salzsäure rot gefärbt werden. Sie ähnelt der *Gl. atrata* (Turp.) Kütz., durch die rote Färbung ihrer Gallerthüllen aber auch *Gl. sanguinea* (Ag.) Kütz., die freilich von Natur rot

aussieht. Außerdem konnte Prof. Schorler, der die Algen bestimmte, Fadenstücke von *Scytonema,* wahrscheinlich *myochrous* (Dillw.) Ag. und von *Petalonema crustaceum* (Ag.) Kirchn. auf der dunkelgrauen Oberfläche des Kalkes nachweisen — und in der eingesandten Auflösung einer Kalkprobe ganz vereinzelt zwei weitere interessante Vertreter der Kalkalgen, nämlich einen Faden von *Foreliella perforans* Chodat und von *Gongrosira codiolifera* Chod. ».

In der der *Gloeocapsa atrata* ähnlichen Alge liegt zweifellos eine *Gloeocapsa sanguinea* vor, deren Hüllen infolge geringer Belichtung nur sehr schwach gefärbt waren, immerhin so stark, daß sich bei Behandlung mit Salzsäure der Umschlag nach Rot deutlich einstellte. Die genannten Algen sind dieselben, die wir an ökologisch ähnlichen Stellen immer wieder beobachteten — ausgenommen die beiden Grünalgen *Foreliella perforans* und *Gongrosira codiolifera,* die in Bachmanns Material in je einem Faden vorlagen. (Die Verantwortung für die Richtigkeit der Bestimmung so hochkritischer Arten, auf Grund eines einzigen, durch Auflösung des Kalks gewonnenen Zellfadens, überlassen wir gerne dem Autor !) Auch in den bei Amden gesammelten Materialien sollen nach Bachmann dieselben Arten vorgelegen haben. Sie stammen zum Teil von denselben Stellen, an denen auch wir unsere im Kapitel « Churfirsten » beschriebenen Proben gewonnen hatten, nämlich aus der Gegend von Betlis und des Beerenbaches (Serenbachfall). Wir gelangten aber zu Untersuchungsergebnissen, die zu denjenigen Bachmanns in scharfem Gegensatz stehen.

Bachmann (l. c., S. 51) schreibt : « Die Oberfläche des Kalks wird bis in eine Tiefe von 1,5 mm kreideweiß, porös und so weich, daß es nicht schwer fällt, kleine Stückchen mit der Spitze des Skalpells abzubrechen. Zweitens nimmt die Oberfläche zahlreiche kleine und große Rauhigkeiten an, so daß sie eine gewisse Ähnlichkeit mit der Dielsschen Abbildung Nr. 5 hat. Durch Klüfte, die bis auf den rauhen Kalk hinabreichen, wird die weiße Schicht in Wülste und blumenkohlartige Gebilde zerlegt, die aber doch so eng aneinanderhängen, daß sie eine einzige Platte bilden. An manchen quadratzentimetergroßen Stellen ist diese jedoch bis auf einzelne stehengebliebene Pfeiler oder Säulchen abgetragen, offenbar durch die Tätigkeit des Wassers. Bewohnt wird diese poröse Kalkschicht vorherrschend von einzeln liegenden oder zu zweit oder dritt verwachsenen *Chroococcus*-Zellen. Sie sind olivenbraun gefärbt, kugelrund und haben einen Durchmesser von ungefähr 8—10 μ. Wohl ebenso häufig kommt eine *Gloeocapsa*-Art vor, deren Gallertwände von Salzsäure rot gefärbt werden. Viel seltener ist eine *Aphanothece,* daran kenntlich, daß ihre kleinen, länglichen Zellen in eine strukturlose

Gallerte eingebettet sind. Der Zellgröße nach steht sie der *A. caldariorum* nahe. Von Fadenalgen habe ich nur dieselbe *Scytonema-* und *Petalonema*-Art wie im Kalk der Aareklamm und außerdem eine *Trentepohlia* beobachtet, diese aber nicht für sich allein, sondern immer in Gesellschaft von Hyphen. Hier handelt es sich demnach um einen Flechtenanfang, nicht um reine Algenbesiedelung. Wie diese Algen auf den Kalk einwirken, zeigen Dünnschliffe senkrecht zur Oberfläche des Kalkes am deutlichsten. »

B a c h m a n n beschreibt dann die Höhlungen, Klüfte und Krater in der oberflächlichen, porösen, weißen, von Algen durchsetzten Kruste, und diese Beschreibung stimmt in allen wesentlichen Punkten überein mit derjenigen, die wir von unserm eigenen Material aus dem Gebiete der Churfirsten gaben. Nur die Deutung ist eine andere.

B a c h m a n n nimmt ohne weiteres an, daß die genannten Algen, die er im Innern des porösen Mantels der Gesteinsoberfläche beobachtete, die Höhlungen selbst geschaffen, das Gestein also aufgelöst hätten. In unserm Material dagegen ließ sich nachweisen, daß der poröse Kalkmantel nicht eine von den endolithischen Algen ausgehöhlte Kruste darstelle, sondern daß umgekehrt solche Höhlen entstehen, wenn die durch Kalkfällung entstandenen Pusteln der Algenlager im Laufe ihres Wachstums zusammenfließen. Die Kruste gleicht derjenigen eines hart gewordenen, porösen Mörtels. Die Sandkörner in ihm würden den verkalkten Algenlagern der biogen gefällten Kruste entsprechen. Daß sich in diesen Höhlungen sekundär wiederum Algen ansiedeln und sie mehr oder weniger vollständig auskleiden, ist durchaus natürlich; denn dort wird ja Wasser während einer längeren Zeit kapillar festgehalten als an der stark besonnten Gesteinsoberfläche.

Wir dürfen eine oberflächliche Verwitterungsschicht, in der Algen vegetieren, nicht ohne weiteres auf die Tätigkeit dieser letzteren zurückführen; denn meist finden wir unweit neben solchen Stellen auch Verwitterungsschichten, die gleich aussehen, nur mit dem Unterschied, daß Algen und jede andere, von bloßem Auge sichtbare Vegetation darauf vollständig fehlen. Dies ist der Fall sowohl im Gebiet der Churfirsten als auch in vielen anderen Untersuchungsgebieten. Eine solche Verwitterungsschicht ist auf die rein physikalisch-chemische Einwirkung der atmosphärischen Kräfte zurückzuführen.

B a c h m a n n s Ausführungen treffen sich indes mit den unsrigen in einem wichtigen Punkte. Wir zeigten am Beispiel einer Vegetation endolithischer Algen in Kalzitadern, daß verpilzten Zellen von *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*) tatsächlich kalkbohrende Fähigkeit zukommt. Sie kommt höchstwahrscheinlich vielen anderen verpilzten

Algen, z. B. *Gloeocapsa sanguinea* u. a. ebenfalls zu. Nun ist in Bachmanns Beschreibung auch die Rede von solchen Lichenisierungen. Der Autor schreibt (l. c., S. 56): « Ein kleiner Teil der Amdener Kalkalgen (etwa ein Drittel der Oberfläche) ist bereits verpilzt, d. h. von einem kurzgliedrigen, dünnwandigen Hyphengeflecht befallen, mit dem zusammen es Flechtenanfänge darstellt. In viel höherem Grade habe ich dies an den kalklösenden Algen meines dritten Fundortes, des Karsts in Österreichisch-Kroatien, gefunden ».

Solche Flechtenanfänge können tatsächlich für die Bohrung von Kratern und Höhlen verantwortlich gemacht werden. Wesentlich ist aber dabei nach unsern Erfahrungen, daß es sich eben um Flechten und nicht um freie Algen handelt, wenn auch in diesem frühen Stadium die Morphologie der fertigen Flechte noch nicht in Erscheinung tritt und eine Rhizoidenschicht noch fehlt.

Es ist überraschend, daß in Bachmanns Artenliste des Amdener Kalks gerade die für den beschriebenen Standort am meisten charakteristische Alge *Gloeocapsa Kützingiana* st. *pleurocapsoides* fehlt. Dagegen will der erwähnte *Chroococcus* nicht recht in die Liste passen; denn keine Art dieser Gattung gehört auf ein Gestein, das « nie von fließendem Wasser benetzt » wird. Das ganze Bild klärt sich aber sowohl hinsichtlich der Assoziation als auch der kalkbohrenden Wirkung auf, sobald wir die Bezeichnung *Chroococcus* durch *Gloeocapsa Kützingiana* st. *pleurocapsoides* ersetzen. Wir sind dazu gewiß berechtigt, denn diese Alge hat im Zustande der Dauerzellen tatsächlich ein Aussehen, das mit den Gattungsmerkmalen von *Chroococcus* weitgehend übereinstimmt. Die Durchsicht mehrerer Herbarien lehrte uns, daß Dauerzellen verschiedener *Gloeocapsa*-Arten vielfach mit *Chroococcus*-Arten irrtümlich identifiziert wurden. Die in Frage stehende Alge fehlt überdies allen von uns durchgesehenen Herbarien, und erst Nováček hat auf sie aufmerksam gemacht. Während dieser Forscher in ihr aber eine distinkte Art sah, sahen wir, wie bereits weiter oben erwähnt wurde, uns genötigt, sie als die Standortsform extrem trockener und stark besonnter Stellen der Art *Gloeocapsa Kützingiana* zuzuordnen.

Auf eine bedeutsame Vegetation endolithischer Algen macht Ercegović (1932) in seiner Beschreibung der Algenvegetation der dalmatinischen Meeresküsten aufmerksam. Nach diesem Autor bergen die Kalkfelsen des adriatischen Küstengebietes eine reiche Algenvegetation. In ihr lassen sich drei Gürtel unterscheiden, eine zutiefst gelegene, der stärksten Brandung ausgesetzte Zone von Endolithen, darüber eine zweite, in der die hemiendolithischen Formen vorherrschen und schließlich auf den mehr landeinwärts gelegenen Felsen eine Algenvegetation, in der die Epilithen weit vorherrschen.

In der in unserm Zusammenhang interessantesten erstgenannten Zone der endolithischen Algen liegen ganz andere Formen vor als in unserm eigenen Untersuchungsgebiet, auch sind die ökologischen Verhältnisse ganz andere. Ein Vergleich der Untersuchungsergebnisse Ercegovićs mit den unsrigen erübrigt sich daher. Doch werden wir auf die interessanten Beobachtungen dieses Autors an anderer Stelle mehrfach zurückzukommen Gelegenheit haben.

10. Kapitel

Was sind Lithophyten?

Max Oettli (1905) der u. W. als einer der ersten Botaniker die Felsvegetation einer grundlegenden Betrachtung unterzog, bezeichnet als « Felspflanzen » oder « Petrophyten » : « alle diejenigen auf Felswänden oder Blöcken wachsenden Pflanzen, welche imstande sind, als erste unter ihresgleichen den Fels dauernd zu besiedeln und in Verbreitung oder Bau eine mehr oder weniger ausgeprägte Abhängigkeit von dem Fels als Unterlage erkennen lassen ». Sie lassen sich gliedern in « Lithophyten » und « Chomophyten ». Die ersteren leben auf dem nackten Fels und rekrutieren sich ausschließlich aus dem Reiche der Kryptogamen, die letzteren, die Chomophyten, bedürfen eines Felsstandortes, auf dem sich anorganischer oder organischer Detritus angesammelt hat. Solches Feinmaterial kann auf dem Fels liegen, und die darauf hochkommenden Pflanzen sind dann « Exochomophyten », oder es kann Vertiefungen, Risse und Spalten erfüllen, und die dort wachsenden Pflanzen werden dann « Chasmophyten » genannt. Unter den Exochomophyten und den Chasmophyten sind neben Kryptogamen viele Phanerogamen vertreten.

Mit Recht schließt Oettli (l. c., S. 19) ausdrücklich vom Begriff « Felspflanzen » aus : « alle Arten, die wohl auf der Felswand vorkommen, aber nicht unter den oben umschriebenen Begriff fallen. *Parnassia palustris* z. B., die sich hie und da vereinzelt in Spalten findet, wird wohl niemand zu den Felsenpflanzen zählen wollen; denn ihr eigentlicher Standort ist der geschlossene Raum feuchter, sumpfiger Wiesen. »

Oettli schloß nur die Chomophyten und Chasmophyten und unter ihnen wiederum nur die Blütenpflanzen in seine Untersuchungen ein. Die von uns durchgeführten Erhebungen über die Algen, also einen wesentlichen Teil der Lithophytenvegetation, sind darum geeignet, Oettlis Studie zu ergänzen, und dies ist von besonderem Interesse, weil die

Felswände der Churfirsten in den eingehenden Arbeiten von D ü g g e l i und B l ö c h l i g e r auch mit Hinsicht auf die Bakterienflora einer eingehenden Untersuchung unterzogen wurden. Indessen geben die zitierten Arbeiten Anlaß zu kritischen Betrachtungen nach mancher Richtung hin.

O e t t l i (l. c.) schreibt: « Der nackte Fels ist bei uns für keine Gefäßpflanzen bewohnbar. Über 40° geneigte, spaltenlose und glatte Felsflächen sind scheinbar völlig unbesiedelt. Beim Aufschlagen mit dem Hammer entsteht aber allenthalben auch auf dem allerkahlsten Fels, außer in Schneelöchern der Karren, ein lebhaft chlorophyllgrüner Fleck, der darauf schließen läßt, daß das, was wir Felsoberfläche nennen, nicht Gestein ist, sondern ein feiner Kryptogamenüberzug. »

Diese Mitteilung O e t t l i s hat auffallend große Beachtung gefunden und ist in einen großen Teil der Literatur über Vegetationsforschung eingegangen. Aus dieser Beobachtung schloß man gerne auf eine auf jedem Gestein vorhandene, üppige Vegetation endolithischer Algen.

Wir haben in allen unsern Untersuchungen der Frage endolithischer Algen viel Aufmerksamkeit gewidmet, aber eigentlich nirgends im Innern des kompakten Gesteins freilebende Algen mit Sicherheit nachweisen können. Gewiß beobachteten wir vielerorts auf den Innenflächen großer, kleiner und kleinster Spalten im Gestein eine reiche Vegetation grüner und blaugrüner Algen. Wir sahen uns aber immer genötigt, diese Vegetation als diejenige von Feinspalten, Ritzen und Rissen zu deuten. Zerschlagen wir mit dem Hammer einen Stein, so spaltet er ja in erster Linie längs bereits vorhandenen Rissen. Dies ist gewiß in den meisten Fällen der Grund, warum der Rand und die tieferliegenden Zonen von Bruchflächen mit Algen bedeckt sind.

Vielfach freilich durchsetzen Grün- und Blaualgen auch die periphere Gesteinsschicht bis in die Tiefe von mehreren Millimetern, was in einer horizontalen Zone von grüner Färbung makroskopisch sichtbar ist. In allen von uns beobachteten derartigen Fällen lagen aber Flechtenlager, also Thalli endolithischer Flechten vor. Solche sind für das Kalksubstrat seit langem bekannt. Freilebende endolithische, also sich selbsttätig in den Fels hineinbohrende Algen dürften dagegen recht selten sein.

Wie steht es nun mit dem grünen Fleck, der nach O e t t l i auf dem Gestein entstehen soll, wenn man mit dem Hammer darauf schlägt? Er wird überall da in Erscheinung treten, wo der Hammer auf endolithische Flechten mit grünen Gonidien (*Cystococcus, Pleurococcus, Coccomyxa, Coccobotrys* usw.) trifft. Aber überall da, wo diese fehlen, wird sich die Gesteinsoberfläche auch beim stärksten Hammerschlag

nicht färben. Selbst auf Graubändern oder Tintenstrichen, also in dichten Blaualgenbeständen, tritt keine Grünfärbung ein, sofern nicht (wie z. B. an sonngeschützten Stellen) Grünalgen in reichlicher Menge oberflächlich und darum ohne weiteres sichtbar beigemischt sind; noch weniger ist dies natürlich der Fall an Felsflächen, die vegetationsfrei sind, wie dies unter überhängendem Gestein, in Grotten und Höhlen vielfach der Fall ist. Der grüne Fleck auf der mit dem Hammer angeschlagenen Gesteinsoberfläche ist darum durchaus keine allgemeine Erscheinung, sondern beschränkt sich wie in andern Untersuchungsgebieten so auch in demjenigen der Churfirsten auf ganz bestimmte und meist engbegrenzte Stellen. Es ist darum nicht verwunderlich, daß andere Forscher, wie z. B. Diels in den Südttiroler Dolomitriffen, umsonst danach suchten. Dieser Autor (l. c. S. 509) äußert sich dazu in folgender Weise: « Diese Bemerkung » (daß beim Anschlagen mit dem Hammer ein grüner Fleck entstehe) « veranlaßte mich, genau darauf zu achten, ob der Schlerndolomit ähnliches wahrnehmen ließe. Ich kann bestimmt versichern, daß dies nicht der Fall ist. Es bleibt also zu untersuchen, wie sich die verschiedenen Kalkgesteine in andern Gebieten verhalten. Die senkrechten Dolomitwände besitzen jedenfalls ausgedehnte Oberflächenteile, die wirklich Gestein sind, und zwar nur Gestein, ohne jegliche Vegetation. » Unsere eigenen Untersuchungen bestätigen also Diels' Ergebnisse für das Gebiet der Schweiz, wenn auch hier infolge der verschiedenen ökologischen Gegebenheiten das Verhältnis algenbewachsener zu vegetationsfreier Felsoberfläche ein anderes ist als in den Dolomiten.

Auch durch die Untersuchungen von G. Blöchliger (1931), die die Bakterienflora der Schrattenkalkfelsen der Churfirsten zum Gegenstand hatten, wurden Fragen geprüft und beantwortet, die mit den unsrigen in engstem Zusammenhang stehen. Dieser Autor hat festgestellt, daß auf der scheinbar nackten Felsoberfläche Bakterien leben und daß ihre Zahl mit fortschreitendem Verwitterungsgrad sehr rasch zunimmt. Diese beiden Tatsachen konnten indes nicht überraschen. Auf allen Felsflächen wird ja vom ersten Tage an, da sie der Besiedelung offen stehen, Flugstaub, anorganischer und organischer Detritus angeweht, von Riesel- und Sickerwasser aus höhern Lagen zugeführt und abgesetzt, und ein großer Teil dieses Feinmaterials bleibt in größeren, kleineren und kleinsten Vertiefungen und Ritzen und in mikroskopischen Haarrissen festgehalten.

Wo aber organisches Material vorhanden ist, da stellt sich auch alsbald das Heer der Bakterien ein, und da an der Gesteinsoberfläche mit zunehmender Verwitterung der Gehalt an organischem Material zunimmt, so ist zu erwarten, daß in entsprechendem Maße auch die Bakterienzahl rasch ansteigt.

In seinen Untersuchungen berücksichtigt Blöchliger zunächst « die nackte, rauhe Oberfläche » und stellt diese in betonten Gegensatz zur « nackten, glatten Oberfläche », wie sie etwa Gletscherschliffen, bloßgelegten Rutschflächen usw. eigen ist. Diese wurden in die Untersuchung nicht einbezogen. Über die Bakterienflora der frühesten Verwitterungsstadien des Schrattenkalks gibt uns Blöchligers Arbeit also nicht Auskunft. In der ersten von diesem Autor untersuchten Verwitterungsstufe der « rauhen, nackten Oberfläche » handelt es sich also bereits um « alte », das heißt seit langer Zeit der Verwitterung ausgesetzte Gesteinsflächen mit kleinen oder kleinsten Erhebungen und Vertiefungen, also Flächen, die geeignet sind, Flugstaub und Suspensionen aus dem Sicker- und Rieselwasser festzuhalten, sei es auch in derart geringen Mengen, daß davon von bloßem Auge nicht viel zu sehen ist.

Wie weitgehend im Material der ersten Stufe Blöchligers « der nackten, rauhen, von netzartigen Skulpturen oder wulstigen oder knolligen Vorwölbungen bedeckten, makroskopisch staublosen Felsflächen » Detritus, Algen oder endolithische Flechten enthalten waren, geht aus der Beschreibung leider nicht hervor, auch nicht, ob es sich dabei um horizontal liegenden oder schräg oder gar senkrecht anstehenden Fels handelte, ob dieser von Riesel- oder Sickerwasser oder nur von Regen benetzt wurde, oder ob er gar unter überhängendem Gestein zurücktrat und auch der Benetzung durch die Niederschläge entzogen war.

Als zweite Stufe der Verwitterung verwendet Blöchliger «Abschabsel», also Material, das mit dem Schabeisen verhältnismäßig leicht von der Gesteinsoberfläche abgekratzt werden kann. Aus des Autors Mitteilungen geht hervor, daß dieses Material von Algen ziemlich stark durchsetzt war. Kollege Blöchliger hatte überdies die Freundlichkeit, uns einen Teil seiner Materialien zur Einsicht und zur Bestimmung der darin enthaltenen Algen vorzulegen; dabei hatten wir Gelegenheit, uns von der großen Zahl der in seinen Untersuchungsmaterialien eingeschlossenen Felsalgen persönlich zu überzeugen. Es waren dieselben Arten, die wir weiter oben bei der Beschreibung der Felsvegetation der Churfirsten aufführten, also insbesondere *Gloeocapsa Kützingiana,* st. *pleurocapsoides, Gloeocapsa sanguinea,* st. *col., alpinus, perdurans* und *Scytonema myochrous.* Diese Sachlage wird bestätigt durch Blöchligers Mitteilung « bei Zusatz von Salzsäure färbt sich die aufschäumende Flüssigkeit grünlich oder bräunlich ». Es sind die ursprünglich gelbbraunen Hüllen der *Gloeocapsa Kützingiana,* die sich unter der Einwirkung der Salzsäure grün färben.

Die Kalkkruste, in der die genannten Algen enthalten sind und deren Bakterienflora von Blöchliger untersucht wurde, ist aber, wenigstens teilweise, von diesen selbst, d. h. als Folge ihrer Kohlen-

säureassimilation gefällt worden, und die bakteriologischen Untersuchungen Blöchligers wurden also nicht auf der nackten Oberfläche, sondern in einem üppigen, verkalkten Algenbestande untersucht. Die ursprüngliche Oberfläche des kompakten Gesteins liegt tiefer. Sie kann meist sichtbar gemacht werden, wenn man die dünne (Bruchteile eines Millimeters) oder dicke (bis mehrere Zentimeter) Kruste des Algentuffs abhebt. Tuff und kompakter Fels unterscheiden sich durch Farbe und Festigkeit. Die verkalkte Algenkruste ist meist von hellerer Farbe, porös, durchlöchert und von Gängen durchzogen, je nach der Dichte und Größe der Kalkpusteln der verschiedenen Arten von Blaualgen, die an der Kalkfällung beteiligt sind.

Die weiter fortgeschrittenen, in Blöchligers Untersuchungen einbezogenen Verwitterungsstadien, wie sie die Füllung von Fein- und Grobspalten darstellt, können wir in diesem Zusammenhang unberücksichtigt lassen, ebenso Schutthalden, Erde und Boden, da sie einen von den Gesteinsoberflächen durchaus verschiedenen Lebensraum darstellen.

Aus je 6—10 Versuchsreihen ermittelte Blöchliger je Gramm lufttrockenen Gesteinsmaterials nachstehend zusammengestellte Mittelzahlen des Bakteriengehalts.

	Gelatinewüchsige Keime	Agarwüchsige Keime
Felsoberfläche und Feinspalten	73 320	67 790
Abschabsel	452 000	267 800
Felsschutt	762 778	813 333
Erde (Boden)	2 306 250	2 723 750

Blöchliger zieht aus diesen Ergebnissen den Schluß, « daß der nackte, kahle Fels sowie das makroskopisch humusfreie Abschabsel schon von einer beträchtlichen Zahl von Mikroorganismen belebt ist. Manche Bakterien und Strahlenpilze müssen somit zu den Lithobionten gezählt werden. »

Heben wir noch die Angabe Blöchligers hervor : « Eine ganz gewaltige Zunahme der Bakterienzahl zeigte sich beim Abschabsel, wenn dasselbe beim Anschlagen mit dem Hammer einen grünen Fleck oder gar schon ohne weiteres einen feinen grünen Belag aufwies. » Der Autor belegt dies mit folgenden Zahlen :

Gelatinewüchsige Keime je Gramm Material bei der Hauptuntersuchung:

	durchschnittlich	452 000	Keime
beim Anschlagen mit dem Hammer einen grünen Fleck erzeugend	1. Probe	625 000	»
	2. »	1 080 000	»
makroskopisch sichtbarer grüner Belag .	1. »	1 780 000	»
	2. »	6 400 000	»

Es ist ohne weiteres klar, daß Blöchliger in den beiden letzteren, mit je zwei Proben durchgeführten Versuchen die Bakterienflora nicht der Gesteinsoberfläche an sich, sondern diejenige einer Vegetation von Flechten bzw. Algen untersuchte. Der grüne Fleck, der beim Aufschlagen mit dem Hammer auf die Gesteinsoberfläche entsteht, stellt die ca. 1 mm dicke Gonidienschicht einer endolithischen Flechte dar; der grüne oberflächliche Belag freier Algen hat eine Dicke von höchstens Bruchteilen eines Millimeters. Ein solcher Bestand, in dem Algenzellen andauernd absterben und Zersetzungsprodukte liefern, stellt aber für Bakterien einen Nährboden dar, vergleichbar etwa demjenigen einer Wiese, eines Kartoffelackers oder gar eines Waldes z. B. für ein blattfressendes Insekt. Die im oben beschriebenen Versuch ermittelten Bakterienzahlen beziehen sich also auf die Bakterienflora eines Algen- bzw. eines Flechtenbestandes, und wenn diese Bestände auch die Gesteinsoberfläche bedecken oder durchwuchern, so können die in ihnen lebenden Bakterien doch wohl kaum als Lithophyten im Sinne Oettlis bezeichnet werden. Es sind Mikroorganismen, deren Lebenstätigkeit nicht vom Gestein, sondern vom Algen- bzw. Flechtenbestand abhängig ist.

Wenn sich für den oberflächlich liegenden Grünalgenbestand größere Bakterienzahlen ergaben als für den « grünen Fleck », so ist diese Tatsache unschwer zu erklären. Grünalgen trockener Standorte gelangen nur an Stellen zur Entwicklung, die vor direkter Besonnung geschützt sind. Flechten dagegen sind auf starke Belichtung angewiesen. Die Großzahl der Bakterien aber wird durch direktes Sonnenlicht, wenn nicht abgetötet, so doch in ihrer Entwicklung gehemmt. Die geringeren Bakterienzahlen im Bestand der Flechtengonidien sind darum auf die bakterizide Wirkung des Sonnenlichtes und wohl auch auf die geringere Feuchtigkeit des Standortes zurückzuführen. Der Verwitterungszustand der Gesteinsoberfläche unter dem Bestand freier Algen braucht keineswegs weiter fortgeschritten zu sein als diejenige des Flechtenstandortes (des grünen Flecks). Im Gegenteil, auf Friedhöfen sehen wir vielfach, daß spiegelglatt geschliffene Flächen von Diabas und andern kompakten Gesteinen, die nach einer Expositionsdauer von mehreren Jahrzehnten noch keine Spuren der Verwitterung aufweisen, in einen Mantel grüner Algen eingehüllt sind, während Flechten, die einer rauheren Oberfläche bedürfen, dort noch nicht Fuß zu fassen vermochten. Sie nehmen von einem solchen Substrat erst Besitz, wenn auf seiner Oberfläche die Verwitterung ein weiter fortgeschrittenes Stadium erreicht hat. So braucht die höhere Bakterienzahl auf dem « grünen Fleck » an der Gesteinsoberfläche keineswegs einen höheren Verwitterungsgrad anzuzeigen.

Daß die Großzahl der von Blöchliger ermittelten Bakterien nicht als Lithobionten angesprochen werden kann, geht aus den Befunden dieses Autors deutlich hervor, wenn er schreibt: « Die häufigsten, auf dem Fels beobachteten Bakterien sind gemeine Bodenbakterien. Alle diese Arten sind typische Saprophyten, die also ihren Kohlenstoff- und Stickstoffbedarf aus toter organischer Substanz decken. »

Lithophyten sind wohl nur diejenigen Organismen, die imstande sind, ohne die Hilfe anderer Lebewesen oder standortsfremder Stoffe sich auf dem Fels dauernd zu erhalten. Es kommen darum nur autotrophe Pflanzen in Frage. Alle andern gehören zu den zufälligen Felsbesiedlern. Wer sind nun diese autotrophen Pflanzen ? Es sind Algen und Flechten, eventuell, was aber noch zu beweisen ist, autotrophe, kalkzersetzende Bakterien. Wir können nicht von Gesteins-Bakterien sprechen, wenn die betreffenden Mikroben ihren Hauptlebensraum im Boden oder im Wasser oder auf organischer Substanz haben. Wohl erfüllen viele Bakterienzellen den freien Luftraum. Und doch gehören sie nicht einer besonderen Kategorie von « Luftbakterien » an. Sie gelangen in die Luft, weil sie durch Luftströmungen verschiedener Art aufgewirbelt wurden; sie halten sich auch eine Zeitlang am Leben, können diesen Lebensraum aber nur ertragen, wenn sie vor dem Verhungern wieder auf einen günstigen Nährboden gelangen.

Unter den echten Lithophyten kennen wir bisher also nur Algen und Flechten (eventuell auch autotrophe Bakterien). Die « endolithischen Algen » mancher Autoren (Diels u. a.), die Feinspalten und Haarrisse im Gestein besiedeln, möchten wir dagegen den Chasmophyten Oettlis zuordnen und in Gegenüberstellung zu den Bewohnern größerer, von Detritus und Humus erfüllten Spalten als Mikrochasmophyten bezeichnen.

Liste der Untersuchungsgebiete und der in ihnen gewonnenen Algenmaterialien, nebst Angaben über die wesentlichsten ökologischen Verhältnisse an den Wuchsstellen

A. Im Gebiete der Hochalpen, der Voralpen und der Südschweiz

Sammelstelle des Algenmaterials	Gestein	Höhe ü. M.	Höhenstufe	Exposition	Benetzungsgrad	pH	Belichtung: Stufe	Sammelmaterial Nr.
I. Auf silikatischen Gesteinen								
1. Im Bernina-Gebiet (Graubünden)								
Kleiner Sturzbach, zwischen Station Morteratsch und Boval-Hütte	Granit	2450	5	E	1	5,95	IV	199
Am Piz Morteratsch, senkrecht abfallende Wand	»	2650	6	E	2	5,75	IV	205
Unterhalb Boval-Hütte, Wand unter überhängendem Fels zurücktretend	»	2410	5	SE	2	5,61	II	239
Unterhalb Boval-Hütte, Grotte	»	2400	5	SE	2	5,58	III	218
Am Piz Boval, Wand	»	2900	6		1—2		stark	10
Oberhalb Station Morteratsch, kleine, überrieselte Wand	»	1950	4	SE	2	5,80	II	98
Isla Pers, Steilwand	»	2650	6	SW	3	5,72	VI	204
Isla Pers, Steilwand	»	2650	6	SW	3	5,72	VI	206
Am Piz Boval, Steilwand	»	2800	6	SE	3	5,83	VI	442
Am Piz Boval, Steilwand	»	3200	7	E	4	5,6	VI	217
Unterhalb Boval-Hütte, Steilwand	»	2500	6	S	4	5,6	IV	209
» » » »	»	2400	5	E	4	5,9	IV	227
» » » »	»	2350	5	SE	4	5,7	IV	224
» » » »	»	2350	5	E	4	5,8	IV	211
» » » »	»	2300	5	E	4	5,8	IV	216

Unterhalb Boval-Hütte, Steilwand	Granit	2200	5	SE	4	6,3	V	233
» » » »	»	2200	5	E	4	6,1	IV	235
Im Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers . .	»	1900	4	SE	4		V	210 B
Oberhalb Boval-Hütte, Tintenstrich	»	2650	6	S	5		V	214
» » » »	»	2600	6	E	5		IV	210 A
Unterhalb Boval-Hütte, Tintenstrich	»	2560	6	S	5		IV	213
» » » »	»	2480	5	S	5		V	225
» » » »	»	2410	5	E	5		IV	226
» » » »	»	2320	5	W	5		IV	234
» » » »	»	2270	5	W	5		IV	241
» » » »	»	2190	5	E	5		IV	208
» » » »	»	2120	5	E	5		IV	208 A
» » » »	»	2290	5	E	5		IV	146
» » » »	»	2230	5	S	5		VI	239
» » » »	»	2170	5	E	5		IV	215
» » » »	»	2110	5	E	5		IV	223
» » » »	»	1950	4	SE	5		V	313
» » » »	»	2900	6	N	1—2		II	10 A
Am Piz Boval, hellgrauer Tintenstrich	»	3100	7	E	5		V	217
» » » dunkelgrauer Tintenstrich . . .	»	3100	7	S	5	5,8	VI	214 A
» » » » » . . .	»	3080	7	W	5		V	210
» » » » » . . .	»	3000	6	S	5	6,5	V	215 A
» » » » » . . .	»	2700	6	SE	5		V	213 A
Im Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers bei Marke « 1887 », junger Tintenstrich	»	1900	4	W	5	6,83	IV	310 A
Junger Tintenstrich	»	1900	4	SW	5		V	239 A
Sehr junge Felswand, höchstens 10—15 J. eisfrei	»	1920	4	W	5	6,9	IV	143
Felswand, seit zirka 30 Jahren eisfrei	»	1920	4	W	5		IV	313
Rieselwasserstreifen auf Rundhöcker in jüngerer Zeit vom Eise befreit	»	1930	4	S	2	6,79	V	311

Sammelstelle des Algenmaterials	Gestein	Höhe ü. M.	Höhenstufe	Exposition	Benetzungsgrad	pH	Belichtung; Stufe	Sammelmaterial Nr.
Rieselwasserstreifen auf Rundhöcker, in jüngerer Zeit vom Eise befreit	Granit	1920	4	SW	2	6,31	VI	238
Sickerwasserstreifen auf Rundhöcker, älter als Nrn. 238 und 311	»	1930	4	S	2	6,09	VI	241 A
Oberhalb Station Morteratsch, Steilwand auf der rechten Talseite	»	2000	4	NE	4	5,07	III	22
Oberhalb Station Morteratsch, Steilwand auf der rechten Talseite	»	2010	5	SE	3	5,12	IV	23
Oberhalb Station Morteratsch, Steilwand auf der rechten Talseite	»	2010	5	N	4	5,18	II	24
2. Bei Bivio (Graubünden)								
In Tintenstrichen auf senkrechten Wänden . . .	Prasinit	2100	5	NE	5	6,31	III	453
» » » » » . . .	»	2120	5	E	5	6,51	IV	454
» » » » » . . .	»	2100	5	SE	5	6,86	IV	352
» » » » » . . .	»	2150	5	E	5	6,54	IV	455
3. Am Rhonegletscher (Wallis)								
Geneigte, überrieselte Felsrücken	Granit	2270	5	S	1—2	5,85	VI	456
Tintenstriche am Gletscherrand	»	2270	5	SW	2	5,72	VI	448
4. Im Gebiet um Zermatt (Wallis)								
Felswand am Matterhorn, unterhalb der Hörnli-Hütte (SAC)	Kalkschistes	3100	7	W	5		IV	1
Felswand am Matterhorn, unterhalb der Hörnli-Hütte (SAC)	»	3100	7	N	5	6,70	III	2
Felswand am Matterhorn, unterhalb der Hörnli-Hütte (SAC)	»	3000	7	N	5	6,56	II	3

Felswand am Matterhorn, unterhalb der Hörnli-Hütte (S. A. C.)	Kalkschistes	2950	6	NW	5		III	3 A
Felswand am Matterhorn, unterhalb der Hörnli-Hütte (S. A. C.)	»	2950	6	NW	5		II	4
Oberhalb des Schwarzsees, Tintenstriche	Grüngestein	2600	6	E	3—4	6,39	IV	5
Vertiefung im Gestein	»	2600	6	horizont.		6,59	V	6
Felsband im Tal des Triftbaches	»	1950	4	N	5		II	7
Ob Zmutt; Felsblöcke in den Wiesen	Granit	1730	4	S	5	5,86	IV	8
Am Gornergrat	Serpentin	3000	6	S	4	6,23	V	9
Am Gornergrat	»	2800	6	E	3	6,64	IV	10
Am Riffelberg, geneigter Felsrücken	»	2530	6	N	2—3		II	11
Oberhalb Findelen	»	2330	5	E	2—3		IV	11 A
Unter überhängendem Fels	»	2500	5	N	4		II	12
Felswand	Kalksilikat	2300	5	S	5		V	13
5. Im Gebiet des Barberinesees (Wallis)								
Kleiner Wasserfall	Gneis	1900	4	S	1—2	5,56	VI	471
Tintenstrich auf Steilwand	»	1920	4	SE	4		IV	449
» » »	»	1910	4	SW	4		IV	457
» » »	»	1900	4	S	4		V	682
» » »	»	1890	4	S	5	5,61	V	678
» » »	»	1890	4	SW	5		V	679
» » »	»	1890	4	S	5	6,42	V	680
» » »	»	1890	4	SE	5		IV	681
Rundhöcker	»	1890	4	± horiz.	4	5,90	V	682
»	»	1890	4	± horiz.	4—5		V	683
»	»	1890	4	± horiz.	5		V	684
»	»	1890	4	± horiz.	5		VI	685
Wasserpfütze	»	1890	4	± horiz.	3—4	5,76	V	686
Steilwand	Kalk	1890	4	S	5	7,41	V	687
»	»	1890	4	SW	5	7,31	V	688

Sammelstelle des Algenmaterials	Gestein	Höhe ü. M.	Höhenstufe	Exposition	Benetzungsgrad	pH	Belichtung: Stufe	Sammelmaterial Nr.
Steilwand	Kalk	1890	4	SW	5	7,04	V	689
»	»	1890	4	S	5	6,84	V	690
6. Auf dem Jungfraujoch (Bern)								
Steilwand (hinter einer Bretterverschalung)	Gneis	3450	7	S	3	6,57	I	698
7. Bei Mels (St. Gallen)								
In Steinbruch, junge Steilwand	Melsersandstein	480	1	NW	5		I	358
» » ältere »	»	480	1	N	4		I	359
» » » »	»	480	1	NW	4			
» » alte »	»	480	1	W	5		II	445
						6,16	II	101
» » » »	»	480	1	W	5		II	105
» » » »	»	480	1	W	5		II	114
» » » »	»	480	1	W	5		II	103
» » » »	»	480	1	NW	5	6,66	II	102
» » » »	»	480	1	NO	5		I	104
» » » »	»	480	1	W	5	6,66	II	124
» » » »	»	480	1	W	5		II	123
» » » »	»	480	1	W	5		II	125
» » » »	»	480	1	SE	4—5		II	91
» » » »	»	480	1	SE	5		II	353
8. Bei Erstfeld (Uri)								
Steilwand	Gneis	530	2	SE	5	5,81	IV	150
»	»	530	2	SE	5		IV	151
»	»	530	2	S	5	5,98	IV	152
»	»	520	2	SE	5		IV	153
»	»	520	2	SE	5	6,23	III	154

Steilwand	Gneis	520	2	S	4	6,04	IV	155
Mächtige Gesteinssplitter im Tal	»	520	2	N	5	6,16	II	156
Steilwand Grauband	Malm	520	2	SW	3	7,24	IV	134
Rückwand in einer Grotte	»	520	2	SW	bergfeucht	7,28	I	133
» » » »	»	520	2	SW	»		II	135
» » » »	»	520	2	SW	»	7,31	I	137
» » » »	»	520	2	SW	»		I	139
Horizontale Felsbank, Abtropfstelle		520	2	horizont.	1—2	7,25	II	140
9. Im Taminatal (St. Gallen)								
NE Vättis Felsmassiv	Gneis	980	2	SE	5	6,31	IV	129
» » »	»	980	2	SE	5	6,40	III	401
» » »	»	980	2	SE	5		IV	425
» » »	»	980	2	S	4	6,50	IV	405
» » »	»	983	2	S	4		IV	420
» » »	»	980	2	E	5	6,50	III	128
» » »	»	985	2	S	5	6,39	IV	407
» » »	»	985	2	E	5	6,52	III	123
Am Drachenberg, Graubänder	Kalk	2600	6	E	5	7,11	IV	400
» » »	»	2600	6	E	5	7,19	IV	412
» » »	»	2600	6	E	5	7,01	IV	409
» » »	»	2600	6	E	5	7,29	IV	424
» » »	»	2600	6	E	5	7,24	IV	423
Längs des Calfeisentals, an Felsköpfen	Rötidolomit	1250	3	N	5	7,08	II	421
» » » » »	»	1250	3	N	5	7,35	II	130
» » » » »	»	1250	3	N			II	126
» » » » »	»	1250	3	N	5	7,09	II	426
» » » » Rieselwasserstellen	»	1250	3	N	4—5	7,26	II	425 A
» » » » »	»	1250	3	N	4—5		II	127
Im Taminatal	Wildflysch	960	2	W	2—3	7,41	III	188

Sammelstelle des Algenmaterials	Gestein	Höhe ü. M.	Höhenstufe	Exposition	Benetzungsgrad	pH	Belichtung: Stufe	Sammelmaterial Nr.
10. In der Südschweiz (Tessin)								
Ob Ascona, Steilwand	Granit	250	1	S	5	sehr stark	VI	661
» » »	»	250	1	S	5	» »	V	330
» » »	»	260	1	S	5	» »	V	331
» » »	»	280	1	S	5	» »	V	331 A
» » »	»	250	1	S	4—5	schwach	I	332
» » »	»	300	1	S	5	stark	VI	332 A
								334
Ob Locarno (Tessin)								
Grundfels der Kirche Madonna del Sasso . . .	Gneis	365	1	E	3	5,95	II	302
» » » » » » . . .	»	365	1	E	3		II	303
» » » » » » . . .	»	360	1	E	2—3		II	304
» » » » » » . . .	»	350	1	E	3—4	5,81	II	316
» » » » » » . . .	»	350	1	E	5		II	319
Im Verzascatal (Tessin), Steilwände	Granit	860	2	NE	4	5,98	IV	379
» » » »	»	800	2	E	5		IV	320
» » » »	»	750	2	NW	5—6		IV	314
Im Maggiatal (Tessin), bei Cevio, Steilwand . . .	Gneis	550	2	E	3—4	5,88	III	321
» » » » » » . . .	»	480	1	E	3	5,75	III	321 A
» » » » » » . . .	»	440	1	E	4		III	322
Steilwand eines hausgroßen Gesteinssplitters . .	»	480	1	E	5		III	301
Wasserpfütze auf horizontalem Fels	»	450	1	horizont.	1—2	5,89	IV	400
» » » »	»	450	1	»	1—2	6,16	IV	401
Am Ritomsee, Steilwand	»	1850	4	S	2	6,34	III	402
Bei Bellinzona, Steilwand in altem Steinbruch . .	»	230	1	NE	5		II	333

Bei Bellinzona, Steilwand im alten Steinbruch . .	Gneis	230	1	NE	4—5		II	334
» » » » » » . .	»	230	1	NE	4—5	6,02	III	335
Felszähne in den Rebbergen	»	235	1	SW	5	5,86	VI	336
II. Auf Kalk- und Dolomitgestein								
11. Im Gebiet des Säntis (Appenzell)								
Gesteinssplitter im Tal des Schwendebaches . . .	Gault	950	2	NE	5		III	318
Splitter im Talboden der Seealp	Schrattenkalk	1050	3	NW	5		III	376
Splitter im Bergbach unterhalb Meßmeralp . . .	»	1180	3	E	1	6,98	IV	377
Wasserfall oberhalb Seealpsee, rechte Talseite . .	»	1300	3	N	1	7,42	II	378
Geneigte Felsrücken	»	1330	3	S	2	7,20	IV	379
Steilwand auf der Höhe des « Wildkirchlis » . .	»	1477	3	S	5	7,45	IV	380
» » » » » » . . .	»	1480	3	SE	5		III	381
» » » » » » . . .	»	1480	3	SW	5		III	382
» » » » » » . . .	»	1450	3	E	5		III	383
12. Am Südabhang der Churfirsten (St. Gallen)								
Steilwand ob Betlis	»	450	1	S	5		IV	882
» » »	»	460	1	S	3—4	7,41	IV	883
» » »	»	460	1	SE	4		IV	884
» » »	»	440	1	S	5		IV	885
» » »	»	440	1	S	5		IV	881
Am Serenbachfall, Splitter in der Gischtzone . .	»	500	2	SW	1	7,50	II	886
13. In der Umgebung von Arosa (Graubünden)								
Felszahn am Südhang des Tschuggens	Dolomit	1880	4	S	5		V	151
Felszahn oberhalb Alp Maran	»		4	S	5		V	26 A
» » » »	»		4	S	5		V	25
» » » »	»		4	S	5		V	34

Sammelstelle des Algenmaterials	Gestein	Höhe ü. M.	Höhenstufe	Exposition	Benetzungsgrad	pH	Belichtung: Stufe	Sammelmaterial Nr.
Felszahn oberhalb Alp Maran	Dolomit		4	S	5		V	34 A
» » » »	»		4	SW	5		VI	28
» » » »	»		4	SW	5		VI	26
» » » »	»		4	SE	5		V	27
» » » »	»		4	W	5		V	33
» » » »	»		4	NE	5		IV	84
» » » »	»		4	N	5		II	32
» » » »	»		4	NW	5		V	28 A
Risse im Gestein	»		4	S	4—5		I	29
» » »	»		4	S	4—5		I	35
Am Arlenwaldweg, Gesteinssplitter	Ophiolit		4	S	5		V	
14. Bei Bärschis (St. Gallen)								
Steilwand	Liaskalk	510	2	SW	5		IV	100
»	»	510	2	SW	5		IV	98
»	»	510	2	SW	5		IV	97
»	»	510	2	SW	5		IV	92
»	»	510	2	SW	4		III	99
»	»	510	2	SW	4		II	191
»	»	510	2	SW	4		II	193
»	»	510	2	SW	4		II	195
»	»	510	2	SW	3—4		I	194
»	»	510	2	SW	3—4		I	219
»	»	510	2	SW	3—4		I	87
»	»	510	2	SW	3—4		I	192

Grotte in Fels	Liaskalk	510	2	SW	3		I	196
Felssplitter der Steilwand vorgelagert	»	500	2	S	5		III	222
» » » »	»	500	2	S	5		III	220
14 a. Bei Sargans (St. Gallen)	Malmkalk	520	2	S	4—5		IV	220 A
15. Am Bürgenstock (Luzern)								
Steilwand	Kreidekalk	970	2	N	5		II	699
Steilwand im Wald	»	970	2	N	5		I	699 A
16. Bei Thierfehd (Glarus)								
Steilwand	Malm	910	2	NE	4—5		I	581
17. Am Lowerzersee (Schwyz)								
Steilwand	Nummulitenkalk	460	1	N	3—4	7,21	II	582
	»	460	1	N	3		II	583
Einsiedeln-Euthal (Schwyz)	»	900	2	N	4—5		II	584
18. Iberger Egg (Schwyz)	Wildflysch	1420	3	N	2—3		II	441
19. Am Reichenbachfall	Kalk	750	2	N	1		I	
B. Im Gebiet des Jura								
20. Am Creux-du-Van (Neuenburg)								
Basis der Felswand beschattet	Malm	1320	3	NE	5		I	688
Offene Steilwand	»	1320	3	NE	5		II	689
» »	»	1320	3	NW	5		II	690
» »	»	1320	3	E	5		II	691
» »	»	1330	3	N	5		II	692
» »	»	1330	3	NE	5		II	693

Sammelstelle des Algenmaterials	Gestein	Höhe ü. M.	Höhenstufe	Exposition	Benetzungsgrad	pH	Belichtung: Stufe	Sammelmaterial Nr.
Offene Steilwand	Malm	1330	3	NW	5		II	694
» »	»	1340	3	NE	5		II	695
21. In der Taubenlochschlucht bei Biel (Bern)								
Steilwände (Sammelmaterial von 22 Proben) . .	»	510	2	O u. E	3—5		II—I	696
22. In der Teufelsschlucht bei Hägendorf (Solothurn)								
Steilwände (Sammelmaterial aus 13 Proben) . . .	»	530	2	N u. S	3—5		II—I	697
23. Im Felsentälchen bei Schaffhausen								
Trockene Steilwand	Malmkalk	420	1	W	5—6		III	110
» »	»	420	1	SW	5—6		III	111
» »	»	420	1	NW	5—6		III	112
» »	»	420	1	W	5—6		III	113
» »	»	420	1	E	5—6		I	170
Trockene Graubänder auf der Steilwand	»	420	1	E	5		III	78
» » » » »	»	420	1	E	5		II	81
Sickerwasserstellen auf der Steilwand	»	420	1	E	2—3	7,14	II	82
» » » »	»	420	1	NE	2—3		II	83
» » » »	»	420	1	NE	3		II	84
» » » »	»	420	1	NE	3		II	85
» » » »	»	420	1	E	2—3	7,45	II	86
» » » »	»	420	1	E	2—3		II	87
» » » »	»	420	1	E	3		II	88
» » » »	»	420	1	SE	2—3		II	89
» » » »	»	420	1		2—3	7,36	II	90
» » » »	»	420	1	N	2—3		... II	91

Tropfstellen unter überhängendem Fels	Malmkalk	420	1	E	2—3	7,10	I	92
» » » »	»	420	1	E	2—3		I	93
Aufprallstellen des Tropfwassers	»	420	1	NE	2—3	6,68	I	94
24. Bei der Teufelsküche, Beringen (Schaffhausen)								
» » » » »	»	510	2	SW	5	7,20	III	95 A
» » » » »	»	510	2	S	4—5	7,20	II	95
» » » » »	»	510	2	S	3—4	7,14	II	96
» » » » »	»	510	2	SW	2—3	6,75	I	97
» » » » »	»	510	2	SW	2—3		I	98
Unter der Gesteinsoberfläche	»	510	2	SW	4		I	99
25. Hardfluh bei Beringen								
In Löchern u. Spalten unter der Gesteinsoberfläche	»	490	1	N	5—6		II	172
Rieselwasserstreifen	»	490	1	N	5—6		II	173

C. Im Molassegebiet des schweizerischen Mittellandes

26. Bei Schwarzenburg (Bern)								
Steilwand auf dem linken Ufer der Sense . . .	Molasse	660	2	W	2	7,16	II	451
» » » » » » » . . .	»	660	2	W	3	7,21	II	452
In Grotten	»	650	2	SW	3	7,05	I	453
» »	»	650	2	SW	3—4		I	454
» »	»	655	2	SW	3—4		I	455
» »	»	655	2	W	3	7,22	I	456
» »	»	655	2	S	3—4		I	457
» »	»	655	2	W	3—4		I	458
» »	»	650	2	W	5		I	459
Bei der Schwarzwasserbrücke	»	650	2	W	5		I	460
Kalkreiche Quelle	»	660	2	N	2—3	7,20	II	461
Im Flußbett der Sense	»	650	2	horizont.	2		III	462
» » » »	»	650	2	»	2		III	463

Sammelstelle des Algenmaterials	Gestein	Höhe ü. M.	Höhenstufe	Exposition	Benetzungsgrad	pH	Belichtung: Stufe	Sammelmaterial Nr.
27. Bei Wettingen (Aargau)								
Über dem rechten Ufer der Limmat, Steilwand . .	Molasse	390	1	NE	5	7,30	I	464
» » » » » » » . .	»	390	1	E	5	7,25	I	465
» » » » » » » . .	»	390	1	E	5		I	466
» » » » » » » . .	»	390	1	E	2—3		I	467
28. Im Küsnachter Tobel (Zürich)								
Steilwand über dem Flüßchen	»	550	2	NE	5	7,46	I	371
Tropfstellen an Steilwänden	»	550	2	NE	2—3	7,54	II	372
Im Bett des Flüßchens	»	540	2	horizont.	2	7,13	II	373
29. Am Uetliberg (Zürich)								
Unter einem Felsvorsprung	»	750	2	NW	5		I	373 A
In Felsnische	»	750	2	NW	5		I	374
An einem Felskopf	»	750	2	NW	5		II	375
Steilwand	Nagelfluh	870	2	S	2	7,95	I	375 A
30. An der Buchhalde (oberhalb des Rheinfalls)								
Rutschhalde	Molasse	400	1	NW	3		II	376
»	»	400	1	NW	4—5		II	377
31. Bei Eglisau (über dem Rhein)								
Abrutschfläche	»	400	1	SW	2	7,22	II	428
»	»	400	1	SW	2		II	429
»	»	400	1	SW	2	7,51	II	430
Auf einer Trockenmauer	Kalk	390	1	S	1—2		II	431

12. Kapitel

Die Herkunft unserer Untersuchungsmaterialien und die Ökologie ihres Wuchsortes

Die vorliegende Untersuchung ist das Ergebnis der Durchsicht von ungefähr 1000 Sammelmaterialien, von denen jedes die Gesamtvegetation eines engbegrenzten Wuchsortes auf dem Gestein enthält. In vielen dieser Proben zeigte sich eine untereinander gleiche oder dermaßen ähnliche Artenliste, daß eine große Zahl derselben in der Besprechung nicht erwähnt zu werden brauchte. In unserer Bearbeitung wird die Algenvegetation von 274 verschiedenen Wuchsorten besprochen. Diese sind über das ganze Land mehr oder weniger gleichmäßig verteilt und liegen in Höhen von 270 m (Caslano, Tessin) bis 3800 m ü. M. (Jungfraugebiet).

A. Die Verteilung der untersuchten Materialien auf die verschiedenen Gegenden des Arbeitsgebietes

Innerhalb des Gesamtgebietes unserer Untersuchungen wurden die Stellen der Probenentnahme derart gewählt, daß alle Landesgegenden berücksichtigt, gemäß ihrer besonderen Bedeutung für die Algenvegetation des nackten Gesteins aber mehr oder weniger eingehend in die Untersuchung einbezogen wurden. Im folgenden ist die Herkunft und die Zahl der analysierten Materialien nach Teilgebieten zusammengestellt.

Untersuchungsgebiet	Kanton	Zahl der Sammelmaterialien
1. Im Gebiet des Silikatgesteins		
a) im Berninagebiet	Graubünden	47
b) um Bivio	Graubünden	4
c) am Rhonegletscher	Wallis	2
d) um Zermatt	Wallis	5
e) im Gebiet des Matterhorns	Wallis	9
f) im Gebiet von Barberine	Wallis	17
g) im Gebiet der Jungfrau	Bern	1
h) bei Mels	St. Gallen	14
i) in der Südschweiz	Tessin	29
k) um Erstfeld	Uri	13
l) im Calfeisental	St. Gallen	7
2. Im Gebiet des Kalk- und Dolomitgesteins		
m) um Arosa	Graubünden	15
n) im Gebiet des Säntis	Appenzell	9
o) bei Bärschis	St. Gallen	15
p) im Gebiet der Churfirsten	St. Gallen	6
q) am Bürgenstock	Luzern	2
r) am Reichenbachfall	Bern	1
s) im südlichen Jura	Waadt und Neuenburg	12

t) in der Taubenlochschlucht bei Biel	Bern	2
u) in der Teufelsschlucht bei Hägendorf	Solothurn	2
v) im Schaffhauser Jura	Schaffhausen	28
w) verschiedene Sammelstellen . . .	Glarus und Schwyz	8
3. *Im Gebiet des Molasselandes*		
x) um Schwarzenburg	Bern	13
y) bei Wettingen	Aargau	4
z) im Kanton Zürich	Zürich	18

B. Die Herkunft der untersuchten Materialien nach Höhenstufen

Wird die vertikale Ausdehnung des Untersuchungsgebietes eingeteilt in Stufen, die sich über je 500 m Höhendifferenz erstrecken, so ergeben sich die im folgenden eingetragenen 8 Höhenintervalle:

Höhenstufe	Vertikale Ausdehnung	Zahl der Sammelmaterialien
8	3501 — 4000	1
7	3001 — 3500	7
6	2501 — 3000	24
5	2001 — 2500	29
4	1501 — 2000	46
3	1001 — 1500	24
2	501 — 1000	68
1	bis 500	75

Naturgemäß ist die Zahl der Sammelproben am größten in der am tiefsten gelegenen Stufe, die am leichtesten zugänglich und dementsprechend auf Wanderungen, Exkursionen, Auto- und Fahrradtouren am meisten begangen wird. Sie umfaßt die Höhenlage, in der die großen Einschnitte des Molasselandes und der Fuß des Jura sowie der Voralpen liegen. Die Arbeit in den höher gelegenen Stufen des Untersuchungsgebietes erfordert schon eine kleine Reise, und die höchsten Stufen sind vollends schwieriger und zum Teil nur während bestimmter Jahreszeiten zugänglich. Dementsprechend nimmt mit zunehmender Höhenlage die Zahl der Sammelmaterialien ab. Daß diese Zahl in den Höhenstufen 4 und 5 (1501—2500 m ü. M.) wieder ansteigt, hat seinen Grund darin, daß in dieser Höhe die im Winter leicht zugänglichen großen Skigebiete unserer Alpen liegen.

Je höher im Gebirge wir unsere Untersuchungen anstellen, um so mehr verringert sich dort infolge der im Hochgebirge rasch fortschreitenden Erosion die Zahl der für die Algenvegetation günstigen Standorte. Diese werden, hinsichtlich des Zusammenspiels der ökologischen Faktoren, auch einheitlicher, die Vegetation dementsprechend eintöniger. In ganz großen Höhen werden überdies die Besiedelungsmöglichkeiten spärlicher, weil dort vielerorts der Felsgrund dauernd oder doch während des größern Teils des Jahres unter Schnee und Eis vergraben liegt.

C. Die Verteilung der untersuchten Materialien auf die verschiedenen Benetzungsgrade

Unterschiedliche Berücksichtigung fanden in unserer Bearbeitung auch die verschiedenen Benetzungsgrade. Die größte Zahl der untersuchten Materialien stammt aus Stufe 5, also der Stufe der maximalen Trockenheit, welche Algen noch zu ertragen vermögen. Dies liegt darin begründet, daß der Fels im Juragebiet, in dem eine verhältnismäßig große Zahl von Algenproben gewonnen wurde, im Durchschnitt viel trockener ist als derjenige im Alpengebiet, insbesondere in demjenigen des Silikatgesteins, wo ungezählte Wasserbahnen vom Schmelzwasser während längerer oder kürzerer Dauer gespeist werden, und wo das Wasser weniger rasch versickert oder aus Sickerstellen bälder wieder an die Gesteinsoberfläche tritt, als dies in dem von Rissen und Klüften durchzogenen Juragestein der Fall ist. Die höheren Benetzungsstufen beziehen sich demgemäß in der Hauptsache auf Algen-Fundorte im Alpengebiet. Die Verteilung der untersuchten Materialien auf die einzelnen Benetzungsstufen ist aus der folgenden Zusammenstellung ersichtlich.

Benetzungsstufe	Zahl der untersuchten Proben
Wasserpfützen	4
Andauernd bergfeuchtes Gestein	64
Stufen 1 und 1—2	11
» 2 » 2—3	42
» 3 » 3—4	32
» 4 » 4—5	41
» 5 » 5—6	141

D. Die Verteilung der untersuchten Materialien auf die verschiedenen Gesteinsarten

Hinsichtlich der petrographischen Unterlage verteilen sich unsere Sammelmaterialien in folgender Weise :

Gesteinsart	Zahl der Sammelproben	Gesteinsart	Zahl der Sammelproben
1. Silikatgesteine		*2. Kalkreiche Gesteine*	
Granit	60	Kalk ohne nähere Bezeichnung	5
Gneis	44	Malmkalk	47
Prasinit	4	Liaskalk	15
Grüngestein	7	Nummulitenkalk	3
Melsersandstein	11	Schrattenkalk	15
Ophiobolit	1	Gault	1
		Dolomit	14
		Rötidolomit	6
		Wildflysch	2
		Kalkschiefer	6
		Nagelfluh	1
		Molassesandstein	35

E. Die Verteilung der untersuchten Materialien nach der Reaktion des den Wuchsort benetzenden Wassers

Für nur 114 von 274 Materialien der vorliegenden Untersuchung wird die Reaktion des Wuchsortes angegeben. Bei allen übrigen fehlt die Angabe dieses Wertes. Dies liegt hauptsächlich darin begründet, daß im Zeitpunkt der Probenahme das Gestein trocken oder doch nur in einem solchen Maße feucht war, daß es nicht möglich war, zwecks genügend genauer Prüfung der Reaktion das Sicker- oder Rieselwasser zu fassen.

Naturgemäß sind die ermittelten pH-Werte für die höhern Benetzungsgrade am zahlreichsten, während sie spärlicher sind für die Stufen höherer Trockenheit. Für diese Wuchsorte ist die Wahrscheinlichkeit, daß wir sie anläßlich unserer Exkursionen in benetztem Zustande antreffen, wesentlich geringer.

Die festgestellten pH-Werte liegen zwischen 5,07 und 7,95, umfassen also eine Breite von rund 3 Einheiten der Sörensenschen Skala. Unter pH 7 liegt die Reaktion des Wuchsortes von 70 Materialien, über dem Neutralpunkt diejenige von 44 Sammelproben. Auf die Seite alkalischer Reaktion aber gehört die Mehrzahl derjenigen Materialien, für die kein pH-Wert angegeben werden konnte und die hauptsächlich von Kalksubstraten aus dem Gebiet des Jura stammen.

Die Zahl der Materialien

von	Wuchsorten	mit	pH-Werten	von	5,0	—6,0	beträgt	32
»	»	»	»	»	6,01	—7,0	»	38
»	»	»	»	»	7,01	—8,0	»	44.

13. Kapitel

Charakter und Zusammensetzung der Algenvegetation des nackten Gesteins

Im Gesamtgebiet unserer Untersuchungen wurden 210 Arten und Unterarten von Algophyten festgestellt. Diese verteilen sich auf die einzelnen Reihen und Ordnungen wie folgt :

1. Cyanophyceen	mit	102	Arten,	d. h.	48,6 %	der	Gesamtvegetation
2. Chlorophyceen	»	27	»	» »	12,9 %	»	»
3. Conjugatae	»	45	»	» »	21,4 %	»	»
4. Bacillariaceae	»	33	»	» »	15,7 %	»	»
5. Heterocontae	»	1	Art,	» »	0,5 %	»	»
6. Chrysophyceae	»	1	»	» »	0,5 %	»	»
7. Rhodophyceae	»	1	»	» »	0,5 %	»	»

Verglichen mit Artenlisten aus bestimmten Gewässertypen, insbesondere Moortümpeln, Sphagnumschlenken, Wasserpfützen oder gar Teichen und Seen, erscheint die Liste unserer Gesteinsalgen außerordentlich artenarm. Dieser Eindruck vertieft sich noch, wenn wir unsere Liste z. B. mit derjenigen vergleichen, die E. Messikommer (1942) in einem nur 270 km² umfassenden Gebiet der Landschaft um Davos (Einzugsgebiet des Davoser Landwassers) veröffentlichte.

In diesem Untersuchungsgebiet, das nur die Höhenstufe von 1500 bis 2680 m ü. M. umfaßt, also den weitaus größten Teil des Alpengebietes, das gesamte Mittelland und den Jura außer acht läßt und aus den Gebirgen und Tälern des Bündnerlandes nur einen ganz kleinen Ausschnitt berücksichtigt, notierte der Autor in insgesamt 53 Algenproben rund 1100 systematische Einheiten (Arten, Unterarten, Varietäten und Formen), also rund fünfmal mehr, als wir in unserm, die ganze Schweiz umfassenden Gebiet in über 1000 Sammelmaterialien nachzuweisen vermochten.

Gewiß, wären unsere Untersuchungsstellen noch enger gelegt worden, als dies der Fall war, so hätte wohl die eine oder andere zusätzliche Art noch festgestellt werden können, und wenn wir bei allen Algengruppen, namentlich auch bei den Diatomeen noch mehr Nachdruck auf Vollständigkeit, d. h. auf die Erfassung sämtlicher in den Sammelproben vorhandenen Arten gelegt hätten, so wäre zweifellos die Liste um eine stattliche Reihe von Arten erweitert worden. Aber nie wären wir auch nur annähernd zu Artenzahlen gekommen, wie sie Messikommer ermittelte.

Der Grund für diesen unterschiedlichen Artenreichtum, wie er im Vergleich der algologischen Vegetation von Gewässern verschiedener Typen einerseits und derjenigen des nackten Gesteins anderseits in Erscheinung tritt, ist unschwer zu finden. Einmal sind die Lebensbedingungen in den von Messikommer bearbeiteten Biotopen viel mannigfaltiger als auf dem nackten Fels. Mit der Tiefe im See, im Teich, im Tümpel, in der Wasserpfütze, mit der Bewachsung im Schwingrasen oder in der Sphagnumschlenke des Moors sind die Verhältnisse hinsichtlich der Durchlichtung, des Temperaturganges, der Art und Menge der Nährstoffe, der Reaktion und in noch mancher anderen Beziehung weitgehend verschieden. Der Lebensraum ist wesentlich vielgestaltiger als auf dem anstehenden Fels.

Innerhalb dieser größeren Mannigfaltigkeit aber sind die einzelnen Faktoren, die den Lebensraum charakterisieren, weit geringeren Schwankungen unterworfen als auf dem nackten Gestein. So ist die Amplitude des täglichen und jährlichen Temperaturganges um so geringer, je größer und tiefer das Gewässer ist. Von einer gewissen Tiefe

an bleibt der Frost aus, einer jener Faktoren, von denen Sein oder Nichtsein in einem Biotop weitgehend abhängt, und die nicht nur für viele höhere Pflanzen, sondern auch für Algophyten in der Frage der Möglichkeit, sich irgendwo anzusiedeln, ausschlaggebend sind. Auf dem nackten Gestein wechseln andauernd Perioden der Benetzung mit solchen der Austrocknung des Wuchsortes. Austrocknung aber vermag die große Mehrzahl der Algen nicht zu ertragen.

Das Gewässer zeigt sich in dieser Hinsicht also als ein Lebensraum größeren Gleichmaßes, geringerer Gegensätze, milderen Klimas, die Gesteinsoberfläche dagegen als der Ort größter klimatischer Gegensätze, also eines extremeren, strengeren Klimas, das nur einer eng begrenzten Zahl von Algentypen die Existenz ermöglicht.

Am schwersten dürften für die Ansiedelung auf dem nackten Gestein drei Faktoren ins Gewicht fallen :

1. der stete Wechsel zwischen Benetzung und Austrocknung des Wuchsortes,
2. die starke Besonnung, der die Vegetation der Gesteinsoberfläche ausgesetzt ist, und
3. die großen Temperaturgegensätze im täglichen und jahreszeitlichen Ablauf.

Dies alles sind Faktoren, die von der Großzahl der Algen nicht ertragen werden und die darum ganze Formenkreise zum vorneherein von der Besiedelung des Gesteins ausschließen.

Angesichts dieser grundverschiedenen Lebensverhältnisse einerseits im Gewässer und anderseits auf dem Gestein ist es nicht überraschend, daß in beiderlei Biotopen eine an Artenreichtum verschiedene und hinsichtlich der Zusammensetzung verschiedenartige Vegetation vorliegen muß.

M e s s i k o m m e r gibt über die Vertretung der verschiedenen Algenklassen im Gesamtgebiet seiner Untersuchungen folgende Zusammenstellung :

Klasse oder Ordnung	Arten	Varietäten und Formen	Arten und Untersippen
Cyanophyceae	86	3	89
Flagellophyceae	51	7	58
Bacillariophyceae	272	148	420
Xanthophyceae	7	—	7
Chlorophyceae s. str.	92	23	115
Desmidiales	223	175	398
Zygnemales	10	—	10
Charales	3	—	3
Algophyten	744	356	1100

An dieser Gesamtvegetation haben die einzelnen Klassen und Ordnungen folgenden Anteil :

Cyanophyceae	8,09 %
Flagellophyceae	5,27 %
Bacillariophyceae	38,18 %
Xanthophyceae	0,63 %
Chlorophyceae s. str. . . .	10,45 %
Desmidiales	36,18 %
Zygnemales	0,91 %
Charales	0,27 %

In den Messikommerschen Sammelmaterialien dominieren uneingeschränkt die Zieralgen und die Kieselalgen. Sie sind mit mehr als je einem Drittel der Gesamtzahl systematischer Einheiten vertreten. Die Grünalgen und Blaualgen treten stark zurück; letztere erreichen nicht einmal einen Zehntel der Gesamt-Artenzahl.

Ganz anders ist die Verteilung der Algenreihen in unserm von der Gesteinsoberfläche stammenden Material. In diesem dominieren die Blaualgen entschieden über sämtlichen übrigen Reihen und Ordnungen. Sie bestreiten in der Artenzahl für sich allein beinahe die Hälfte der gesamten Vegetation und übertreffen auch prozentual selbst die dominierenden Formenkreise der Bacillariaceen und Zygnemaceen in Messikommers Bearbeitung.

Von den beiden artenärmsten Reihen aus den Gewässern der Landschaft um Davos, den *Xanthophyceae (Heterocontae)* und den *Charales,* ist in unserm Material die erstere mit einer einzigen Art vertreten; die letztere fehlt, wie dies zu erwarten war, vollkommen.

A. Die relative Häufigkeit des Vorkommens einzelner Arten im Untersuchungsgebiet

Über die Dichte und Stetigkeit, in der die einzelnen Arten im Gesamtgebiet unserer Untersuchungen vertreten sind, vermag uns eine Zusammenstellung der Arten, nach der Frequenz ihres Vorkommens in unsern Sammelmaterialien geordnet, zu vermitteln. Angesichts der großen Zahl der in der vorliegenden Arbeit berücksichtigten und besprochenen Proben (es sind ihrer 274, die wiederum nur eine engere Auswahl aus über 1000 analysierten Materialien darstellen) dürfte sich aus dieser Frequenz ein einigermaßen treues Bild ergeben über die relative Häufigkeit, in der die einzelnen Arten an der Vegetation des gesamten Untersuchungsgebietes beteiligt sind.

In der nachfolgenden Zusammenstellung behandeln wir die einzelnen Klassen der Algophyten getrennt und erwähnen mit Namen nur diejenigen Arten, die in mindestens 5 Sammelmaterialien vertreten sind. Bei geringerer Frequenz wird nur die Zahl der in die einzelne Gruppe entfallenden Arten angegeben.

Zusammenstellung der am häufigsten notierten Arten nach der Frequenz ihres Vorkommens in 274 Sammelproben :

Cyanophyceae

Gloeocapsa sanguinea sens. nob. . . .	ist	331 mal	vertreten
Gloeocapsa Kützingiana sens. nob. . .	»	133 »	»
Scytonema myochrous sens. nob. . .	»	105 »	»
Stigonema minutum	»	72 »	»
Calothrix parietina	»	63 »	»
Nostoc microscopicum	»	62 »	»
Synechococcus aeruginosus	»	37 »	»
Gloeocapsa nigrescens	»	26 »	»
Gloeocapsa fusco-lutea	»	25 »	»
Dichothrix Orsiniana	»	24 »	»
Gloeocapsa Shuttleworthiana	»	14 »	»
Schizothrix Heufleri	»	13 »	»
Chroococcus turgidus	»	13 »	»
Phormidium favosum	»	12 »	»
Dichothrix gypsophila	»	10 »	»
Chroococcus turicensis	»	10 »	»
Chlorogloea microcystoides	»	10 »	»
Chroococcus tenax	»	9 »	»
Chamaesiphon polonicus	»	8 »	»
Gloeocapsa dermochroa	»	8 »	»
Microcoleus vaginatus	»	8 »	»
Desmonema Wrangelii	»	8 »	»
Tolypothrix byssoidea	»	8 »	»
Tolypothrix epilithica	»	8 »	»
Nostoc sphaericum	»	7 »	»
Microcoleus paludosus	»	6 »	»
Gloeocapsa atrata	»	6 »	»
Plectonema gracillimum	»	6 »	»
Gloeocapsa Itzigsohnii	»	5 »	»
Gloeocapsa fusco-lutea	»	5 »	»
Aphanocapsa Grevillei	»	5 »	»
Chroococcus helveticus	»	5 »	»
Chroococcus minutus	»	5 »	»
Clastidium setigerum	»	5 »	»
Phormidium lividum	»	5 »	»
Rivularia Biasolettiana	»	5 »	»
Synechococcus maior.	»	5 »	»

In nur je 4 Sammelmaterialien sind 4 Arten vertreten, in nur je 3 Materialien 7 Arten, in nur je 2 Materialien 20 Arten und in nur je 1 Material 31 Arten.

Chlorophyceae

Schwieriger als bei den Blaualgen ist die relative Häufigkeit bei den Grünalgen zahlenmäßig festzuhalten. Wie weiter oben ausgeführt wurde, sind den meisten Sammelproben Grünalgenzellen in geringer Zahl beigemischt. Sie verschwinden aber im reichlichen Material der Blaualgen und treten erst in der Reinkultur auf künstlichen Nährböden sichtbar in Erscheinung.

In der folgenden Zusammenstellung erwähnen wir nur diejenigen Vorkommnisse, in denen die einzelnen Arten im Originalmaterial (also ohne Anreicherung) festgestellt werden konnten.

Trentepohlia aurea	ist	36mal	vertreten
Protococcus viridis	»	21 »	»
Haematococcus pluvialis	»	12 »	»
Trentepohlia jolithus	»	12 »	»
Stichococcus bacillaris	»	10 »	»
Hormotila mucigena	»	8 »	»
Coccomyxa thallosa	»	7 »	»
Chlorococcum humicolum	»	7 »	»
Chlorella lichina	»	6 »	»
Trentepohlia umbrina	»	5 »	»

Zwei Arten finden sich nur in je 2 Materialien, 10 Arten nur in je 1 Material.

Conjugatae

Unter den *Mesotaeniaceae* ist *Mesotaenium macrococcum* var. *micrococcum* in 18 Materialien, *Cylindrocystis Brebissonii* in 9 Proben vertreten.

Unter den Zygnemaceae erreicht *Zygnema cylindricum* die Frequenz 6; die übrigen 2 Arten sind nur je einmal vertreten.

Unter den Desmidiaceae zeigen 4 Arten die Frequenz 4, eine einzige Art die Frequenz 3, 2 Arten die Frequenz 2, und 33 Arten sind nur in je einem Material gefunden worden.

Bacillariaceae

Das am wenigsten treue Bild der relativen Vertretung im Gesamtmaterial dürfte unsere Liste der Kieselalgen vermitteln. Sie wurden nur in wenigen Fällen vollständig berücksichtigt. Vielfach wurden nur die einigermaßen reichlich vertretenen Formen in die Listen aufgenommen. Unter den bestimmten Arten finden wir *Tabellaria flocculosa* 20mal vertreten, *Melosira Roeseana* 7mal. 1 Art kehrt in den Sammelmaterialien 4mal, 1 Art 3mal, 2 Arten 2mal und 26 Arten je 1mal wieder.

Heterocontae

Diese Reihe ist mit einer einzigen Art nur einmal vertreten.

Chrysophyceae

Ebenfalls mit einer einzigen Art, 3mal notiert.

Rhodophyceae

Eine einzige Art ist 4mal vertreten.

Aus dieser Zusammenstellung geht die überragende Bedeutung der Cyanophyceen in der Vegetation des nackten Gesteins mit aller Deut-

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 M e s s i k o m m e r 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 Artenzahl	nur in Stufe	Artenzahl	nur in den Stufen	Artenzahl	nur in den Stufen	Artenzahl	nur in den Stufen	Artenzahl	nur in den Stufen	Artenzahl	nur in den Stufen	Artenzahl
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
2—3	3	—	—	3	3—4	1	—	—	1	4—5	—	1	—	1
2—4	—	1	—	1	3—5	3	—	—	3	4—6	3	—	—	3
2—5	1	—	—	1	3—6	—	—	—	—	4—7	1	—	—	1
2—6	5	—	—	5	3—7	—	—	—	—	4—8	—	—	—	—
2—7	1	—	—	1	3—8	—	—	—	—					
2—8	—	—	—	—										

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

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 Tiefebenen 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. Schröter auf nur recht bescheidene Vorarbeiten stützen. Sein Schüler M. Oettli (1905) hatte insofern eine erste Orientierung geliefert, als er einmal den Begriff « Felspflanzen » klar umschrieb. In einem frühern Kapitel haben wir Oettlis 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. Schröter (1908) auch die Untersuchungsergebnisse des französischen Agrikulturchemikers A. Münz vor. Dieser hatte nachgewiesen, daß die von Winogradsky 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 Schröter (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. Cramer z. B. *Gloeocapsa opaca* Nägeli an feuchten Gneisfelsen in den Schöllenen nachgewiesen habe. Schröter 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 Oettlis Bemerkung über die Kalkwände der Churfirsten 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 Warming 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 Schröter (1908) schon über die Flechtenvegetation 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 Schröters « 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 Rabenhorsts und die daraus hervorgegangenen Exsikkatenwerke und durch die Arbeiten Hansgirgs 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 Gallerthäute;
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 Schorlers 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 Schorler 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 Schorlers 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 Schorler 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 Schorlers 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 Jaag, 1936) eine überaus üppige Vegetation solcher fädiger Grünalgen, unter denen, ähnlich wie in Schorlers Untersuchungsgebiet, *Cladophora glomerata* bei weitem vorherrscht. Aber auch ihre hauptsächlichsten Begleiter sind fast ohne Ausnahme auch in Schorlers 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 abgescheuert, und nur in der Gischtzone 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 Gesteinssplitter 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 Schorler nennt keine zwei Dutzend Arten. Einzelne

davon freilich können zu Massenentfaltungen 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 Schorler sein *Bacillarietum* in fünf Subassoziationen, nämlich in : *a) Fragilarietum virescentis; b) Pinnularietum borealis; c) Pinnularietum appendiculatae; d) Frustulietum saxonicae; e) Melosiretum Roeseanae.*

In Schorlers Liste finden wir fünf Arten, die auch in unserm Untersuchungsgebiet nachgewiesen wurden und die z. T. auch bei uns Massenentfaltung zeigten. Es betrifft dies in erster Linie *Melosira Roeseana, Pinnularia borealis, Eunotia praerupta, Eunotia praerupta* var. *bigibba* und *Tabellaria flocculosa.*

Besonders weitgehend stimmt Schorlers *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 Schorler 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 Schorlers stimmt mit der unsrigen völlig überein, widerspricht dagegen der Auffassung Messikommers, 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 Schorlers 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 Schorler im Wasserfilm der benetzten Felswand erstmals nachgewiesene und durch die Flagellatenalge *Chromulina Rosanoffii* 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 Standortsbedingungen 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 Schorler 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 Schorlers 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 Fremy im tropischen Afrika vor. Die Assoziation dürfte also von weltumspannender Verbreitung sein.

Was versteht Schorler 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 heranwuchsen, Hüllenfarbstoff und die Lagergallerte in Schichten ausbildeten 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 Schorlers 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, das 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 rupestris* sind zwei weitere Arten derselben Gattung, sodann *Mesotaenium Braunii, M. violascens* und *M. chlamydosporum*, sodann *Trochiscia aciculifera, Urococcus insignis, Oocystis solitaria, Dactylococcus rhaphidioides* 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 Gesteinssplittern 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. Malta (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 *Gloeothece* auffallend stark vertreten. Wo *Gloeocapsa sanguinea* unter dem Einfluß kalkreichen Sickerwassers steht, tritt sie mit violetten Gallerthüllen 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 Maltas 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. Diels. 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 Schades folgend macht Diels 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 Churfirsten 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 Oettlis 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 Atmosphärilien, 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 Dolomitriffs 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 violetthüllige Form, und an Stelle des fädigen *Stigonema* in Schorlers Liste tritt die fädige Blaualge *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 violettem Hüllenpigment 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 D i e l s 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.» (D i e l s, l. c., S. 521.)

Daß D i e l s 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.

D i e l s 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 orangeroten *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. Petersen (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/cm²) dar.

In demselben Jahre (1914), in dem die Arbeiten von Schorler und von Diels erschienen, veröffentlichte E. Häyrén 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 *Phormidum* 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 Fritschs 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 caracteristic 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 subordonate 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 caracteristic 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 Fritschs 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.

Fritsch 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 v e r l a n g t einen solchen Wechsel und vermag viel eher lange andauernde Trockenheit zu ertragen als lange andauernde Unterwassersetzung (*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 Rieselund 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 Barberinesees 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 verflochtener 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° C, nach Leemann, 1939). So wurde z. B. für Lugano (275 m ü. M.) eine mittlere Jahrestemperatur von 11,4° errechnet, für Davos (1561 m) eine solche von 2,7°, für den Säntisgipfel (2500 m) von —2,6°, für das Jungfraujoch gar ein Jahresmittel von —7,0°. 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 Algenvegetatin 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 T e m p e r a t u r ? 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 Ansiedelungsmöglichkeiten, insbesondere der hinsichtlich der Belichtung und Benetznug 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.

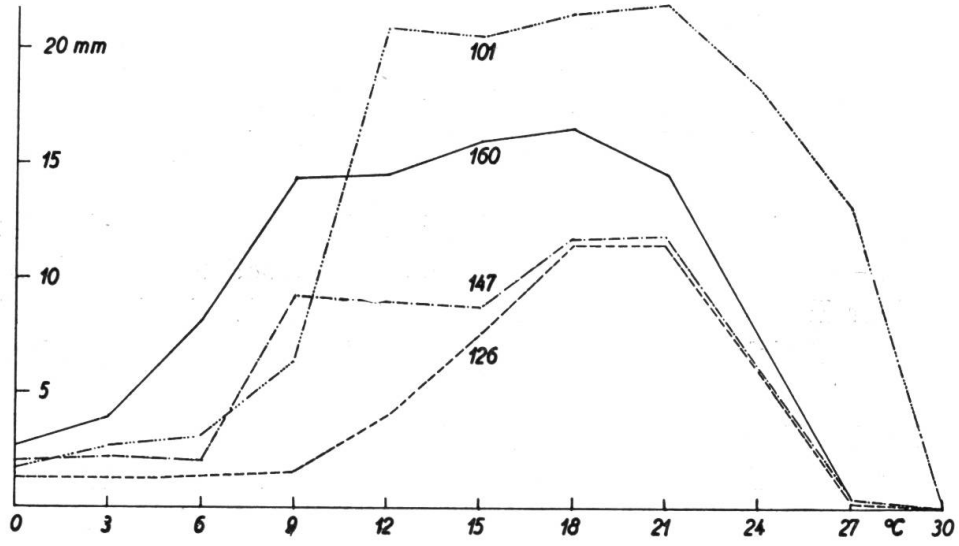


Abb. 45
Temperaturkurven von 4 Stämmen in Buitenzorg und Tjibodas (Westjava) isolierter Grünalgen auf Malzagar. (Der Temperaturversuch wurde in Zürich durchgeführt.) Weitere Erklärungen im Text

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 Grünlagen 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 kgcal/cm²Jahr) 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 Tropengebiete sonnige Standorte streng meiden, und in richtiger Erkenntnis sah er in der Empfindlichkeit der Grünalgen gegenüber der Sonnenstrahlung mit einen 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 Bünning (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 mμ eine Gesamtstrahlung von 0,51—0,62 gcal/cm^{2}min. 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 Zurücktreten 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 Kolkwitz (1932) wies in seinen Studien über die Algenbestände des Vulkanberges Pangerango in Westjava auf das Zurücktreten der Grünalgen gegenüber den Blaualgen und Kieselalgen hin. In der von Krieger (1936) bearbeiteten Liste der von Kolkwitz (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 epiphylle 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 F r 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; Tierfehd, 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, Schrattenkalk, 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.

in Grotten des Granits, Mat. 239, pH 5,61, und Mat. 218, pH 5,58, B. G. 2, lichtarm; reichlich.

8. *Calothrix parietina* Thuret.
   Durch das ganze Gebiet der Alpen, des Mittellandes und des Jura verbreitet. Auf Granit, Gneis, Kalk, Dolomit und Molassesandstein, in Höhen von 300—3000 m, pH 5,7—7,3, B. G. 2—5, in 63 Materialien. Gehört zu den häufigsten der charakteristischen Gesteinsalgen mittelfeuchter bis extrem trockener Standorte.
9. *Camptothrix repens* W. et G. S. West.
   Unterhalb der Hörnli-Hütte am Matterhorn, 3000 m, auf schistes lustrés, Mat. 3, pH 6,56; auf Kalk bei Erstfeld, 520 m, Mat. 134, pH 7,21; auf Wildflysch im Taminatal, Mat. 188, pH 7,41; auf Liaskalk bei Bärschis, 450—510 m; überall an sehr feuchten Standorten, stets in Gesellschaft von *Nostoc microscopicum*. Möglicherweise gehört *Camptothrix repens* in den Entwicklungskreis von *Nostoc microscopicum*.
10. *Chamaesiphon confervicola* A. Br.
    Epiphytisch auf *Desmonema Wrangelii* im Bergbach unterhalb der Meßmeralp am Säntis, 1180 m, Mat. 377, Kalk, pH 7,0, B. G. 1, reichlich; am Serenbachfall, Schrattenkalk, 500 m, Mat. 886, pH 7,5, B. G. 1, selten; reichlich.
11. *Chamaesiphon curvatus* Nordst.
    Bergbach im Morteratschtal, 2450 m, Mat. 199, Granit, B. G. 1, pH 5,95, epiphytisch auf *Desmonema Wrangelii*; ebenso am Rhonegletscher, 2270 m, Granit, Mat. 456, pH 5,85; epiphytisch auf *Schizothrix fasciculata, Phormidium favosum* und *Gloeocapsa sanguinea*; in der Spritzzone eines Wasserfalls ob dem Seealpsee am Säntis, 1300 m, Mat. 387, Schrattenkalk, pH 7,4; Massenentfaltung.
12. *Chamaesiphon incrustans* Grunow.
    Epiphytisch auf *Desmonema Wrangelii,* in kleinem Wasserfall am Barberinesee, 1890 m, Gneis, Mat. 471, pH 5,56, B. G. 1—2; epiphytisch auf *Cladophora glomerata,* an einer Trockenmauer bei Eglisau, 390 m, Mat. 431, B. G. 1—2.
13. *Chamaesiphon polonicus* (Rostaf.) Hansg.
    Oberhalb Boval-Hütte, Piz Morteratsch, Granit, 2650 m; im Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers, 1900 m, auf Gneis, Mat. 238, 310 A, B. G. 2—5, pH 6,3—6,8; am Rhonegletscher, 2270 m, Granit, Mat. 456, pH 5,85; auf Schrattenkalk am Serenbachfall, 500 m, pH 7,5 B. G. 1; im Bergbach unterhalb der Meßmeralp und am Rande eines Wasserfalls am Säntis, 1330 m, Mat. 378, pH 7,4, Kalk; am Rheinfall auf Gesteinssplittern; in der Teufelsküche bei Beringen auf anstehendem Kalk; von 500—2650 m; pH 5,8—7,4.

14. *Chamaesiphon polymorphus* Geitler.
Auf Molassesandstein im Bett der Sense bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 462, B. G. 2.

15. *Chamaesiphon subglobosus* (Rostaf.) Lemmerm.
In einem Bergbach im Tal des Morteratschgletschers, 2450 m, Mat. 199, pH 5,95, B. G. 1, reichlich; auf dem Jungfraujoch, 3450 m, Mat. 698, B. G. 2—3.

16. *Chlorogloea microcystoides* Geitler.
In Tintenstrichen auf Granit im Tal des Morteratschgletschers, 2190 m, Mat. 208, B. G. 5; im Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers, Mat. 241, 313 u. a. a. O.; am Riffelberg, 2530 m, Mat. 11, Serpentin; auf Gneis bei Vättis, auf Liaskalk bei Bärschis, auf Malmkalk der Teufelsküche bei Beringen, auf Molassesandstein bei Eglisau; von 400—2530 m, pH ca. 5,9—7,5.

17. *Chroococcus helveticus* Näg.
Auf Granit im Innern einer Felsgrotte unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2; auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, Mat. 453—455, pH 7,05, und bei Wettingen; 390—2410 m, Mat. 467, pH 5,6—7,3; reichlich.

18. *Chroococcus minutus* (Rostaf.) Lemmerm.
Auf Tintenstrichen, Isla Pers, 2650 m, Mat. 206, pH 5,72, B. G. 3; auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2, Mat. 218, pH 5,58, B. G. 1—2; auf Gneis am Barberinesee, 1880 m, Mat. 686, pH 5,92, B. G. 3—4; in zeitweise mit Wasser gefüllten Vertiefungen des Gesteins, oft in beinahe reinen Beständen.

19. *Chroococcus* sp.
Auf Molassesandstein bei Wettingen, 390 m, Mat. 467, pH 7,3.

20. *Chroococcus schizodermaticus* W. West.
Auf Liaskalk bei Bärschis, 510 m, Mat. 192; auf Molassesandstein im Bett der Sense, 650 m, Mat. 463, B. G. 2.

21. *Chroococcus tenax* (Kirchn.) Hieron.
Am Riffelberg, 2530 m, auf Serpentin, Mat. 11, 12, B. G. 2—4; auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 445, pH 6,6; am Drachenberg, 2600 m, auf Kalk, Mat. 400, pH 7,1; auf Liaskalk bei Bärschis, 500 m, Mat. 196; Iberger Egg, 1420 m; im Felsentälchen bei Schaffhausen auf Malm, Mat. 110—113, 170; von 400—2530 m.

22. *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Näg.
Auf überrieselten oder bergfeuchten Felsen im Verzascatal, 800 m, Mat. 320, pH 5,98, Gneis; bei Vättis, Gneis, Rötidolomit, 1250 m; Bärschis, Liaskalk, 510 m, Mat. 192; am Säntis, Schrattenkalk,

1330 m; Iberger Egg, 1420 m, Wildflysch; Schwarzenburg, Molassesandstein, 650 m, Mat. 451—457, 461, pH 5,98—7,2.

23. *Chroococcus turicensis* (Näg.) Hansg.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61; auf Granit der Isla Pers, 2650 m, Mat. 206, pH 5,72, B. G. 3; auf Gneis am Barberinesee, 1885 m, B. G. 4; auf Liaskalk bei Bärschis, 500 m; im Felsentälchen bei Schaffhausen, Teufelsküche bei Beringen, auf Kalk, 500 m, pH 6,75; bei Schwarzenburg, Mat. 453—456; im Küsnachter Tobel und bei Eglisau auf Molassesandstein; von 390—2650 m, pH 5,6—7,5; überall reichlich.

24. *Chroococcus Westii* (W. West) Poye-Petersen.
Am Riffelberg, 2530 m, B. G. 2—4; auf Granit bei Guttannen.

25. *Clastidium rivulare* Hansg.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, epiphytisch auf *Scytonema mirabile*; am Piz Boval, 2800 m, Mat. 442, pH 5,83; am Gornergrat auf Serpentin, 2800 m, pH 6,64, B. G. 3.

26. *Clastidium setigerum* Kirchn.
Epiphytisch auf *Desmonema Wrangelii* am Morteratschgletscher, Mat. 199, pH 5,95; am Piz Boval, 2900 m, Mat. 10 A; am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85; auf Serpentin am Gornergrat, 3000 m, Mat. 9; in kleinem Wasserfall am Barberinesee, 1890 m, Mat. 471, pH 5,56, B. G. 1—2; reichlich.

27. *Cyanostylon microcystoides* Geitler
Auf Ophiolithblöcken am Arlenwaldweg ob Arosa, 2000 m ü. M., B. G. 5.

28. *Cylindrospermum* sp.
In Granitgrotte im Tal des Morteratschgletschers, 2400 m, Mat. 218, pH 5,58. Es wurden nur 2 Exemplare beobachtet.

29. *Dactylococcopsis rhaphidioides* Hansg.
Auf überrieseltem Granitfels oberhalb der Station Morteratsch, 1950 m, Mat. 98, pH 5,8; reichlich.

30. *Desmonema Wrangelii* (Ag.) Born. et Flah.
In Bergbächen und auf dauernd überrieselten Felsen im Hochgebirge. Am Piz Boval, 2800 m, Mat. 422, pH 5,83, auf Granit; in einem Sturzbach zwischen Station Morteratsch und Bovalhütte, 2450 m, Mat. 199, pH 5,95; am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85; am Gornergrat, 3000 m, auf Serpentin, Mat. 9, pH 6,2; auf Serpentin ob Findelen, 2330 m, Mat. 11 A, B. G. 2—3; am Riffelberg, 2530 m, Mat. 11, pH ca. 6,5; in kleinem Wasserfall am Barberine-

see, 1890 m, auf Gneis, Mat. 471, pH 5,56; am Ritomsee; auf der Höhe des Lukmanierpasses. Meist dicht von Epiphyten, insbesondere *Clastidium setigerum* und verschiedenen Arten von *Chamaesiphon*, besetzt. Die Art wurde vom Verf. im Jahre 1934 auch für das Gebiet von Lunz (Niederösterreich) auf Kalk, von Lauterborn zum erstenmal 1941 für Westdeutschland nachgewiesen. Fehlt in den Arbeiten von Nováček. In der Ebene wurde die Art nie beobachtet. Sie dürfte daher zu den wenigen Cyanophyceen gehören, die als Gebirgsformen betrachtet werden können. Im Gebiete der Schweiz notierten wir sie ausschließlich auf Silikatgestein. Ihr Vorkommen im Gebiet zwischen Lunzer Ober- und Untersee zeigt aber, daß die Alge auch auf Kalk vorkommen kann. Vielleicht muß in einem solchen Fall das Gestein von einem Wasser mit tiefem pH-Wert benetzt werden, wie dies oberhalb der Station Lunz der Fall ist.

31. *Dichothrix gypsophila* (Kütz.) Born et Flah.
Auf Granit am Piz Boval, 2900 m, Mat. 10 A, B. G. 2; an Felswänden der Isla Pers, 2650 m, Mat. 204, B. G. 2—3; unterhalb der Bovalhütte, 2400 m, Mat. 227, pH 5,9; auf Tintenstrichen am Barberinesee, 1880 m, verschiedene Materialien; in kleinem Wasserfall am Barberinesee, 1880 m, Mat. 471, pH 5,56; auf Granit bei Ascona, 300 m, pH ca. 6,0; auf Liaskalk bei Bärschis, 500 m.

32. *Dichothrix Meneghiniana* (Kütz.) Forti.
Auf Gneis bei Bivio, 2100 m, Mat. 454, pH 6,51, und Mat. 455, pH 6,54, B. G. 5.

33. *Dichothrix Orsiniana* Born et Flah.
Im Gebiete des Piz Boval und des Piz Bernina, auf Granit an vielen Stellen zwischen 2800 und 2200 m, B. G. 3—5, pH 5,7—6,3; auf Serpentin ob Findelen, 2330 m, Mat. 11 A, B. G. 2—3; auf Gneis bei Bellinzona, Mat. 334, und bei Cevio, Mat. 321, 322, pH 5,7—5,9; auf Melsersandstein bei Mels, Mat. 353; auf Gneis bei Vättis, Mat. 128. In 24 Materialien nachgewiesen; vielfach gegenüber den andern Dichothrix-Arten schwer abzugrenzen.

34. *Entophysalis Samoensis* Wille.
Auf Granit bei Ascona, 280 m, Mat. 332, pH ca. 6,0; auf Liaskalk bei Bärschis, 500 m, Mat. 193, 220, 222.

35. *Gloeocapsa atrata* (Turp.) Kütz.
Auf Malmkalk im Felsentälchen bei Schaffhausen, 420 m, Mat. 82 bis 84, pH 7,14; auf Kreidekalk am Bürgenstock, 970 m, Mat. 699; am Piz Boval und an der Isla Pers auf Granit, 2650 m, Mat. 204, 206, pH 5,72.

36. *Gloeocapsa compacta* Kütz.
Auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 452; auf Melsersandstein bei Mels, 480 m; im Bernina-Gebiet an mehreren Stellen, 2190—2650 m, Mat. 204, 206, 208, pH 5,72, B. G. 3.

37. *Gloeocapsa dermochroa* Näg.
Auf Granit am Piz Boval, 3200 und 3000 m, Mat. 214, 215 und 217, pH 6,2; im Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers, 1900 m, B. G. 5; in Tintenstrichen am Barberinesee, 1885 m, Mat. 678, B. G. 5, pH 5,61; am Gornergrat auf Serpentin, 2800 m, Mat. 10, pH 6,6; auf Gaultklötzen am Säntis 950 m, Mat. 318, und an Schrattenkalkwand beim Wildkirchli, 1480 m, Mat. 381.

38. *Gloeocapsa fusco-lutea* (Näg.) Kütz.
Am Triftbach ob Zermatt, 1950 m, Mat. 7, B. G. 4; ob Zmutt auf Granit, 1730 m, Mat. 8, pH 5,68; auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 445; an einer Steilwand im Liaskalk bei Bärschis, 510 m, Mat. 192, 196, B. G. 3—4.

39. *Gloeocapsa granosa* (Berk.) Kütz.
Am Riffelberg, 2530 m, Serpentin, Mat. 11.

40. *Gloeocapsa Itzigsohnii* Bornet.
In der Wildkirchlihöhle am Säntis, 1480 m, Mat. 380—383, pH 7,45; im Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers, 1900 m, Mat. 213.

41. *Gloeocapsa Kützingiana* Näg. emend. Jaag.
Außerordentlich reichlich über das ganze Gebiet verbreitet. Ähnlich wie die vorige Art kommt auch diese auf allen Gesteinen der untersuchten Standorte, in allen Höhenlagen, an reichlich benetzten und extrem trockenen Standorten vor. Morphologisch zeigt sie eine ähnliche Abhängigkeit von den Außenbedingungen wie *Gloeocapsa sanguinea* : weite Hüllen an nassen, eng anliegende Hüllen an trokkenen Wuchsstellen, intensive Hüllenfärbung unter dem Einfluß starker Belichtung, schwache Färbung an lichtarmen Standorten. Unsere Untersuchungen haben uns zu der Auffassung geführt, daß die in der Literatur auseinandergehaltenen Arten *Gl. Kützingiana* Näg., *Gl. rupestris* Kütz. und *Gl. pleurocapsoides* Nčk. als Standortsmodifikationen ein und derselben Art zusammengehören. Die Alge ist stark kalkfällend und bildet darum auf Felswänden Kalkkrusten von mehreren Zentimetern Dicke. Im Kalkgebiet der Alpen überzieht die Alge in fast reinen aschgrauen Beständen ausgedehnte Flächen des nackten Gesteins.

Die Alge wurde in 133 Materialien nachgewiesen, 69mal im *status pleurocapsoides (perdurans)*, 21mal im *st. germ.*, 21mal im *st. rupestris*, 42mal im *st. familiaris lamellosus*, 3mal im *st. nanno-*

cytosus. Von der Ebene bis ins Hochgebirge, pH 5,8—7,4, B. G. 3—5, eine der häufigsten und reichlichst vertretenen Gesteinsalgen im ganzen Gebiet.

42. *Gloeocapsa nigrescens* Näg. emend. Nčk.
Auf Melsersandstein, Rötidolomit, namentlich aber auf Gneis und Granit durch das ganze Gebiet verbreitet, im Hochgebirge besonders reichlich; von 480—3100 m, pH 5,6—7,2, B. G. 2—5. Die Alge wurde in 26 Materialien nachgewiesen.

43. *Gloeocapsa punctata* Näg.
Auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 123, 125, B. G. 5; auf Serpentin am Riffelberg, 2530 m, Mat. 11, B. G. 2—3.

44. *Gloeocapsa quaternaria* (Bréb.) Kütz.
Auf einer Steilwand im Malm bei Sargans, 520 m, Mat. 220 A, B. G. 4—5.

45. *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. emend. Jaag.
Außerordentlich reichlich im ganzen Gebiet verbreitet. Sie fehlt sozusagen an keinem der untersuchten Standorte und ist wohl die häufigste Felsalge in unserm Untersuchungsgebiet. Sie ist in ihren Ansprüchen an die Umweltbedingungen wenig spezifisch und kommt darum auf allen Gesteinsarten (Granit, Gneis, Dolomit, Kalk, Molassesandstein usw.) in ungefähr gleicher Üppigkeit vor. Auch hinsichtlich der Feuchtigkeit ist sie imstande, alle Standorte, von denjenigen reichlicher Benetzung bis zu denjenigen sehr hoher Trockenheit, zu besiedeln. An dauernd benetzten Standorten aber fehlt sie. Die Alge verlangt einen periodischen Wechsel zwischen Zeiten der Benetzung und solchen der Trockenheit. Auch hinsichtlich der Belichtung zeigt sie ein wenig spezifisches Verhalten; sie gedeiht ebenso gut an intensiv besonnten, nach S exponierten Standorten wie an dauernd beschatteten Stellen und lebt vielerorts endolithisch in einer Tiefe bis zu mehreren Millimetern im Innern des Gesteins.

Entsprechend den so verschiedenartigen Standortsverhältnissen zeigt sie ein sehr weite Variabilität ihrer Erscheinungsform. Auf diese Veränderlichkeit ist in den voranstehenden Kapiteln vielfach hingewiesen worden. Wir haben dort gezeigt, daß die Reaktion des den Standort benetzenden Sickerwassers darüber entscheidet, ob die Hüllen sich rot (saure Reaktion; pH bis höchstens zirka 6,8) oder violett (neutrale oder alkalische Reaktion; pH über zirka 6,8) färben. Hoher Benetzungsgrad hat die Ausbildung von sehr weiten, lockeren, hohe Trockenheit dagegen die Ausbildung eng anliegender, zäher Hüllen zur Folge.

Intensive Belichtung verursacht intensive Färbung, schwache Belichtung dagegen geringe Färbung der Gallerthüllen. Auf Grund

dieser Tatsachen wurden die bisher als distinkte Arten betrachteten *Gloeocapsa magma* (Bréb.) Hollerb., *Gl. Ralfsiana* (Harv.) Kütz. und *Gl. alpina* (Näg.) Brand als Standortsmodifikationen in ein und derselben Art unter der ältesten Bezeichnung *Gloeocapsa sanguinea* (Ag.) Kütz. emend. Jaag zusammengefaßt.

In dieser weiten Fassung wurde die Art in 331 verschiedenen Materialien festgestellt. In 201 Fällen lag sie mit violett gefärbten Hüllen vor (98mal mit mittel, 10mal mit sehr weiten, 79mal mit eng anliegenden Hüllen, 9mal mit Keimgallerte, 5mal im Nannozyten-Stadium. In 171 Fällen waren die Hüllen rot (94mal mittel, 25mal sehr weit, 41mal eng anliegend, 5mal mit Keimgallerte, 6mal im Nannozyten-Stadium). 24mal wurde die Art mit farbloser, ungeschichteter Hüllgallerte gefunden.

46. *Gloeocapsa Shuttleworthiana* Kütz.
Auf Gneis bei Bivio, 2100 m, Mat. 352, pH 6,86; am Hörnli (Matterhorn), 3100 m, pH 6,7; am Drachenberg oberhalb Vättis, 2600 m, Mat. 409, pH zirka 7,1; sehr reichlich auf Dolomit oberhalb der Alp Maran (Arosa), 1900 m; auf Kreidekalk am Bürgenstock, 970 m, Mat. 699, B. G. 5; in 14 Materialien festgestellt, überall an stark besonnten, trockenen Standorten.

47. *Gloeothece confluens* Näg.
Auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 660 m, Mat. 452, pH 7,21, B. G. 3.

48. *Gloeothece fusco-lutea* Näg.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2; auf einem Felsband im Grüngestein oberhalb Zermatt; auf Gneis am Barberinesee, 1920 m, Mat. 457; auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 445, pH 6,6; auf Liaskalk bei Bärschis, 500 m, in Felsnische, B. G. 3—4, Mat. 192, und in schattiger Felsgrotte, B. G. 3, Mat. 196; auf Malmkalk im Felsentälchen bei Schaffhausen; auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, Wettingen, Küsnachter Tobel, am Uetliberg und an der Buchhalde oberhalb des Rheinfalls; auf Wildflysch der Iberger Egg, Mat. 441, B. G. 2—3; auf Malm bei Tierfehd, 910 m, Mat. 581, B. G. 4—5. Die Art wurde in 25 Materialien von der Ebene bis ins Gebirge, von 420—2230 m festgestellt. Ihr Hauptverbreitungsgebiet ist aber in tieferen Lagen; besonders reichlich auf Molassesandstein, pH 5,6—7,5, bevorzugt mittelstark bis schwach belichtete Standorte.

49. *Gloeothece rupestris* (Lyngbye) Bornet.
Auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 660 m, Mat. 452, 461, pH 7,2, B. G. 2—3; reichlich.

50. *Homoeothrix varians* Geitler.
Auf überrieseltem Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85, B. G. 1—2; in Bergbach unterhalb der Meßmeralp am Säntis, 1180 m, Mat. 377, pH 6,98.

51. *Lyngbya Kützingii* Schmidle.
Auf Malm bei Sargans, 520 m, Mat. 220 A, B. G. 4—5.

52. *Lyngbya* sp.
Epiphytisch auf *Desmonema Wrangelii* in kleinem Wasserfall am Barberinesee, 1890 m, Mat. 471, pH 5,56.

53. *Merismopedia punctata* Meyen.
Auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 453—455, pH 7,05, B. G. 3—4.

54. *Microcoleus paludosus* (Kütz.) Gom.
Auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, in mehreren Materialien, pH 6,6; auf Liaskalk bei Bärschis, 500 m, Mat. 196, pH 7,12.

55. *Microcoleus sociatus* W. et G. S. West.
Auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 353, pH 6,6.

56. *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom.
Auf Granit unterhalb der Bovalhütte, 2300 m, Mat. 216, pH 5,8; auf Gneis am Barberinesee, 1180 m, Mat. 678 u. a., pH zirka 5,9; auf Gneis bei Ascona, 250 m; auf Granit bei Bellinzona, 230 m, Mat. 334; auf Gneis bei Vättis, 980 m, Mat. 405, pH 6,5; auf Liaskalk bei Bärschis, 500 m, Mat. 192.

57. *Microcoleus vaginatus* var. *Vaucheri* (Kütz.) Gom.
Auf Granit bei Cevio im Maggiatal, 440—550 m, Mat. 321, 322, pH 5,75—5,88, B. G. 3—4.

58. *Microcystis fusco-lutea* (Hansg.) Forti.
Auf Granit der Isla Pers, 2650 m, Mat. 204, pH 5,72, B. G. 3. Auf Liaskalk bei Bärschis.

59. *Microcystis parasitica* Kütz.
Auf überrieseltem Granitfels oberhalb der Station Morteratsch, 1950 m, Mat. 98, pH 5,80; auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 125, pH 6,6; reichlich.

60. *Microcystis robusta* (Clark) Nygaard.
Auf Granit der Isla Pers, 2650 m, Mat. 204, pH 5,72, B. G. 3; reichlich.

61. *Nostoc insulare* Borzi.
Auf Malmkalk im Felsentälchen bei Schaffhausen, 420 m, Mat. 110 bis 113, B. G. 5—6.

62. *Nostoc microscopicum* Carm. sec. Harv.
Äußerst reichlich über das gesamte Gebiet verbreitet. Die Alge kommt auf allen Gesteinsarten, von der Ebene bis ins Hochgebirge vor. Je nach der Intensität der Belichtung des Wuchsortes sind die Fadenhüllen mehr oder weniger intensiv gefärbt oder völlig farblos. An Stellen mit sehr hoher Feuchtigkeit sind die Hüllen weit, oft zerfließend. Möglicherweise gehört *Camptothrix repens* in den Entwicklungskreis unserer Alge. An trockenen Standorten wird *Nostoc microscopicum* vielfach von Pilzhyphen befallen und abgetötet, an noch trockeneren Standorten führt dieser Pilzbefall zu gutausgebildeten *Collema*-Flechten. Die Art wurde in 62 Materialien festgestellt; pH 5,6—7,54, B. G. 2—5.
63. *Nostoc sphaericum* Vauch.
Auf Granit am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,73, B. G. 2; Mat. 98, im Wald oberhalb Station Morteratsch, 1950 m, pH 5,80; auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 102, 123, 125; auf Liaskalk bei Bärschis, 500 m, Mat. 192; auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 463, pH 5,7—6,6, B. G. 2—5.
64. *Oncobyrsa rivularis* (Wisl.) Eleschin.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85, B. G. 1—2; epiphytisch auf Wassermoosen (*Cinclidotus danubicus* S. et B.) über der Sturzwand des Rheinfalls, 380 m; reichlich.
65. *Oscillatoria irrigua* Kütz.
Auf Granit am Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,73, B. G. 2.
66. *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom.
Jungfraujoch, 3450 m, Mat. 698.
67. *Phormidium Corium* Gom.
Am Bürgenstock; auf Kreidekalk im Wald, 970 m, Mat. 699 A, B. G. 5; reichlich.
68. *Phormidium favosum* (Bary) Gom.
Am Rhonegletscher auf überrieseltem Granit, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2; auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 123 und 125; am Säntis im Bach unterhalb der Meßmeralp und auf dem Schrattenkalk eines Wasserfalles, 1180—1300 m, Mat. 377 und 378, pH 6,98—7,42; auf Molassesandstein im Küsnachter Tobel, 550 m, Mat. 372 und 373, pH 7,13—7,54; auf Nagelfluh am Uetliberg, 870 m, Mat. 375 A, pH 7,95; auf überflutetem Malmfels über dem Rheinfall, 380 m; auf Malm im Felsentälchen (Schaffhausen), 420 m, Mat. 94, pH 6,68, B. G. 2—3; auf Molassesandstein im Flußbett der Sense bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 463; überall reichlich, B. G. 1—5, pH 5,72—7,95.

69. *Phormidium fragile* Gom.
Jungfraujoch, 3450 m, Mat. 698.

70. *Phormidium lividum* Näg.
Im Felsentälchen (Schaffhausen), 420 m, Mat. 82—84, 96, pH 7,14, B. G. 2—3; auf Malm in der Teufelsküche (Beringen), 410 m, Mat. 96, pH 7,14, B. G. 3—4; reichlich.

71. *Phormidium longicolle* nom. nov.
Auf Molasse bei Wettingen, 390 m, Mat. 466, pH 7,35, B. G. 4—5.

72. *Phormidium subtruncatum* Woronich.
Am Bürgenstock; auf Kreidekalk im Wald, 970 m, Mat. 699 A, B. G. 5; reichlich.

73. *Phormidium* sp.
Zahlreiche Materialien, die nicht sicher bestimmt werden konnten. Es handelt sich dabei hauptsächlich um Lager, die wenig typisch ausgebildet waren. Solche fanden wir von der Ebene bis ins Hochgebirge, auf basischem und saurem Substrat.

74. *Placoma vesicula* Schousb.
Am Triftbach ob Zermatt auf Grüngestein, 1950 m, Mat. 7, B. G. 5.

75. *Plectonema carneum* (Kütz.) Lemm.
In ausgedehnten Beständen auf Molassesandstein bei Eglisau, 400 m, Mat. 429, und an der Buchhalde ob Rheinfall, 400 m, mehrere Zentimeter dicke, stark verkalkte Krusten bildend.

76. *Plectonema gracillimum* (Zopf) Hansg.
Im Felsentälchen (Schaffhausen) auf Malm in der Tropfzone, 420 m, Mat. 94, pH 6,68; auf Liaskalk bei Bärschis, 510 m, Mat. 192—194; auf Molasse im Küsnachter Tobel, 550 m, Mat. 372, und an der Buchhalde, 400 m, Mat. 376, B. G. 2—4, reichlich.

77. *Plectonema thallosum* nom. nov.
Auf Molassesandstein bei Wettingen, 390 m.

78. *Plectonema* sp.
Auf Prasinit bei Bivio, 2100 m, Mat. 352, pH 6,86, B. G. 4—5.

79. *Pleurocapsa polonica* Raziborski.
Am Rhonegletscher auf Granit, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85, B. G. 1—2.

80. *Pleurocapsa aurantiaca* Geitler.
Auf Molassesandstein im Flußbett der Sense bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 463, B. G. 2; im Bergbach unterhalb der Meßmeralp, 1180 m, Mat. 377, pH 7,0, B. G. 1.

81. *Pseudanabaena catenata* Lauterb.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

82. *Rivularia Biasolettiana* Menegh.
In dichten, stark verkalkten Beständen im Bett der Sense, 650 m, Mat. 463, B. G. 2; auf Molassesandstein über dem Ufer des Schwarzwassers bei Schwarzenburg, 660 m, Mat. 451, pH 7,16, B. G. 2; am Rheinfall; auf dem Wildflysch im Taminatal, 960 m, Mat. 188, pH 7,41, und auf Molassesandstein im Küsnachter Tobel, 540 m, Mat. 373, pH 7,13, B. G. 2.

83. *Sacconema rupestris* Borzi.
Auf überrieseltem Malmkalk am Säntis, 1300 m, Mat. 379, pH 7,2; auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 451 und 461, pH 7,2, B. G. 2—3, stets mit *Rivularia Biasolettiana* vergesellschaftet. Wir fassen *Sacconema rupestris* als die ökologische Form sehr nasser Standorte von *Rivularia Biasolettiana* auf.

84. *Schizothrix affinis* var. *epilithica* Ercegovič.
Auf überrieselten Schrattenkalkfelsen am Säntis, 1300 m, Mat. 379, pH 7,20.

85. *Schizothrix* cf. *arenaria* (Beck) Gom.
Auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 125 und 359, pH 6,6.

86. *Schizothrix fasciculata* (Näg.) Gom.
Auf Kalkstein im überrieselten Bergbach unterhalb der Meßmeralp am Säntis, 1300 m; in der Aufprallzone des Wassers eines Wasserfalls oberhalb des Seealpsees am Säntis, 1300 m, ausgedehnte Bestände bildend, Mat. 378, pH 7,42, B. G. 1.

87. *Schizothrix fuscescens* Kütz.
Auf Granit in Felsgrotte oberhalb der Station Morteratsch, 2200 m, Mat. 518, pH 5,58, B. G. 1—2; in Bergbach unterhalb Meßmeralp am Säntis, 1180 m, Mat. 377, pH 6,98, B. G. 1.

88. *Schizothrix Heufleri* Grun.
In Tintenstrichen auf Granit am Piz Boval, 2800 m, Mat. 442, pH 5,83; unterhalb der Bovalhütte, 2500 m, bis zur Station Morteratsch, 1900 m, in vielen Materialien, pH 5,7—6,2, B. G. 4 und 5; am Hörnli beim Matterhorn auf Calcschistes, 2950 m, Mat. 4, B. G. 5; am Gornergrat auf Serpentin, 3000 m, Mat. 9 und 10; am Riffelberg, 2530 m, Mat. 12; in einem Quelltuff über Molassesandstein bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 461, pH 7,20, B. G. 2—3; auf Malm bei Tierfehd, 910 m, Mat. 581, B. G. 4—5.

89. *Schizothrix Lamyi* Gom.
Auf Malmkalk bei Erstfeld, 520 m, Mat. 140, pH 7,24, B. G. 1—2.

90. *Schizothrix lardacea* (Ces.) Gom.
Auf Malmkalk bei Erstfeld, 520 m, Mat. 134, pH 7,24, B. G. 3.

91. *Schizothrix lateritia* (Kütz.) Gom.
Auf überrieseltem Kalkfels am Säntis, 1330 m, Mat. 379, pH 7,20, B. G. 2.

92. *Schizothrix rupicola* Tilden.
Auf Molassesandstein am Ufer der Sense bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 451 und 461, pH 7,16, B. G. 2—3.

93. *Schizothrix* sp.
Auf Liaskalk bei Bärschis, 510 m, Mat. 98 und 100, B. G. 5; bei Betlis, am Serenbachfall und an vielen anderen Orten. Material vielfach wenig typisch ausgebildet; daher nicht sicher bestimmbar.

94. *Scytonema myochrous* (Dillw.) Ag. emend. Jaag.
In allen Höhenlagen, von 300—3100 m, im gesamten Gebiet (Nord-, Zentral-, Ost-, West- und Südschweiz) außerordentlich reichlich vertreten. Die Art ist in ihren Ansprüchen an das Substrat und dessen Reaktion und an die Umweltbedingungen, insbesondere den Benetzungsgrad und die Belichtungsintensität, wenig spezifisch. In der Ausbildungsweise ihrer Gallertscheiden, namentlich deren Weite und Pigmentierung, ist sie von diesen Faktoren aber sehr weitgehend abhängig. So verursacht starke Belichtung eine intensive Braunfärbung, ein hoher Benetzungsgrad der Wuchsstelle die Ausbildung weicher, lockerer, dicker Scheiden, während diese an lichtarmen Standorten schwach gefärbt oder völlig farblos, an trockenen Stellen dagegen eng anliegend, zähe und dünn sind.

Wir haben auf Grund unserer Beobachtungen nachgewiesen, daß die als distinkte Arten beschriebenen *Scytonema crustaceum* (Ag.) Kirchn. und *Petalonema alatum* Berk. als die Standortsformen extrem trockener bzw. extrem feuchter, dauernd benetzter Wuchsstellen aufzufassen sind und nach unserer Auffassung in den Formenkreis des *Scytonema myochrous* hineingehören. Sie sind deshalb als distinkte Arten aufzugeben. In der vorliegenden Arbeit wurden sie als besondere Entwicklungszustände von *Scytonema myochrous* aufgeführt.

Die bisherigen Arten *Scytonema crustaceum* (Ag.) Kirchn. und *Petalonema alatum* Berk. werden als *Scytonema myochrous*, status *crustaceus* (Wuchsform extrem trockener) bzw. st. *Petalonema* (Wuchsform extrem feuchter Standorte) bezeichnet.

In dieser weiten Fassung wurde *Scytonema myochrous* (Ag.) Kirchn. emend. Jaag in 105 Materialien nachgewiesen. In diesen lag die Alge vor : 58mal im st. *crustaceus*, 39mal im st. *typicus* und 8mal im st. *Petalonema;* pH 5,7—7,46, B. G. 2—5.

95. *Siphononema polonicum* st. *chamaesiphonoides* Geitler.
Im Rückzugsgebiet des Morteratschgletschers, 1950 m, Mat. 238, pH 6,31, in jüngsten Tintenstrichen, auf Gneis, B. G. 2.

96. *Stigonema minutum* (Ag.) Hassal.
Durch das ganze Gebiet des sauren Gesteins in allen Höhenlagen von 300—3100 m überaus reichlich vertreten. Im Kalkgebiet ist die Alge nur anzutreffen, wenn die Reaktion des die Wuchsstelle benetzenden Sickerwassers saure Reaktion zeigt, so z. B. auf Liaskalk bei Bärschis, 500 m, Mat. 87, B. G. 3—4, und auf Malm im Felsentälchen bei Schaffhausen. Die Art erträgt sehr hohe Trockenheit und ist an Standorten der Benetzungsstufen 4—5 oft nur mit der ebenfalls extreme Trockenheit ertragenden *Gloeocapsa sanguinea* vergesellschaftet (z. B. auf den sonndurchglühten Felslehnen über Ascona, Bellinzona usw.).

Am Rande von Tintenstrichen oder an anderen extrem trokkenen Wuchsstellen zeigt sich die Alge mehr oder weniger stark lichenisiert; solche Stadien gehen oft zur Bildung vollentwickelter Flechten über.

Wir halten *Stigonema mirabile* Beck v. Mannag., st. *mesentericum* Geitler und eventuell noch weitere, als distinkte Spezies beschriebene Arten als Entwicklungszustände von *Stigonema minutum* und erklären ihre vom Typus der Art etwas abweichende Ausbildung durch den hohen Benetzungsgrad der Wuchsstelle. Solche « Arten » haben wir in der vorliegenden Arbeit nicht einzeln aufgeführt, sondern durchwegs als verschiedene Wuchsformen von *Stigonema minutum* aufgefaßt und entsprechend bezeichnet.

Die Art wurde in 72 Materialien nachgewiesen; pH 5,6—7,41, B. G. 2—5.

97. *Synechococcus aeruginosus* Näg.
Von der Ebene bis ins Hochgebirge durch das ganze Gebiet verbreitet, auf sozusagen allen untersuchten Gesteinen. In kleinen, zeitweise wassergefüllten und zeitweise austrocknenden Vertiefungen des Granits (insbesondere des sauren Gesteins) oft in individuenreichen, fast reinen Beständen, vielfach aber auch der charakteristischen Vegetation der Felswände mit geringem Benetzungsgrad beigemischt.

Die Art wurde in 37 Materialien nachgewiesen; 250—3000 m, pH 5,86—7,24, B. G. 2—5.

98. *Synechococcus maior* Schroeter.
Auf Prasinit bei Bivio, 2150 m, Mat. 454 und 455, pH 6,51—6,54, B. G. 5; auf Grüngestein ob Schwarzsee, 2600 m, Mat. 6, pH 6,59; in

einer wassergefüllten Vertiefung des Granits im Maggiatal, 450 m, Mat. 400, pH 5,89, B. G. 2; wohl noch an vielen anderen Orten, aber oft schwer erkennbar, da vielfach die Zellbreite mit den in den Artdiagnosen gegebenen Werten nur ungenügend übereinstimmt.

99. *Tolypothrix byssoidea* (Hass.) Kirchn.
Am Triftbach ob Zermatt auf Grüngestein, 1950 m, Mat. 7; am Riffelberg auf Serpentin, 2500 m, Mat. 12, pH 5,95; auf Granit unterhalb der Kirche Madonna del Sasso, Locarno, in mehreren Materialien; auf Liaskalk bei Bärschis, 510 m, Mat. 92, 97 und 222; auf Schrattenkalk am Wildkirchli, 1480 m, Mat. 381, und auf Kalkfelssplittern im Tal des Schwendebaches (Säntis), 1050 m, Mat. 378.

100. *Tolypothrix distorta* Kütz.
Auf grottenartig zurücktretender Granitwand unterhalb der Bovalhütte, 2400 m, Mat. 218, pH 5,58, B. G. 1—2.

101. *Tolypothrix Elenkinii* Hollerb.
Auf Gneis bei Vättis, 983 m, Mat. 407, B. G. 4—5, pH 6,39; auf Kalk am Drachenberg ob Vättis, 2600 m, Mat. 400, pH 7,11, B. G. 5.

102. *Tolypothrix epilithica* (Erceg.) Geitler.
Bei Erstfeld auf Malm, 520 m, Mat. 134, pH 7,24, B. G. 3; auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, in 4 Materialien, B. G. 5; bei Bärschis an einer Steilwand des Liaskalks, 510 m, Mat. 191, B. G. 4; auf Malm bei Sargans, 520 m, Mat. 220 A, B. G. 4—5; auf einer Steilwand des Nummulitenkalkes am Lowerzersee, 460 m, Mat. 583, B. G. 3.

103. *Tolypothrix distorta* var. *penicillata* (Ag.) Lemm.
Auf Granit unterhalb der Bovalhütte, 2350 m, Mat. 224, pH 5,7, B. G. 4.

104. *Tolypothrix Rechingeri* (Wille) Geitler.
Auf Liaskalk bei Bärschis, 510 m, Mat. 193, B. G. 4.

105. *Tolypothrix* sp.
Mehrere Materialien, die sich nicht mit Sicherheit in eine der beschriebenen Arten einreihen ließen; vielfach untypisch ausgebildet.

Chlorophyceae

106. *Ankistrodesmus falcatus* (Corda) Ralfs.
In Tintenstrichen am Rhonegletscher, 2270 m, Granit, Mat. 448 und 456, B. G. 2, pH 5,72—5,85; selten, spärlich.

107. *Ankistrodesmus pyrenogerus* Chod.
Auf Granitwand im Wald ob Morteratsch, 1950 m, Mat. 98, B. G. 2, pH 5,80; selten, reichlich; eine noch ungenügend bekannte Grünalge.

108. *Cladophora glomerata* (L.) Kütz.
Auf einer Trockenmauer bei Eglisau, 390 m, Mat. 431, B. G. 1—2.

109. *Chlorella lichina* Chod.
Im Felsentälchen bei Schaffhausen und an vielen anderen Standorten auf beschattetem, ziemlich trockenem Kalkfels; auf Molassesandstein bei Wettingen und am Uetliberg, 390—650 m, pH 7,35, B. G. 5—6; in 6 Materialien nachgewiesen.

110. *Chlorococcum humicolum* (Näg.) Rabh.
Auf Molassesandstein am Uetliberg und im Küsnachter Tobel, auf Malm im Felsentälchen (Schaffhausen), 420—750 m, B. G. 5—6; in 7 Materialien nachgewiesen.

111. *Coccomyxa thallosa* Jaag.
Im Felsentälchen bei Schaffhausen auf Malmkalk, auf Molassesandstein bei Wettingen und am Uetliberg; überall an beschatteten, ziemlich trockenen Standorten, 390—720 m, B. G. 5—6; in 8 Materialien nachgewiesen.

112. *Coccomyxa cf. turicensis* Jaag.
Auf dem Jungfraujoch, auf Gneis, hinter einer Holzverbauung vor direkter Sonnenstrahlung geschützt, 3450 m, Mat. 698, B. G. 2—3.

113. *Coccomyxa* sp.
In reichlicher Entwicklung auf Granit und Muskovit oberhalb Ascona, 250 m, auf Molassesandstein bei Wettingen und am Uetliberg, 400—600 m, auf Malmkalk bei der Teufelsküche (Beringen) und an vielen anderen, überall beschatteten und ziemlich trockenen Standorten.

In Kulturversuchen auf künstlichem Substrat gehen fast immer *Coccomyxa*-Kolonien in großer Zahl auf, woraus ersichtlich ist, daß die Algen sehr häufig anderen Arten beigemischt sind. Dort liegen sie aber meist in derart geringer Individuenzahl vor, daß sie bei der mikroskopischen Analyse leicht übersehen werden.

114. *Cystococcus humicola* Näg. emend. Treboux.
Am Bürgenstock; auf Kreidekalk im Wald, 970 m, Mat. 699 A, B. G. 5; reichlich.

115. *Cystococcus* sp.
Nie in stärkerer Entwicklung; dagegen sehr häufig aus zerfallenden Flechten angeweht und in Kulturversuchen zu zahlreichen Kolonien auswachsend.

116. *Glaucocystis Nostochinearum* Itzigs.
Am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2; in kleinem Wasserfall am Barberinesee, 1890 m, Mat. 471, pH 5,56.

117. *Gongrosira de Baryana* Rabenh.
Auf Nagelfluhfels am Uetliberg, 870 m, Mat. 375 A, pH 7,95, B. G. 2.

118. *Gongrosira* sp.
Auf Molassesandstein bei Wettingen, 550 m, Mat. 371, pH 7,4, B. G. 3.

119. *Haematococcus pluvialis* Flot. em. Wille.
Auf Grüngestein oberhalb des Schwarzsees (ob Zermatt), 2600 m, Mat. 6, B. G. 2—3, pH 6,39; in Vertiefungen des Granits am Rundhöckermassiv oberhalb Station Morteratsch (Rückzugsmarke des Gletschers 1887); in Vertiefungen des Gneis am Barberinesee, 1180 m; am Säntis; im Gebiet der Churfirsten (Quinten) und an vielen anderen Orten.

Die Alge ist über das ganze Gebiet von tiefsten bis höchsten Lagen auf allen Gesteinsarten, namentlich an periodisch austrocknenden Stellen reichlich vorhanden.

120. *Hormidium flaccidum* A. Br. *sens. ampl.*
Auf dem Jungfraujoch, auf Gneis, durch eine Holzverbauung vor direkter Sonnenstrahlung geschützt, 3450 m, B. G. 2—3; reichlich. Die Art ging in Kulturversuchen vieler Materialien reichlich auf, liegt im frisch gewonnenen Material aber meist in derart geringer Individuenzahl vor, daß eine sichere Bestimmung oft nicht möglich ist.

121. *Hormidium* sp.
Hormidium-Materialien, die infolge wenig typischer Ausbildung nicht mit Sicherheit identifiziert werden konnten, im Felsentälchen bei Schaffhausen, am Uetliberg u. a. a. O. Vielfach in geringer Individuenzahl anderen Arten beigemischt, in Kulturversuchen sehr oft reichlich aufgehend; Schattenformen.

122. *Hormotila mucigena* Borzi.
Auf Kalk bei der Teufelsküche (Beringen); auf Molassesandstein bei Wettingen und am Uetliberg; auf Granit unter der Madonna del Sasso, ob Locarno, 250—550 m, Mat. 110—113, 373 A, pH 5,9—7,3, B. G. 4—6.

123. *Muriella aurantiaca* W. Vischer.
In fast allen Materialien, sowohl des Silikat- wie des Molasse- und Kalkgesteins meist in wenigen Exemplaren, die aber in Aussaaten auf künstlichen Nährböden meist aufgehen und sich darin überaus üppig entwickeln. 350—3200 m.

124. *Oedogonium* sp.
Auf Molassesandstein bei Eglisau, 400 m, Mat. 430, pH 7,51, B. G. 2.

125. *Pediastrum tricornutum* var. *alpinum*.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2; reichlich.

126. *Protococcus viridis* Ag.
An beschatteten, ziemlich trockenen Stellen über das ganze Gebiet verbreitet, namentlich auf Kalk oft in dichten Überzügen in ziemlich reinen Beständen. Die Alge findet sich auch vielfach in der Tiefe von Höhlen, in Spalten und feinsten Haarrissen und als Flechtengonidie endolithisch im Kalkgestein. 350—2500 m, B. G. 5—6.

127. *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

128. *Stichococcus bacillaris* Gay.
Über das ganze Gebiet verbreitet; an beschatteten Standorten besonders reichlich und zum Teil fast reine Bestände bildend, auf Malmkalk bei der Teufelsküche (Beringen), auf Molassesandstein bei Wettingen und am Uetliberg; auf dem Jungfraujoch auf Gneis, hinter einer Holzverbauung vor Sonnenstrahlung geschützt, 3450 m, B. G. 2—3; vielen Materialien auch besonnter Wuchsorte spärlich beigemischt, in Kulturversuchen alsdann sich reichlich entfaltend.

129. *Trentepohlia aurea* (L.) Martius.
Auf Kalk-, Dolomit- und Silikatgestein in allen Höhenlagen von 300—2530 m ü. M. durch das gesamte Untersuchungsgebiet überaus reichlich vertreten, überall an Standorten, die vor direkter Besonnung geschützt sind, daher meist in N-Exposition oder an beschatteten Wuchsstellen, vielfach in Massenentfaltung; oft aus Flechtenlagern auswachsend (Hardfluh bei Beringen, Felsentälchen bei Schaffhausen u. a. a. O.).

130. *Trentepohlia jolithus* (L.) Wallroth.
Auf Gesteinssplittern und anstehendem Fels längs Flußläufen durch das ganze Alpengebiet verbreitet; besonders üppig entfaltet zu beiden Seiten der Reuß bei Gurtnellen (Kt. Uri). Hier bedeckt die Alge in zusammenhängender Schicht die einer für Grünalgen verhältnismäßig starken Besonnung ausgesetzte Oberfläche der Gesteinsquader in Hang- und Wildbachverbauungen und steigt auf der rechten Talseite bis weit in die Granitsteinbrüche, also bis weit über die Talsohle hinauf. Die Alge ist im Reußtal bis nach Andermatt hinauf nachzuweisen. Weitere Gebiete, in denen die Art in reich-

licher Entfaltung beobachtet wurde, sind im Kanton Graubünden : das Vorderrheintal von Truns bis Valendas (sehr reichlich), das Hinterrheintal von Nufenen bis Andeer (sehr reichlich), ferner Avers, Val Bevers, Sertigtal und Val Bondasca; Kanton Tessin : Centovalli; Kanton Wallis : im obern Rhonetal, im Rückzugsgebiet des Bodengletschers, im Nikolaital, im Val d'Entremont, außerhalb der südlichen Landesgrenze im oberen Chamonix. Sie ist sicher noch an vielen anderen Orten zu finden.

Die Alge zeigt also ihre Hauptverbreitung in den nach N und nach S auslaufenden Längs- und Quertälern der Alpen; die Fundstellen liegen in Höhen von 400 m (Centovalli) bis zu 1850 m (Bodengletscher). In allen diesen Gebieten ist sie auf das Silikatgestein beschränkt. Jenseits der nördlichen Landesgrenze finden wir sie, ebenfalls auf Granit, im Schwarzwald. Eingehende diesbezügliche Untersuchungen haben ergeben, daß die Alge auch auf Dolomit und Kalk Fuß zu fassen vermag, so z. B. im Tal der Tamina unterhalb Vättis und oberhalb dieser Ortschaft am Kunkelspaß. An den Lägern bei Baden wurde sie in recht ansehnlichen Krusten auf dem Kalk festgestellt. In allen diesen Fällen bildet sie reichlich Sporangien und entwickelt den für sie charakteristischen Veilchenduft.

Biologisch unterscheidet sich unsere Alge von den übrigen *Trentepohlia*-Arten hauptsächlich dadurch, daß sie eine verhältnismäßig starke Belichtung zu ertragen vermag, wie dies namentlich aus ihrem Vorkommen bei Gurtnellen hervorgeht. Aber auch an diesem Standort weicht sie direkter Sonnenstrahlung aus und ist auf die E-, W- und N-exponierten Hänge bzw. auf die in entsprechender Weise exponierten Flächen von Gesteinssplittern und Geröllen beschränkt. In andern Gebieten, so zum Beispiel am Bodengletscher und im Val Bondasca, sehen wir die Algenkruste auf die dem Licht abgewandte Seite der Gerölle beschränkt, während die der intensivsten Belichtung zugewandte Seite algenfrei ist. Wie andere Gesteinsalgen geht *Trentepohlia jolithus* an stark besonnten Wuchsstellen in den lichenisierten Zustand über und bildet die unter der Bezeichnung *Jonaspis* bekannten Flechten.

131. *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Born.

Diese Art tritt gegenüber den beiden vorgenannten Arten auf dem Gestein unseres Untersuchungsgebietes stark zurück. An Kunststeinen, insbesondere Sandstein, gelangt sie dagegen auf lichtgeschützten Flächen rasch und üppig zur Entwicklung. Dies ist namentlich auf Friedhöfen (Waldfriedhof Schaffhausen und Friedhöfe der Stadt Zürich u. a. a. O.) immer zu beobachten, wo die Denk-

steine durch die Alge leuchtend rot gefärbt sind. Sie ist schon zwei Jahre nach der Aussetzung auf solchen Denksteinen deutlich nachzuweisen und bedeckt nach fünf bis zehn Jahren ausgedehnte Flächen des Substrats.

An sehr trockenen Kalkfelsen im Jura, so im Gebiete des Schaffhauser Randens, tritt die Alge in verschiedenen Gesteinsflechten auf. Wird eine solche Felswand vom hochwachsenden Wald allmählich dauernd beschattet, so löst sich die Flechte auf und die Gonidienalge wuchert auf und im angewitterten Gestein weiter. Der Fels ist an solchen Stellen rot-orange gefärbt.

Im weiteren ist die Alge sehr reichlich und im ganzen Untersuchungsgebiet, namentlich aber in der Ebene auf und in der Stammrinde verschiedener Bäume festzustellen. Sie ist dabei in ihrem Vorkommen immer auf die dem Sonnenlicht abgewandte Seite beschränkt.

Siphonales
Vaucheriaceae

132. *Vaucheria de Baryana.*
Im Küsnachter Tobel, 540 m, auf Geröllen und an Wehrverbauungen im Flußbett, Mat. 373, pH 7,13; reichlich fruchtend. Weit verbreitet, vielfach aber im sterilen Zustande, und darum unbestimmbar.

Conjugatae
Mesotaeniaceae

133. *Cylindrocystis Brébissonii* Menegh.
Auf Granit am Grundfels der Kirche Madonna del Sasso, 360 m, in fünf Materialien; auf Malm im Felsentälchen (Schaffhausen), 420 m, in acht Materialien; auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 660 m, und an der Buchhalde (ob Rheinfall), 400 m, überall reichlich, pH 5,95—7,2, B. G. 2—5; eine im Gebiet wahrscheinlich weitverbreitete Art.

134. *Mesotaenium macrococcum* var. *micrococcum* (Kütz.) West et G. S. West.
Auf Granit bei Bellinzona, Ascona und am Rhonegletscher; auf Melsersandstein bei Mels; auf Liaskalk bei Bärschis; auf Malm bei Sargans,520 m, Mat. 220 A; auf Malmkalk in der Teufelsküche bei Beringen; im Felsentälchen (Schaffhausen); auf Molassesandstein im Küsnachter Tobel; in 18 Materialien nachgewiesen, von 420 bis 2270 m, pH 5,72—7,46, B. G. 2—5; jedenfalls durch das ganze Gebiet weit verbreitet.

Zygnemaceae

135. *Mougeotia recurva* (Hass.) Wittr.
Auf Granit am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,73, B. G. 2.

136. *Spirogyra punctiformis* Transeau.
In einem Sturzbach unterhalb der Bovalhütte, 2350 m, Mat. 199, pH 5,95, B. G. 1.

137. *Zygnema cylindricum* Transeau.
Neu für die Schweiz. Im Bernina-Gebiet verbreitet und stets reichlich ungeschlechtliche Dauersporen bildend; in den Materialien 10, 204, 205, 206, 218, 442; auf Granit, 2400—2900 m, pH 5,58—5,83, B. G. 1—2. Die Art war bisher nur aus Nordamerika und Böhmen bekannt.

138. *Zygnema* sp.
In vielen Proben liegen sterile Fäden vor, die unbestimmbar sind; auf Kalk, Dolomit- und Silikatgestein an andauernd benetzten Stellen.

Desmidiaceae

139. *Closterium venus* Kütz.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2; reichlich.

140. *Cosmarium Brébissonii* Menegh.
Am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

141. *Cosmarium Cucurbita* Bréb.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

142. *Cosmarium curtum* (Bréb.) Ralfs.
Auf Kalk im Felsentälchen bei Schaffhausen, 420 m, pH 7,10, B. G. 2—3.

143. *Cosmarium cylindricum* Ralfs.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85, B. G. 1—2; reichlich.

144. *Cosmarium dovrense* Nordst.
Auf Wildflysch an der Iberger Egg, 1420 m, Mat. 456, pH 5,85, B. G. 1—2.

145. *Cosmarium Hammeri,* var. *homalodermum* (Nordst.) West et G. S. West.
Am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85, B. G. 1—2.

146. *Cosmarium impressulum* Elfv.
Am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

147. *Cosmarium inconspicuum* West et G. S. West.
In kleinem Wasserfall am Barberinesee, 1890 m, auf Gneis, Mat. 471, pH 5,56.

148. *Cosmarium* cf. *insulare* (Wittr.) Roy.
Am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

149. *Cosmarium Margaritiferum* Turp.
Am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

150. *Cosmarium Nägelianum* Bréb.
Auf Granitwand am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,73, B. G. 2.

151. *Cosmarium notabile* Bréb.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte im Tal des Morteratschgletschers, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2.

152. *Cosmarium notabile* var. *media* Gutw.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

153. *Cosmarium obtusatum* Schmidle.
Auf Molassesandstein bei Eglisau über dem linken Rheinufer, 400 m, Mat. 430, pH 7,51, B. G. 2; auf Wildflysch an der Iberger Egg, 1420 m, Mat. 441, B. G. 2—3.

154. *Cosmarium obtusum* Bréb.
Auf Molassesandstein bei Eglisau, 400 m, Mat. 430, pH 7,51, B. G. 2.

155. *Cosmarium Palangula* Bréb.
Am Rhonegletscher, auf Granit, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85, B. G. 1—2.

156. *Cosmarium pseudopyramidatum* Lund.
Auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 453—456, pH 7,05—7,22, B. G. 3—4; reichlich.

157. *Cosmarium pseudopyramidatum* fa. *maior* Nordst.
Auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 451, pH 7,16, B. G. 2, und bei Wettingen, 390 m, Mat. 467, B. G. 2—3.

158. *Cosmarium pseudopyramidatum* var. *Woronichinii* Messikommer.
Auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 451, und bei Wettingen, 390 m, Mat. 467; auf Kalktuff bei Moutier (Jura). Die neue Varietät *Woronichinii* Messikommer dürfte im schweizerischen Mittelland weit verbreitet sein.

159. *Cosmarium pygmaeum* Arch.
In einer Granitgrotte im Tal des Morteratschgletschers, 2200 m, Mat. 218, pH 5,58, B. G. 2.

160. *Cosmarium quadratum* Ralfs.
Unter überhängendem Granit unterhalb der Bovalhütte, 2400 m, Mat. 218, pH 5,58, B. G. 2.

161. *Cosmarium repandum* var. *minor* West et G. S. West.
Am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85, B. G. 1—2.

162. *Cosmarium subquadratum* Nordst.
Im Taminatal auf Wildflysch, 650 m, Mat. 188, pH 7,41, B. G. 2—3; im Küsnachtertobel, auf Molassesandstein, 550 m, Mat. 371, pH 7,46, B. G. 5; in einem Molasse-Quelltuff bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 461, pH 7,20, B. G. 2—3.

163. *Cosmarium subtumidum* Nordst.
Am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

164. *Cosmarium undulatum* Corda.
Am Rhonegletscher, auf Granit, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

165. *Cosmarium undulatum* var. *minutum* Wittr.
In kleinem Wasserfall am Barberinesee, auf Gneis, 1890 m, Mat. 471, pH 5,56, B. G. 2.

166. *Cosmarium* cf. *venustum* (Bréb.) Arch.
Am Rhonegletscher, auf Granit, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

167. *Netrium Digitus* (Ehrenb.) Itzigs. u. Rothe.
Am Rhonegletscher, auf Granit, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

168. *Oocardium depressum* Wallner.
Auf Molassesandstein bei Eglisau, Schwarzenburg und an der Buchhalde. An verschiedenen Stellen längs des Untersees und Rheins zwischen Steckborn und Eglisau. Im gesamten Gebiet des Mittellandes an Tropfstellen weit verbreitet.

169. *Penium curtum* Bréb.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 456, B. G. 1—2.

170. *Staurastrum Bieneanum* Rabenh.
Unter einer überhängenden Granitwand unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2.

171. *Staurastrum Bieneanum* var. *elliptica* Wille.
Auf Granit am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,73, B. G. 2; auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, Mat. 239.

172. *Staurastrum dilatatum* Ehrenbg.
In Material Nr. 205 am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m.

173. *Staurastrum Meriani* Reinsch.
Auf Granit am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,73, B. G. 2.

174. *Staurastrum orbiculare* Ralfs.
In Material Nr. 205 am Piz Morteratsch, ferner in Mat. Nr. 10 in 2900 m am Piz Boval, epiphytisch auf *Dichothrix gypsophila.*

175. *Staurastrum polytrichum* (Perty) Rabenh.
In einem kleinen Wasserfall am Barberinesee, 1890 m, Mat. 471, pH 5,56.

176. *Staurastrum punctulatum* Bréb.
Auf Gneis in einem kleinen Wasserfall im Gebiete des Barberinesees, 1890 m, Mat. 471, pH 5,56; auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72.

177. *Staurastrum Sebaldi* Reinsch.
Auf Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85.

Bacillariophyceae

178. *Achnanthes linearis* W. Smith.
Auf Kalkfels in der Tropfzone eines Wasserfalls oberhalb Seealpsee am Säntis, 1300 m, Mat. 378, pH 7,42, B. G. 1; in Massenentwicklung.

179. *Caloneis alpestris* var. *Grunowii* Meister.
Im Tal des Morteratschgletschers, unterhalb der Bovalhütte, 2160 m, in Grotten des anstehenden Granits, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2; lichtarm, reichlich.

180. *Ceratoneis arcus* var. *genuina* Holmboe.
Auf Tintenstrichen am Piz Morteratsch, 2650 m, Granit, Mat. 205, pH 5,73, B. G. 2, und unterhalb der Bovalhütte, 2450 m, Granit, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 1—2; reichlich; am Serenbachfall (Churfirsten), 500 m, Schrattenkalk, Mat. 886, pH 7,50, B. G. 1; reichlich.

181. *Ceratoneis arcus* var. *linearis* Holmboe.
Auf Tintenstrichen am Rhonegletscher, 2277 m, Granit, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2; selten, reichlich.

182. *Cymbella affinis* Kütz.
Auf Schrattenkalk am Serenbachfall, 500 m, Mat. 886, pH 7,50, B. G. 1, Maßenentwicklung.

183. *Cymbella alpina* Grun.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2.

184. *Cymbella parva* (W. Smith) Cleve.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2—3; sehr reichlich.

185. *Cymbella ventricosa* Kütz.
Auf Granit am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,75, B. G. 2; am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2; auf Splittern des Schrattenkalks am Serenbachfall (Churfirsten), 500 m, Mat. 886, pH 7,50, B. G. 1; auf Molassesandstein bei Eglisau, 400 m, Mat. 430, pH 7,51, B. G. 2; reichlich.

186. *Cymbella ventricosa* var. *lunula* Meister.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 1—2; am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,75, B. G. 2.

187. *Denticula crassula* Näg.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2.

188. *Diatoma anceps* Grun.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2.

189. *Diatoma hiemale* var. *mesodon* Grun.
Auf Splittern des Schrattenkalks am Serenbachfall (Churfirsten), 500 m, Mat. 886, pH 7,50, B. G. 1.

190. *Diploneis elliptica* var. *genuina* Meister.
Auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2.

191. *Eunotia praerupta* Ehrb.
In Granitgrotte unterhalb der Bovalhütte, 2400 m, Mat. 218, pH 5,58, B. G. 2.

192. *Eunotia praerupta* var. *bigibba* Grun.
Auf Granit am Piz Boval, 2800 m, Mat. 442, pH 5,83, B. G. 3; Isla Pers, 2650 m, Mat. 206, pH 5,72.

193. *Fragilaria mutabilis* Grun.
In Granitgrotte unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2.

194. *Gomphonema capitatum* Ehrb.
Auf überrieseltem Granit am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72, B. G. 2.

195. *Gomphonema intricatum* var. *pumila* Grun.
Auf Granit unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2.

196. *Gomphonema olivaceum* Kütz.
Auf Splittern des Schrattenkalks, 500 m, Mat. 886, pH 7,50, B. G. 1.

197. *Melosira Roeseana* Rabh.
Auf dauernd benetztem Granit unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 1—2; in Felsgrotte des Granits, 2400 m, Mat. 218, pH 5,58; auf überrieselter Granitwand oberhalb der Station Morteratsch, 1950 m, Mat. 98, pH 5,80. Auf Granit der Isla Pers, 2650 m, Mat. 206, pH 5,72, B. G. 3; am Riffelberg, 2530 m, Mat. 11; auf Melsersandstein bei Mels, 480 m, Mat. 123; auf Liaskalk bei Bärschis, 510 m, Mat. 194, B. G. 3—4.

198. *Meridion circulare* Ag.
Auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 660 m, Mat. 452, pH 7,21, B. G. 3; auf Splittern des Schrattenkalks am Serenbachfall, 500 m, Mat. 886, pH 7,50, B. G. 1.

199. *Meridion orbiculare* Ag.
Auf Granit am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,75, B. G. 2.

200. *Microneis exilis* Cl.
Auf Splittern des Schrattenkalks am Serenbachfall, 500 m, Mat. 886, pH 7,50, B. G. 1.

201. *Microneis microcephala* Cl.
Benetzte Granitwand am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,75, B. G. 2.

202. *Navicula cryptocephala* Kütz.
Auf Granit am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,75, B. G. 2.

203. *Navicula Rotaeana* Grun.
Auf dauernd benetztem Granit am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,73, B. G. 2.

204. *Nitzschia communis* Rabh.
Auf benetzter Granitwand am Fuße des Piz Morteratsch, 2650 m, Mat. 205, pH 5,75, B. G. 2.

205. *Pinnularia borealis* Ehrb.
Auf Granit am Morteratschgletscher, 2650 m, Mat. 205, pH 5,75, B. G. 2.

206. *Rhopalodia parallela* var. *contorta* Fricke.
Auf Molassesandstein bei Schwarzenburg, 650 m, Mat. 453, pH 7,05, B. G. 3.

207. *Synedra radians* Kütz.
Auf Granit am Morteratschgletscher, 2650 m, Mat. 205, pH 5,73, B. G. 2.

208. *Synedra ulna* var. *danica* Grun.
In der Gischtzone am Serenbachfall, 500 m, Mat. 886, pH 7,50, B. G. 1.

209. *Tabellaria flocculosa* Kütz.
Auf Granit am Morteratschgletscher, 2650 m, Mat. 205, pH 5,75, B. G. 2; auf Granit unter überhängendem Fels unterhalb der Bovalhütte, 2410 m, Mat. 239, pH 5,61, B. G. 2—3; sehr reichlich; in einer Felsgrotte im Granit unterhalb der Bovalhütte, 2200 m, Mat. 218, pH 5,58, B. G. 1—2; am Piz Boval, 2800 m, Mat. 442, pH 5,83, B. G. 3; am Rhonegletscher, in einem Rinnsal über geneigtem Fels, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85; in Tintenstrichen am Rhonegletscher, 2270 m, Mat. 448, pH 5,72; am Gornergrat auf dauernd überrieseltem Fels, Serpentin, 3000 m, Mat. 9, pH 6,23; am Barberinesee in kleinem Wasserfall, Gneis, 1900 m, Mat. 471, pH 5,56, am Ritomsee, Gneis, 1850 m, Mat. 402, pH 6,34, B. G. 2; eine sehr häufige Alge an feuchten Felswänden; in zirka 20 Materialien nachgewiesen worden.

210. *Tetracylus Braunii* Grun.
Am Riffelberg unter überhängendem Fels, Serpentin, 2530 m, Mat. 11, B. G. 2—3.

Im weiteren waren Kieselalgen mehr oder weniger reichlich vertreten in den nachfolgend aufgeführten Materialien, ohne daß ihre Artenliste aufgestellt worden wäre : Nrn. 204, Isla Pers; 456, Rhonegletscher; 6, ob Schwarzsee; 9, Gornergrat; 11, Riffelberg; 335, Bellinzona; 320, Verzascatal; 402, Ritomsee; 377, Säntis; 441, Iberger Egg; 96, Teufelsküche Beringen; 451, 453, 454, 455, 456, 457, 458, 459, 460, 461, 462, Molasse bei Schwarzenburg; 373, Küsnachter Tobel; 428 und 429, Eglisau.

Die in der vorstehenden Liste aufgeführten Arten machen nicht die gesamte Kieselalgenvegetation des nackten Gesteins aus. Bei der detaillierten Bearbeitung der Fels-Diatomeen würde sich eine wesentlich reichere Artenliste ergeben.

Heterocontae

211. *Chloridella neglecta* Pascher.

Auf dem Jungfraujoch auf Gneis, durch einen Holzverschlag vor Sonnenbestrahlung geschützt, 3450 m, Mat. 698, B. G. 2—3; sehr reichlich.

Chrysophyceae

212. *Hydrurus foetidus* Kirchn.

In vielen Bergbächen, im Winter auch in den Flüssen der Ebene (Rhein, Limmat, Sense, Schwarzwasser usw.), sehr oft in Massenentwicklung; am Rhonegletscher auf überrieseltem Granit, 2270 m, Mat. 456, pH 5,85; im Bergbach unterhalb der Meßmeralp, 1300 m, Mat. 377, pH 7,31; im Wasserfall im Tal der Sense, 660 m, pH 695.

Rhodophyceae

213. *Chantransia pygmaea* Kütz.

In der Aufprallzone eines Sturzbaches im Tal des Morteratschgletschers, Mat. 199, pH 5,95, B. G. 1; auf Wildflysch im Taminatal, 960 m, Mat. 188, pH 7,41, B. G. 2—3; in mehreren Materialien vom Rheinfall, 390—410 m.

Berichtigungen

Seite	Zeile von oben Zeile von unten	soll es heißen	(statt)
75	16 v. o.	0,3—2,5°	(0,3—2,3°)
131	1 v. u.	Tafel 4a	(Tafel 4b)
175	16 v. u.	Abb. 33	(Abb. 30)
190	u. a. a. O.	sensu nostro	(sensu nob.)
203	4 v. o.	Tafel 8/1, 2	(Tafel 8/12)
239	20 v. o.	Tafel 9a	(Tafel 6a)
241	9 v. o.	und andern	(unter andern)
297	6 v. o.	Abb. 39	(Abb. 40)
384	15 v. o.	Tafel 18b	(Tafel 20b)
408	21 v. o.	Klimaxvegetation	(Klimavegetation)
457	8 v. u.	Ophiolit	(Ophiobolit)
520	13 v. u.	bei 18°, für St. 101 bei 21°	(bei 12°, für St. 101 bei 15°)
551	15 v. u.	Tetracyclus	(Tetracylus)

Literaturnachweis

Agardh, C. A. (1827) Aufzählung einiger in den östreichischen Ländern gefundenen neuen Gattungen und Arten von Algen, nebst ihrer Diagnostik und beigefügten Bemerkungen. Flora.

— (1824) Systema Algarum. Lundae.

Ångström, A. (1913 und 1914) Stud. of the nocturnal radiation to space. Astrophys. J. Chicago, **37,** 305—321 und Bd. **39,** 95—104 (zitiert nach *R. Geiger,* 1942).

— (1919) Die Konvektion der Luft. Met. Z. **36,** 348.

Asklöf, S. (1920) Über den Zusammenhang zwischen der nächtlichen Wärmeausstrahlung, der Bewölkung und der Wolkenart. Geogr. Ann. 2, 253—259.

Bachmann, E. (1915) Kalklösende Algen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **33,** 45—57.

— (1917) Die Beziehungen der Kieselflechten zu ihrer Unterlage. III. Bergkristall und Flint. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **35,** 464—476.

Baumann, E. (1911) Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Stuttgart, Schweizerbart, 554 S.

Best, A. C. (1935) Transfer of heat and momentum in the lowest layers of the atmosphere. Geophys. Mem. Nr. 65, London.

Bigelow, F. H. (1912) The laws of the evaporation of water from pans, reservoirs and lakes, sand, soils and plants. Bol. Oficina meteorologica Argentina, **2,** 5—147.

Blöchliger, G. (1931) Mikrobiologische Untersuchungen an verwitternden Schrattenkalkfelsen. Zürich, Frischknecht, 102 S.

Bongards, H. (1926) Feuchtigkeitsmessung. R. Oldenbourg, München und Berlin, 322 S.

Boresch, K. (1913) Die Färbung von Cyanophyceen und Chlorophyceen in ihrer Abhängigkeit vom Stickstoffgehalt des Substrats. Jahrb. wiss. Bot. **52,** 145—185.

— (1920) Ein neuer, die Cyanophyceenfarbe bestimmender Faktor. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **38.**

— (1919) Über die Einwirkung farbigen Lichtes auf die Färbung von Cyanophyceen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **37,** 25—39.

Brand, F. (1900) Morphologisch-physiologische Betrachtungen über Cyanophyceen. Beiheft zum Bot. Zentralblatt **XV.**

— (1900) Der Formenkreis von *Gloeocapsa alpina* Näg. Bot. Zentralblatt, LXXXIII.

Braun-Blanquet, J. (1928) Pflanzensoziologie. Biologische Studienbücher VII. Springer, Berlin, 330 S.

Brébisson, A. et *Godey* (1835) Algues des environs de Falaise. Falaise.

Brunnthaler, J. (1909) Der Einfluß äußerer Faktoren auf *Gloeothece rupestris.* Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Wien, Math. naturw. Kl. 118.

Cedercreutz, C. (1941) Beitrag zur Kenntnis der Felsenalgen in Finnland. Memoranda Societatis pro Fauna et Flora Fennica 17, 105—121.

Conrad, V. (1936) Die klimatologischen Elemente und ihre Abhängigkeit von terrestrischen Einflüssen. Handbuch d. Klimatologie **1,** Teil B.

Correns, C. (1897) Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **15,** 139—148.

— (1889) Über Dickenwachstum durch Intususception bei einigen Algenmembranen, Flora.

Czurda, V. (1932) Zygnemales in « Süßwasserflora Mitteleuropas » von A. Pascher, Heft 9.

De Candolle, A. (1825) Notice sur la matière qui a coloré en rouge le lac de Morat au printemps 1825. Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, 3, 2, 29—37.

De Quervain, F. (1938) Über Verwitterungserscheinungen an Bausteinen. Hoch- und Tiefbau, Schweiz. Baumeister-Zeitung, Nr. 10.

De Toni, J. B. (1889) Sylloge Algarum, Patavii.

Diels, L. (1914) Die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **XXXII,** 7, 507—531.

Dorno, C. (1911) Studie über Licht und Luft des Hochgebirges. Braunschweig.

Eckel, O. und *Thams, Chr.* (1939) Untersuchungen über Dichte, Temperatur- und Strahlungsverhältnisse der Schneedecke in Davos. Geologie der Schweiz, Hydrologie Lief. 3, 275—340.

Engelmann, Th. (1883) Farbe und Assimilation. Bot. Ztg. 41.

Ercegovič, A. (1930) Sur quelques genres peu connus des Cyanophycées lithophytes de la côte adriatique. Arch. für Protistenkunde 71 B, H. 2, Jena.

— (1932) Etudes écologiques et sociologiques des Cyanophycées lithophytes de la côte Yougoslave de l'Adriatique. Bull. Intern. de l'Acad. Yougoslave des sciences et des arts **26,** 33—56.

— (1934) Wellengang und Lithophytenzone an der Ostadriatischen Küste. Acta Adriatica Instituti Biologico-Oceanographici, Split (Jugoslavja).

Falger, E. (1922/23) Die erste Besiedlung der Gesteine. Mikrokosmos, 13—17, 45—49, 81—84.

Firbas, F. (1924) Studien über den Standortscharakter auf Sandstein und Basalt. Beihefte z. Bot. Zentralblatt **40,** 253—409.

Fischer, E. und *Gäumann, E.* (1929) Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Fischer, Jena, 428 S.

Franssila, M. (1936) Mikroklimatische Untersuchungen des Wärmehaushalts, Helsinki.

Frémy, P. (1930) Les Myxophycées de l'Afrique équatoriale française. Archives de Botanique **III,** 2.

— (1933) Cyanophycées des côtes d'Europe. Mém. de la Soc. Nat. d. Sciences Nat. et Math. de Cherbourg, **41,** 5^{me} Série, 1, 234 S. + 66 Taf.

Frey, Ed. (1922) Die Vegetationsverhältnisse der Grimselgegend. Bern, 195 S.

Friedrich (1904) Beiträge zur Anatomie der Silikatflechten. Diss., Stuttgart.

Fritsch, F. E. (1907) A General Consideration of the Subaerial and Fresh-water Algal Flora of Ceylon. Proceedings of the Royal Society of London, Series B. LXXIX. 197—254.

Früh, J. (1930) Geographie der Schweiz. St. Gallen, Fehr, 3 Bde.

Gaidukow, N. (1904) Die Farbe der Algen und des Wassers. Hedwigia 43.

Gäumann, E. und *Jaag, O.* (1939) a) Der Einfluß des Windes auf die pflanzliche Transpiration I. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **49,** 178—238. b) Ebenda II. l. c. S. 555—626.

Gäumann, E. (1942) Über die pflanzliche Transpiration, 1. Die kutikulare Transpiration. Zeitschr. f. Botanik **38,** 225—327.

Geiger, R. (1927) Das Klima der bodennahen Luftschicht. F. Vieweg u. Sohn, Braunschweig.

— (1942) Idem, zweite Auflage, 435 S.

Geitler, L. (1930) Cyanophyceae (Blaualgen) in Rabenhorst's Kryptogamenflora, *XIV,* Leipzig, 1196 S.

— (1936) Schizophyceen, in Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, II. Abt. VI, 1 B.

— (1942) Schizophyta : Klasse Schizophyceae in Engler und Prantl « Die natürlichen Pflanzenfamilien », 2. Aufl. Bd. 1 b, 232 S.

Geitler, L. und *Ruttner, F.* (1935) Die Cyanophyceen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition, ihre Morphologie, Systematik und Ökologie. Suppl.-Bd. **14** « Tropische Binnengewässer », Bd. 6, 308—483.

Gemsch, N. (1943) Vergleichende Untersuchungen über Membranfärbung und Membranfarbstoffe in der Gattung *Gloeocapsa* Kütz. und *Scytonema* Ag. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **53,** 121—192.

Gerlach, E. (1929) Untersuchungen über die Wärmeverhältnisse der Bäume. Diss. Leipzig.

Götz, P. (1926) Das Strahlungsklima von Arosa. Berlin, Springer, 110 S.
Hansgirg, A. (1892) Prodromus der Algenflora von Böhmen. Prag.
Hassall, A. H. (1845) A History of the British Freshwater Alge. Vol. I, II. London.
Haude, W. (1934) Temperatur und Austausch der bodennahen Luft über einer Wüste. Beitr. Phys. d. fr. Atm. **21,** 129—142.
Häyrén, E. (1914) Über die Landvegetation und Flora der Meerfelsen von Tvärminne. Acta Soc. pro Flora et Fauna Fennica, **39,** 191 S.
Hellmann, G. (1918) Über die nächtliche Abkühlung der bodennahen Luftschicht. Sitz.-Ber. Berlin. Akad. **38,** 806—813.
Hellmann, G. (1919) Über die Bewegung der Luft in den untersten Schichten der Atmosphäre, Sitz.-Ber. d. Preuß. Akad. z. Berlin, 404—416.
Hiltner, E. (1930) Der Tau und seine Bedeutung für den Pflanzenbau. Wiss. Archiv f. Landwirtschaft, **3,** 1—70.
— (1931) Der Tau und seine Bedeutung für den Wasserhaushalt der Kulturpflanzen. Prakt. Bl. f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz, **8,** 223.
Hollerbach (1923) De statibus Gloeocapsa magmatis (Bréb.) Kütz. notula. Notulae systematicae ex Instituto cryptogamico Horti botanici Petropolitani, Petropolis, **2.**
— (1924) De statibus Gloeocapsa magmatis (Bréb.) Kütz. notula. Not. syst. Inst. crypt. Reipubl. Ross. 3.
Huber-Pestalozzi, G. (1938) Das Phytoplankton des Süßwassers. « Die Binnengewässer », herausgeg. von A. Thienemann. Stuttgart, Schweizerbart. Bd. XVI.
Jaag, O. (1929) Recherches expérimentales sur les gonidies des Lichens appartenant aux genres Parmelia et Cladonia. Bull. Soc. Bot. Genève. 2^{me} Série, 21, fasc. 1, 1—119.
— (1933) Coccomyxa Schmidle, Monographie einer Algengattung. Beiträge zur Kryptogamenflora d. Schweiz. **8,** Heft 1.
— (1936) Untersuchungen über die Algenvegetation verwitternder Gesteine. Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Ges. 1936, 56—59.
— (1938) Kryptogamenflora des Rheinfalls und des Hochrheins von Stein bis Eglisau. Mitt. d. Naturf. Ges. Schaffhausen, Heft XIV, 1—158.
— (1941) Die Zellgröße als Artmerkmal bei den Blaualgen. Zeitschr. f. Hydrologie, 9, (1—2) 16—33.
— (1943) *a)* Scytonema myochrous (Dillw.) Ag., Formenkreis und Variabilität einer Blaualge.
— (1943) *b)* Untersuchungen über den Rhythmus der Lauberneuerung, die Lebensdauer der Blätter und den Epiphytenbefall bei einigen Farnen in den Tropen. Mitt. d. Naturf. Ges. Schaffhausen, 18, Nr. 6, 205—258.
— (1943) Symbiose und Krankheit bei den Pflanzen. Verhandlungen der Schweiz. Naturf. Ges. Schaffhausen, 52—62.
— (1945) Mikrobiologie im Dienste der Kriminalistik. Festgabe für Prof. Dr. Alfred Ernst, S. 483—495, Orell Füßli, Zürich.
Jenny, H. (1925) Reaktionsstudien an schweizerischen Böden. Landw. Jahrbuch der Schweiz.
Kaempfert, W. (1942) Sonnenstrahlung auf Ebene, Wand und Hang. Wissensch. Abhandl. d. Reichsamtes f. Wetterdienst, IX, Nr. 3, Berlin.
Kerner, A. (1871) Über Wanderungen d. Max. d. Bodentemp. Met. Z., *6,* 65—71.
— (1891) Die Änderung der Bodentemperatur mit der Exposition. Sitz.-Ber. Wien. Akad., **100,** 704—729.
Kirchner, O. (1900) *Schizophyceae,* in *Engler* u. *Prantl.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. II. Abt. 1 a, 45—92.
Kolkwitz, R. (1932) Urwald und Epiphyten. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **50,** 110—116.
Kraus, G. (1911) Boden und Klima auf kleinstem Raum. Fischer, Jena, 184 S.
Kützing, F. T. (1843) Phycologia generalis, **1—2,** Leipzig, 458 S. und 80 Taf.
— (1845—1869) Tabulae Phycologiae, **1—19,** Nordhausen.
— (1845) Phycologia germanica, d. i. Deutschlands Algen in bündiger Beschreibung. Nordhausen.
— (1849) Species Algarum. Lipsiae.

Lauterborn, R. (1942) Beiträge zur Flora des Oberrheins und des Bodensees. Mitt. f. Naturkunde u. Naturschutz. N. F. **4.**

Leick, E. (1932) Zur Methodik der relativen Taumessung. Beih. z. Bot. Zentralbl. **49,** Erg.-B. 160—189.

Lemmermann, E. (1910) Kryptogamenflora der Mark Brandenburg, **3,** 1, 712 S.

Lightfoot, J. (1777) Flora scotica, or a systematic arrangement of the native plants of Scotland and the Hebrides, London.

Lunelund, H. (1925) Bestrahlung geneigter Flächen in Finnland durch die Sonne. Soc. Scientiarum Fennica.

— (1927) Wärmesummen der direkten Sonnenstrahlung verschieden steiler Hänge in Finnland. Soc. Scientiarum Fennica.

— (1939) Bestrahlung verschieden orientierter Flächen in Finnland durch Sonne und Himmel. Soc. Scientiarum Fennica.

Magnus und *Schindler, B.* (1912) Über den Einfluß der Nährsalze auf die Färbung der Oscillarien. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **30.**

Malta, N. (1926) Die Kryptogamenflora der Sandsteinfelsen in Lettland. Acta Horti Botanici Universitatis Latviensis, I. 13—31.

Marchesoni, V. (1938) Le Alghe epilitiche del piano nivale del Cevedale. Memor. della R. Acad. Sc. Lett. ed Art. in Padova. LIV.

— (1939) Le Alghe epilitiche di alta Montagna nel gruppo del Cevedale. Nuovo Giorn. Bot. Ital. N. S. XLVI.

Maurer, J., Billwiler, R. und *Heß, Cl.* (1909/10) Das Klima der Schweiz, 2 Bde., Huber, Frauenfeld.

Maurer, J. (1916) Bodentemperatur und Sonnenstrahlung in den Schweizer Alpen. Meteorolog. Zeitschr. Heft 5, 193—199.

Meister, F. (1912) Die Kieselalgen der Schweiz. Beitr. z. Kryptogamenflora der Schweiz. Bd. IV, Heft 1, 254 S., 48 Taf.

Meneghini, J. (1842) Monographia Nostochinearum italicarum. Aug. Taurinorum.

Messikommer, E. (1942) Beitrag zur Kenntnis der Algenflora und Algenvegetation des Hochgebirges um Davos. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme der Schweiz, Heft 24, 452 S.

Mörikofer, W. (1931) Orientierende Angaben über die Zunahme der Sonnenstrahlungsintensität mit der Höhe und über deren klimatologische Auswirkung in der Schweiz. Verh. Schweiz. Naturf. Ges. La Chaux-de-Fonds, 298—299.

— (1932) Zur Bioklimatologie der Schweiz, zweiter Teil: Die Strahlungsverhältnisse. Schweiz. Med. Jahrb.

— (1932) Das Hochgebirgsklima. Physiologie des Höhenklimas von A. Loewy. Springer, Berlin.

— (1939) Meteorologische Strahlungsmeßmethoden. Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. II, Teil 3, 4005—4245.

Nadson, G. (1908) Über den Einfluß der Lichtstärke auf die Färbung der Algen. Petersburg.

— (1909) Über den Einfluß der Lichtstärke auf die Färbung der Algen. Petersburg.

Nägeli, C. (1849) Gattungen einzelliger Algen, physiologisch und systematisch bearbeitet. Zürich, Schultheß, 139 S., 8 Taf.

Nägeli, C. und *Schwendener, S.* (1877) Das Mikroskop. 2. Aufl. Leipzig.

Naumann, E. (1925) Untersuchungen über einige sub- und elitorale Algenassoziationen unserer Seen. Ark. för. Bot., **19.**

Nováček, F. (1929) De nova specie generis *Gloeocapsa-Gloeo. Dvořáki* Nvčk. Zprávy komise pro přírodovědecký výzkum Moravy a Slezska.

— (1930) De statibus Gloeocapsae sanguineae Ag. notula. Sborniku Klubu přírodoved. v Brně. XIII.

— (1934) Epilithické sinice Serpentinů Mohelenských. Archiv des Verbandes für Natur- und Heimatschutz im Mährisch-Schlesischen Lande Sv III a. Brně.

Oettli, M. (1905) Beiträge zur Ökologie der Felsflora. Zürich, A. Raustein, 171 S.

Paeschke, W. (1937) Experimentelle Untersuchungen zum Rauhigkeits- und Stabilitätsproblem in der bodennahen Luftschicht. Beiträge zur Physik der freien Atmosphäre **24,** 163—189.

Petersen, J. B. (1915) Studier over danske aerofile Alger. Det. kgl. danske Vid. Selsk. Skr. 7, Raekke, Math. naturv. Afd. **12,** 7, 271—379.

— (1935) Studies on the Biology and Taxonomy of the soil-Algae. Dansk Botanisk Arkiv, **8,** 9.

Ramdas, L. A. und *Malurkar, S. L.* (1932 ?) Surface convect. and var. of temp. near a hot surface. Indian J. of Physics **7,** 1—13 (zitiert nach Geiger, 1942).

Rossi, V. (1933) Über mikroklimatische Temperatur und Feuchtigkeit, beobachtet mit Thermoelementpsychrometern. Soc. Scient. Fennica; Comm. Phys. Math. **6,** Nr. 25, 1—22.

Rübel, E. (1910) Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. Botanische Jahrbücher, **47,** 615 S.

Ruttner, F. (1940) Grundriß der Limnologie. Berlin, De Gruyter, 167 S.

Scamoni, A. (1938) Über Eintritt und Verlauf der männlichen Kiefernblüte. Zeitschr. f. Forst- und Jagdw. **70,** 289—315.

Schade, A. (1912) Pflanzenökologische Studien an den Felswänden der Sächsischen Schweiz. Engl. Bot. Jahrb. XLVIII.

— (1923) Die kryptogamischen Pflanzengesellschaften an den Felswänden der Sächsischen Schweiz. Ber. Deutsch. Bot. Ges. XLI.

Schmidt, W. (1919) Die Windgeschwindigkeit in Bodennähe. Meteorolog. Zeitschrift **36,** 88—90.

Schorler, B. (1914) Die Algenvegetation an den Felswänden des Elbsandsteingebirges. Abh. Naturw. Ges. «Isis », Dresden.

Schröter, C. (1908) Das Pflanzenleben der Alpen. A. Raustein, Zürich, Erste Auflage, 866 S., 1926 zweite Auflage.

Schubert, J. (1928) Die Sonnenstrahlung im mittleren Norddeutschland nach den Messungen in Potsdam. Met. Z. **45,** 1—16.

Simmer, H. (1898) Erster Bericht über die Kryptogamenflora der Kreuzeckgruppe in Kärnthen. Allg. Bot. Zeitschr.

Sinclair, J. G. (1922) Temperature of the soil and air in a desert. Monthly Weather Review, Dep. of Agriculture, Washington. **50,** 142.

Stahlecker, E. (1905) Untersuchungen über Thallusbildung und Thallusbau in ihren Beziehungen zum Substrat bei siliziseden Krustenflechten. Diss. Stuttgart.

Süring, R. (1924) Strahlungsklimatische Untersuchungen in Agra (Tessin). Met. Z. **41,** 325.

Thomas, E. (1939) Über die Biologie von Flechtenbildnern. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz, **9,** Heft 1, 208 S.

Tobler (1925) Biologie der Flechten. Berlin, Bornträger, 265 S.

Tschermak, E. (1943) Weitere Untersuchungen zur Frage des Zusammenlebens von Pilz und Alge in den Flechten. Wiener Bot. Zeitschr. **92,** H. 1/2, 15—24.

Wiesner, J. (1907) Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig, W. Engelmann, 322 S.

Wille, N. (1918) Algologische Notizen XXV—XXIX. Nyt. Mag. f. Naturv. LVI.

— (1919) Algologische Notizen 25—29. Nyt. Mag. f. Naturv. **56.**

Woern, M. (1939) Epilithische Algenvegetation. Acta Phytogeographica Suecica XII.

Woronich (1930) Alg. Polar- und Nordural, **67.**

Zattler, F. (1932) Agrarmeteorologische Beiträge zum Tauproblem auf Grund von Messungen im Hopfengarten. Wiss. Archiv f. Landwirtschaft **8,** 371—404.

Zukal, H. (1894) Neue Beobachtungen über einige Cyanophyceen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **12,** 256—266.

Erklärung der Tafeln

Tafel 1

Anordnung der in unsern Temperaturmessungen in Zürich im Garten des Institutes für spezielle Botanik der ETH ausgelegten Gesteinsblöcke. Abb. a : Sandstein, Diabas und Marmor (kleiner Block).

Abb. b: Granit und Marmor (größerer Block). Die in Abb. b sichtbaren Gesteine liegen rechts neben denjenigen der Abb. a. Hinter dem Marmorblock ist in Abb. b die Schutzwand sichtbar, hinter der der Thermograph sowie das Maximum-Minimum-Thermometer (vor direkter Sonnenstrahlung geschützt) aufgestellt sind.

Tafel 2

Abb. a: Anordnung der Gesteinsblöcke für die Temperaturmessung; Kalkstein und Verrucano. Das Bild stellt die Fortsetzung der in Tafel 1 sichtbaren Reihe der Meßgesteine nach rechts hin dar.

Abb. b: Ein mit Erde gefüllter und mit Vegetation bedeckter Trog (Nr. 11) in der Terrasseneinfassung des Land- und Forstwirtschaftsgebäudes der ETH, wie er in den Durchsickerungsversuchen verwendet wurde. In der Mitte des unteren Randes der Abbildung ist das Ausflußrohr des Sickerwassers sichtbar.

Tafel 3

Abb. a: Versuchseinrichtung zur Ermittlung der Wassermenge, die nötig ist, um auf einer Kunststeinwand eine Fläche von bestimmter Größe dauernd naß zu erhalten. Die 4 benetzten Flächen heben sich dunkel von der nach N exponierten Wand der Terrasseneinfassung ab. Um diese Flächen möglichst gut sichtbar zu machen, mußte im Gegenlicht photographiert werden. (Weitere Erklärungen im Text.)

Abb. b: Natürliche Sickerwasseraustritte aus Spaltfugen einer Kalksteinwand im Jura (Moutier, Kt. Bern).

Tafel 4

Abb. a: Anlage des Versuchs zur Bestimmung der Taumengen auf horizontal ausgelegten Glasfenstern sowie auf dem Diabasblock, auf dem wir auch den Gang der Temperatur bestimmten (siehe Tafel 1 a). Er liegt hinten im Bilde rechts neben den Thermohygrographen.

Abb. b: Anlage des Versuchs zur Bestimmung der Taumenge auf einer um 30° geneigten Dachfläche des Glashauses (Vegetationshalle). (Weitere Erklärungen im Text.)

Tafel 5

Tintenstriche. Abb. a: Auf Granit im Tal des Morteratschgletschers (Benetzungsstufe 5).

Abb. b: Auf Kalk an einer senkrechten Kalksteinwand unterhalb des «Wildkirchlis» am Säntis.

Tafel 6

Gloeocapsa sanguinea (Ag.) Kütz. sens. nob. Die hauptsächlichsten Entwicklungszustände auf saurem Substrat (pH-Wert unter ca. 6,5). 1 Dauerspore; 2—4 Keimung derselben; 5 Nannozyten-Stadium; 6—7 status familiaris lamellosus,

coloratus, typicus; 8—9 status familiaris lamellosus, coloratus, Ralfsianus; 10—11 Arthrosporen; 12 status familiaris lamellosus, coloratus, magma; 13—14 Arthrosporen in Keimungsgallerte eingehüllt; Vergr. 1—12 und 14 ca. 500; 13 ca. 200.

Tafel 7

Gloeocapsa sanguinea (Ag.) Kütz. sens. nob. Die hauptsächlichsten Entwicklungszustände auf basischem Substrat (pH-Wert über ca. 6,5). 1 Dauerspore; 2—4 Keimung derselben; 5—6 status familiaris lamellosus, coloratus, alpinus, typicus; 7—8 status familiaris lamellosus, coloratus, alpinus, Ralfsianus; 9 status perdurans, coloratus, alpinus; 10 status familiaris lamellosus, coloratus, alpinus, magma; 11 Arthrosporen; 12—13 Arthrosporen in Keimungsgallerte eingehüllt; Vergr. ca. 500.

Tafel 8

Gloeocapsa Kützingiana Näg. sens. nob. Die hauptsächlichsten Entwicklungszustände. 1 Dauerspore; 2—4 Keimung derselben; 5—6 status coloratus, rupestris; 7—8 status familiaris, lamellosus, coloratus, Ralfsianus; 9—11 Dauersporen; 12—14 Arthrosporen in Keimungsgallerte eingehüllt; 12 status quadrantorum; Vergr. ca. 500.

Tafel 9

Abb. a: Unser Untersuchungsgebiet im Tal des Morteratschgletschers sowie im Massiv des Piz Morteratsch und des Piz Boval.

Abb. b: Eine Tintenstrichlandschaft auf der linken Talseite unterhalb der Bovalhütte im Morteratschgebiet.

Tafel 10

Abb. a: Tintenstriche auf einem Gneismassiv inmitten der Eismassen des Rhonegletschers.

Abb. b: Wasserpfütze im kompakten Gneis am Barberinesee. Vielfach der Wuchsort von *Synechococcus* und *Haematococcus*.

Tafel 11

Abb. a: Ein kleiner Wasserfall. Untersuchte Stelle im Gebiet von Barberine. Benetzungsstufe 1—2.

Abb. b: Geneigte Gneiswand mit Rieselwasserbahnen auf einem Rundhöckermassiv im Gebiet von Barberine.

Tafel 12

Abb. a: Das Gipfelgebiet der Jungfrau, in dem die am höchsten gelegenen Tintenstriche beobachtet wurden.

Abb. b: Eine mit Algen bedeckte Steilwand des Melsersandsteins bei Mels (St. G.).

Tafel 13

Abb. a: Eine Blaualgendecke auf zeitweise überrieseltem Melsersandstein. Die vertrocknende Vegetation löst sich in Fetzen vom Gestein ab.

Abb. b: Das Untersuchungsgebiet am Drachenberg ob Vättis.

Tafel 14

Abb. a: Gneisfelsen längs des Römerweges Ascona—Ronco im Tessin. Dank den hohen lokalen Niederschlägen ist die Vegetation der Blaualgen nicht auf Riesel- und Sickerwasserbahnen beschränkt (Tintenstriche), sondern bedeckt das Gestein mit einer kontinuierlichen dunkeln Schicht.

Abb. b: Am Säntis. Steilwand im Schrattenkalk auf der Höhe des « Wildkirchli ».

Tafel 15

Abb. a: *Schizothrix fasciculata,* in einem zusammenhängenden verkalkten Tuff die Oberfläche eines Gesteinssplitters überziehend. In der Aufprallzone eines Wasserfalls oberhalb des Seealpsees am Säntis; ½ der nat. Größe.

Abb b: Felszahn im Dolomit auf der Alp Maran ob Arosa, Wuchsort der in Tab. 36 aufgezeichneten Sammelmaterialien.

Tafel 16

Abb. a: Tintenstriche auf dem Kalk im Jura bei Moutier.

Abb. b: Steilwände und bergfeuchte Grotten im Molassesandstein. Im Tal der Sense bei Schwarzenburg.

Tafel 17

Abb a: Rieselwasserstreifen auf einer Molassewand im Tal der Sense bei Schwarzenburg, Benetzungsgrad 2.

Abb. b: Nur von den Niederschlägen benetzte senkrechte Wand des Molassesandsteins im Tal der Sense, mit reichlicher Flechtenbildung.

Tafel 18

Abb. a: Jüngste Stadien von Tintenstrichen auf einem seit 10 Jahren der Besiedelung ausgesetzten Kunststein.

Abb. b: Moos- und Flechtenbildung auf der verhältnismäßig schwach belichteten Seite eines vor 24 Jahren ausgesetzten Grabsteines.

Tafel 19

Abb. a: Grabmal aus Kunststein. Die lichtreichen Gesteinsflächen sind von Flechtenlagern dicht bedeckt. Die lichtärmern Flächen sind flechtenfrei. Besiedlungsdauer 16 Jahre.

Abb. b: Sandsteinblock, 65 Jahre der Besiedelung durch Pflanzen ausgesetzt. In der Mitte des Bildes ist die gesteinsauflösende Wirkung der Krustenflechten deutlich sichtbar.

Tafel 20

Besiedelung eines Kalksteinblocks durch Flechten. Die Vegetation nimmt in Spaltfugen, Ritzen und feinsten Rissen des Gesteins ihren Anfang.

Tafel 21

Geographische Karte der Schweiz. Eintragung der wichtigsten Untersuchungsgebiete.

Zeichenerklärung: Silikatisches Gestein: ○ (auf weißem Grunde); Kalk und Dolomit ●; Molassesandstein ▲. Die Zahlen entsprechen den Ordnungsnummern, unter denen im Text die Vegetation der einzelnen Gebiete beschrieben ist. Bezeichnete Stellen, die auf der Karte nicht numeriert sind, wurden untersucht, aber nicht im Detail beschrieben oder im Text gar nicht erwähnt.

Tafel 1

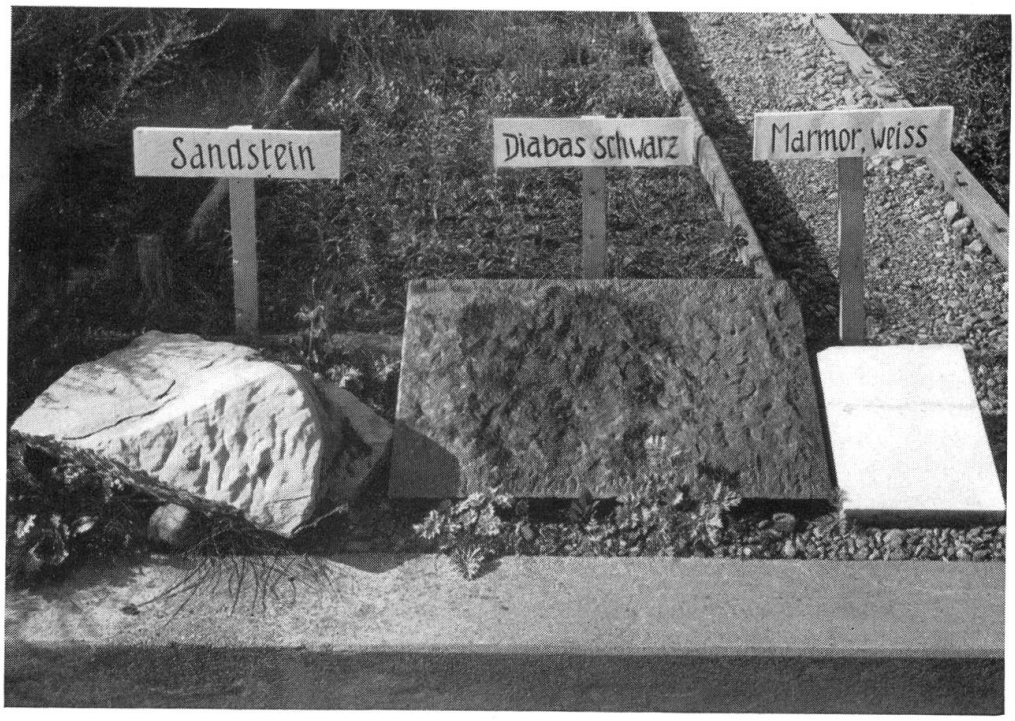


Abb. a

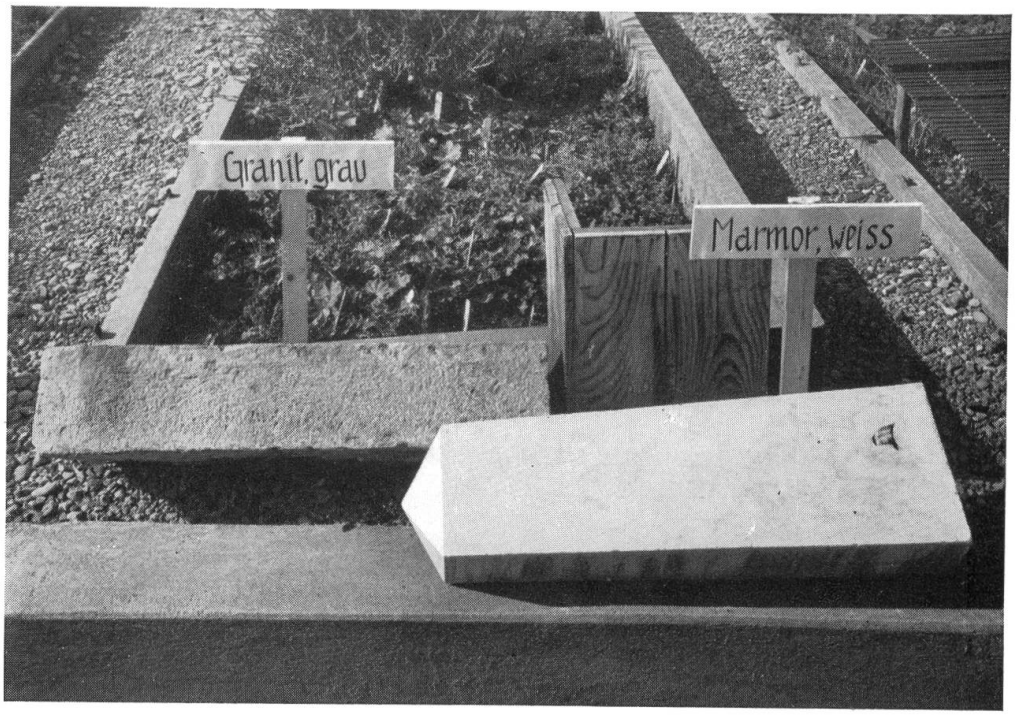


Abb. b

Tafel 2



Abb. a

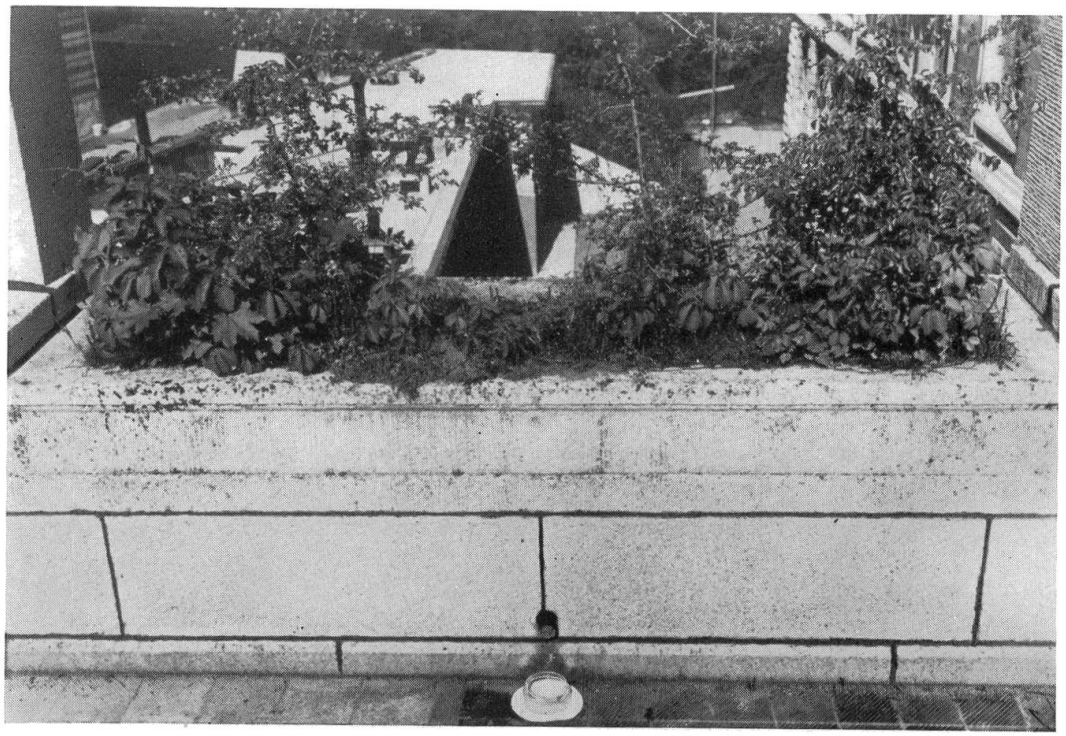


Abb. b

Tafel 3

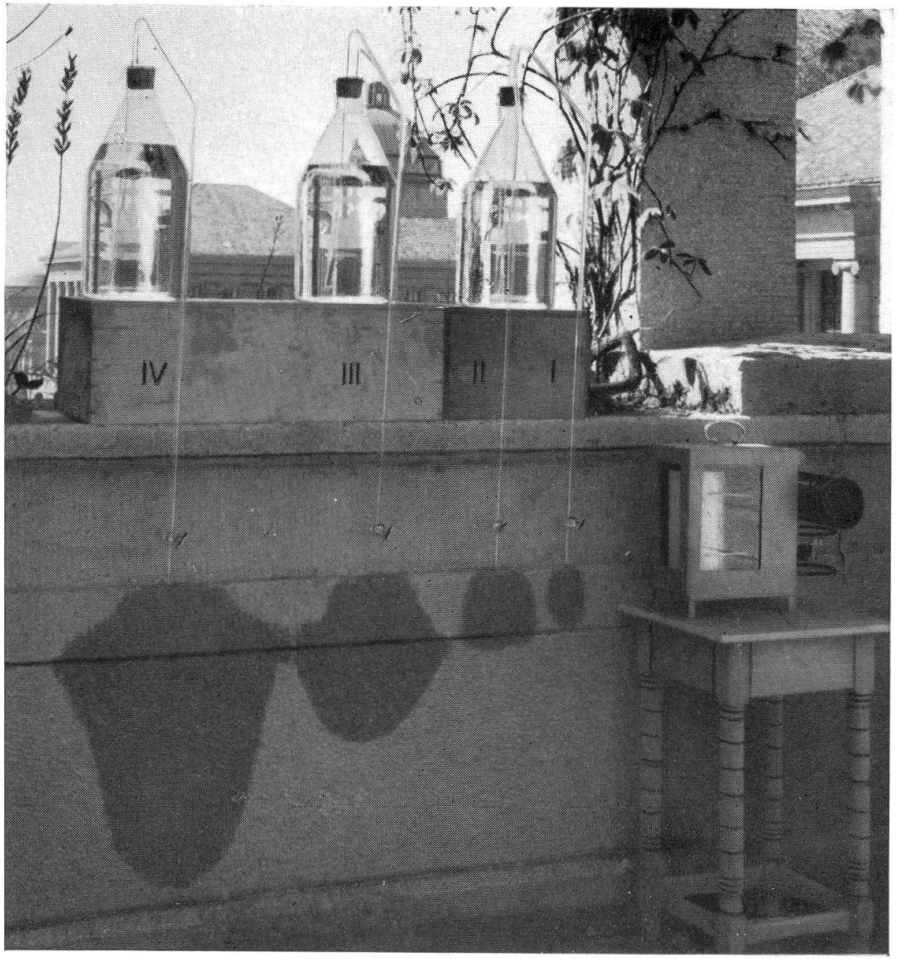


Abb. a



Abb. b

Tafel 4



Abb. a

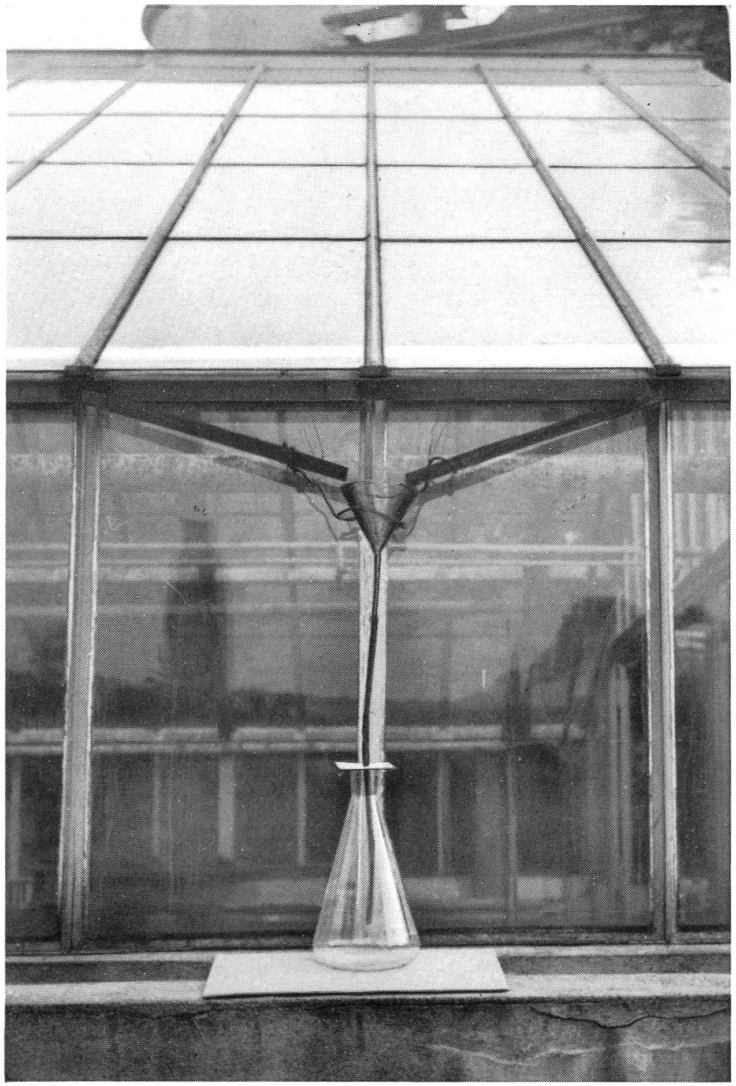


Abb. b

Tafel 5



Abb. a

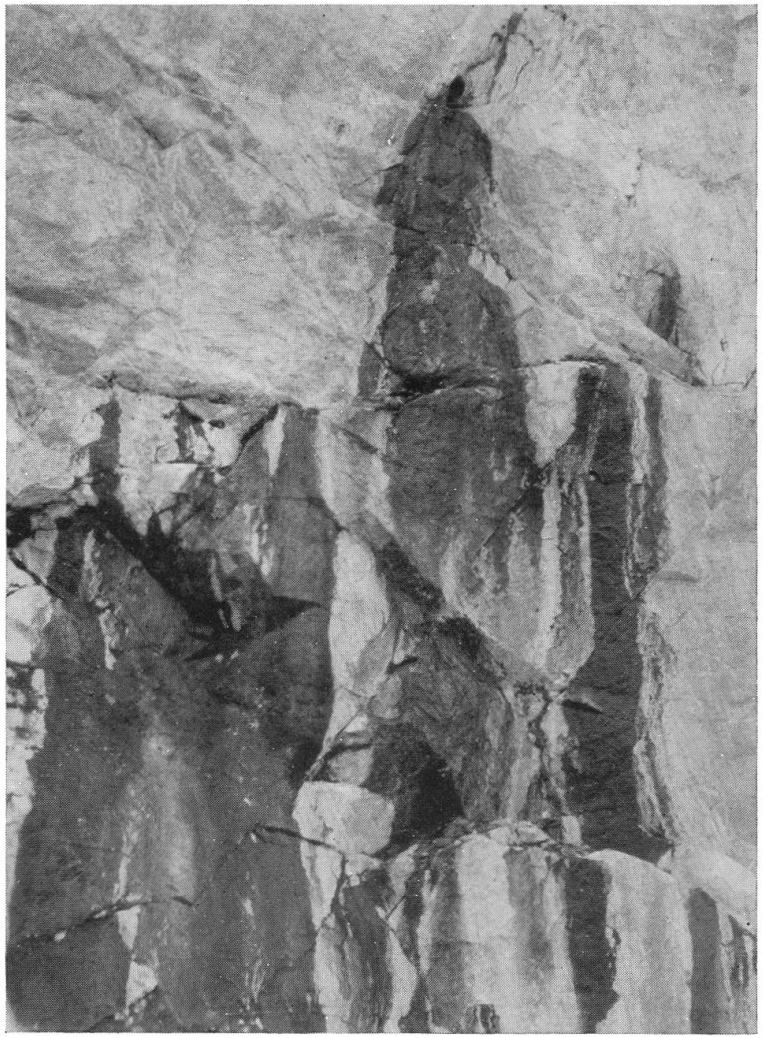


Abb. b

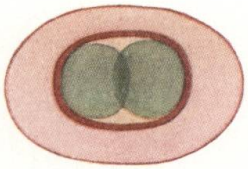
Tafel 6



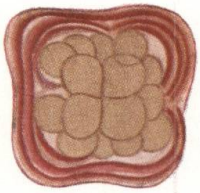
1



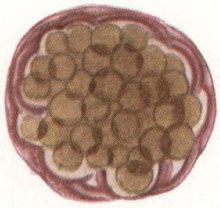
2



3



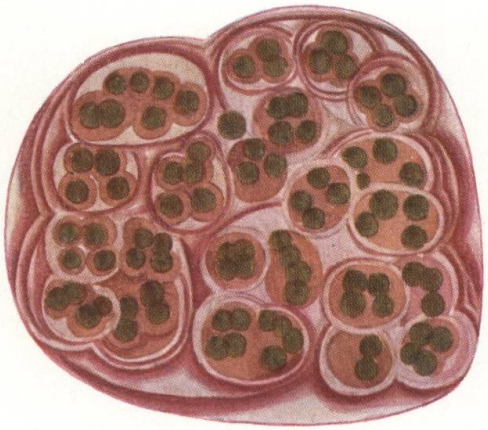
4



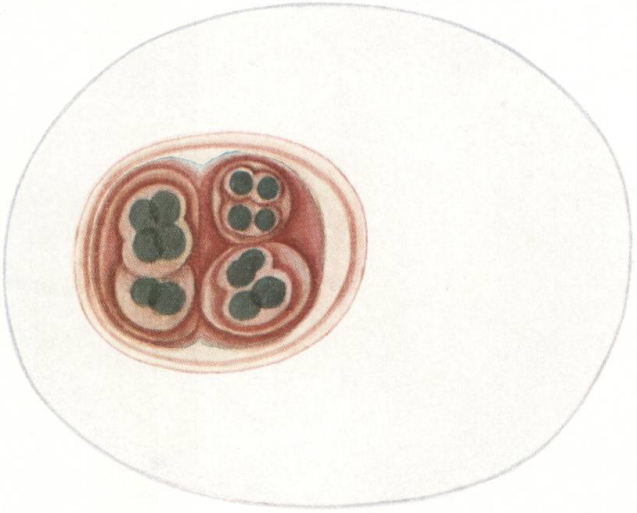
5



6



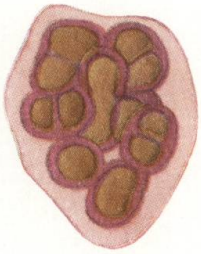
7



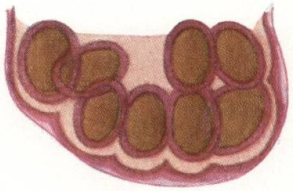
8



9



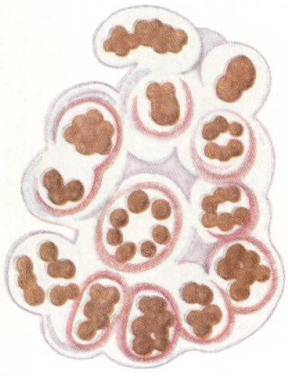
10



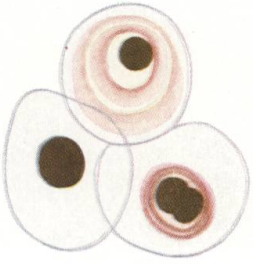
11



12

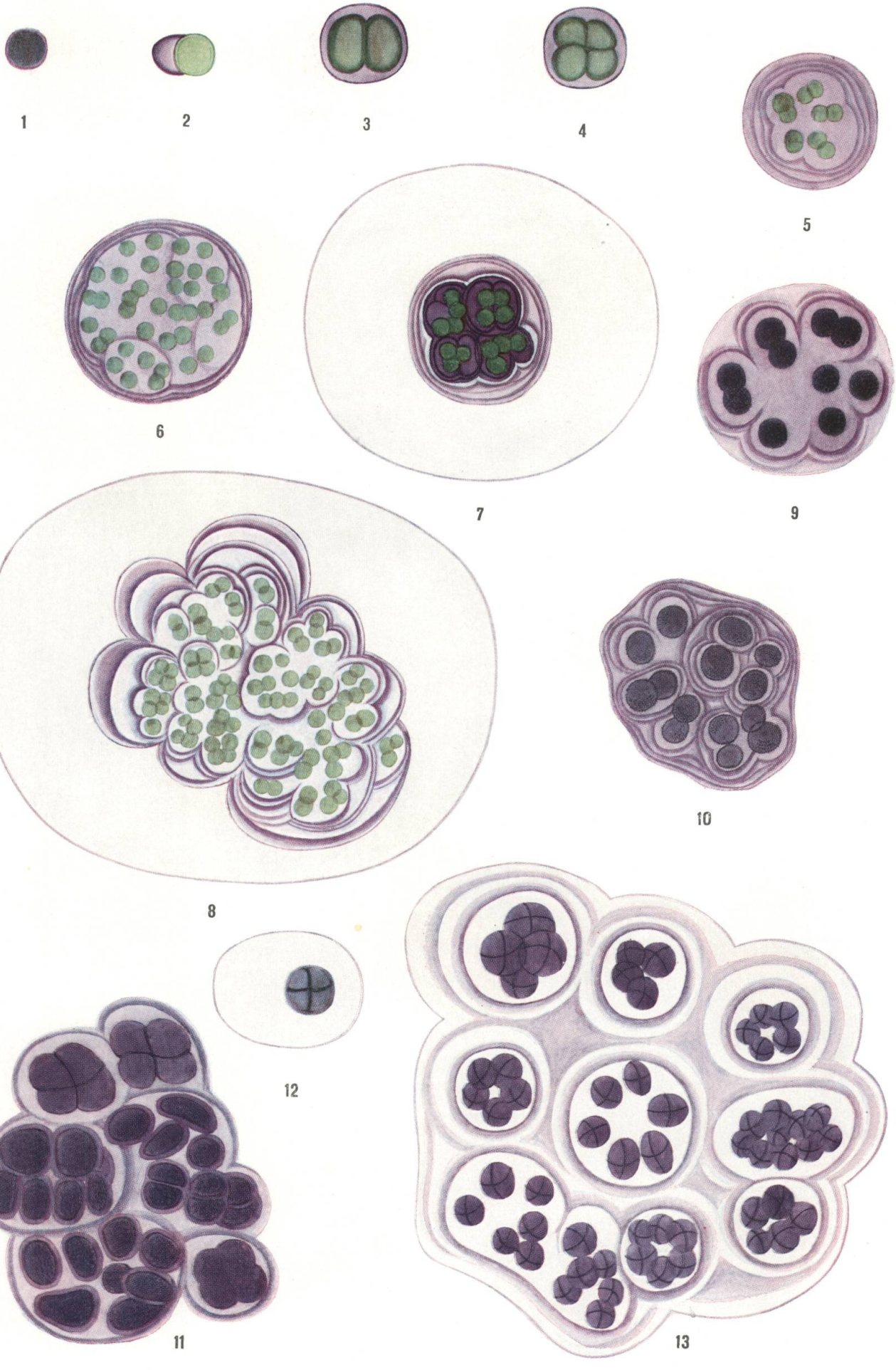


13



14

Tafel 7



Tafel 8



1



2



3



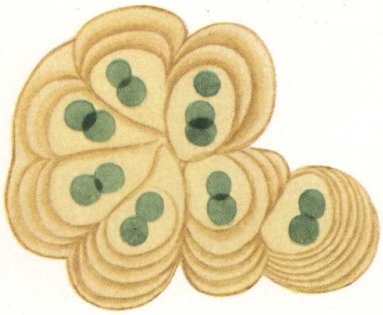
4



5



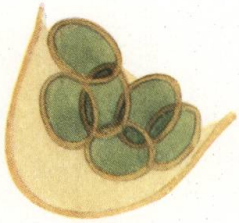
6



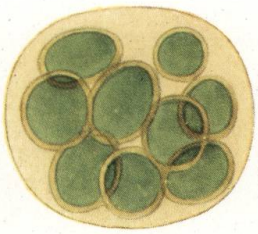
7



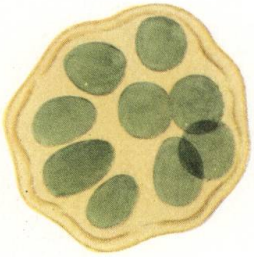
8



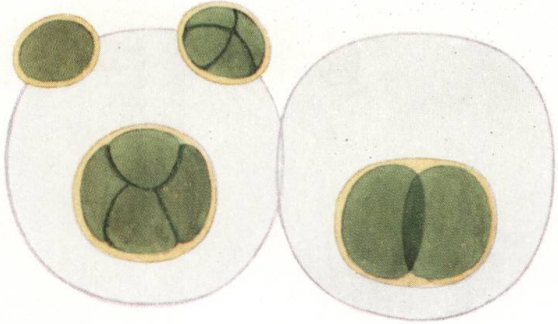
9



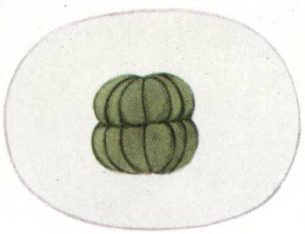
10



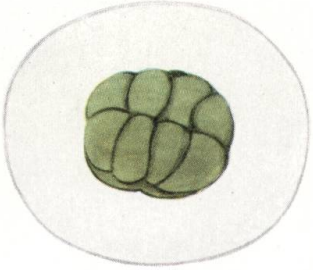
11



12



13



14

Tafel 9

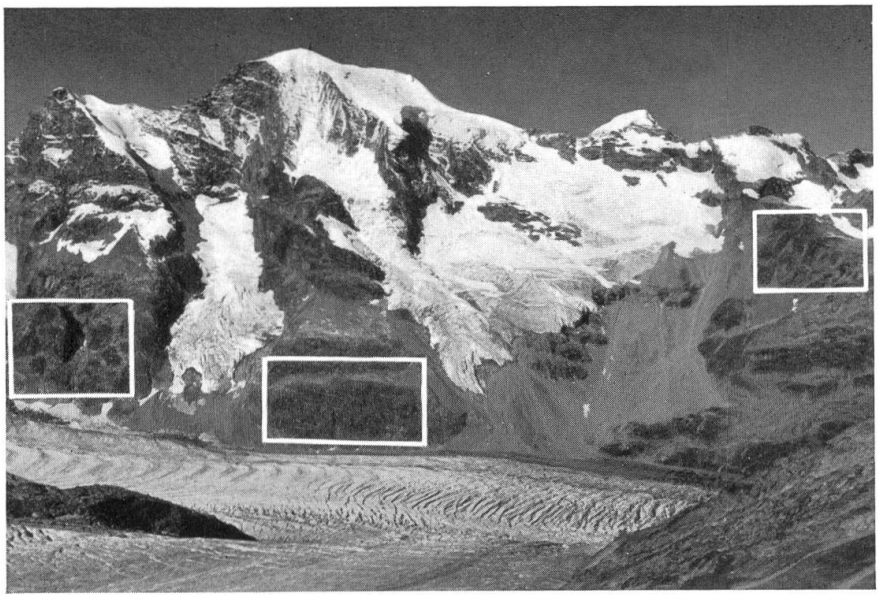


Abb. a

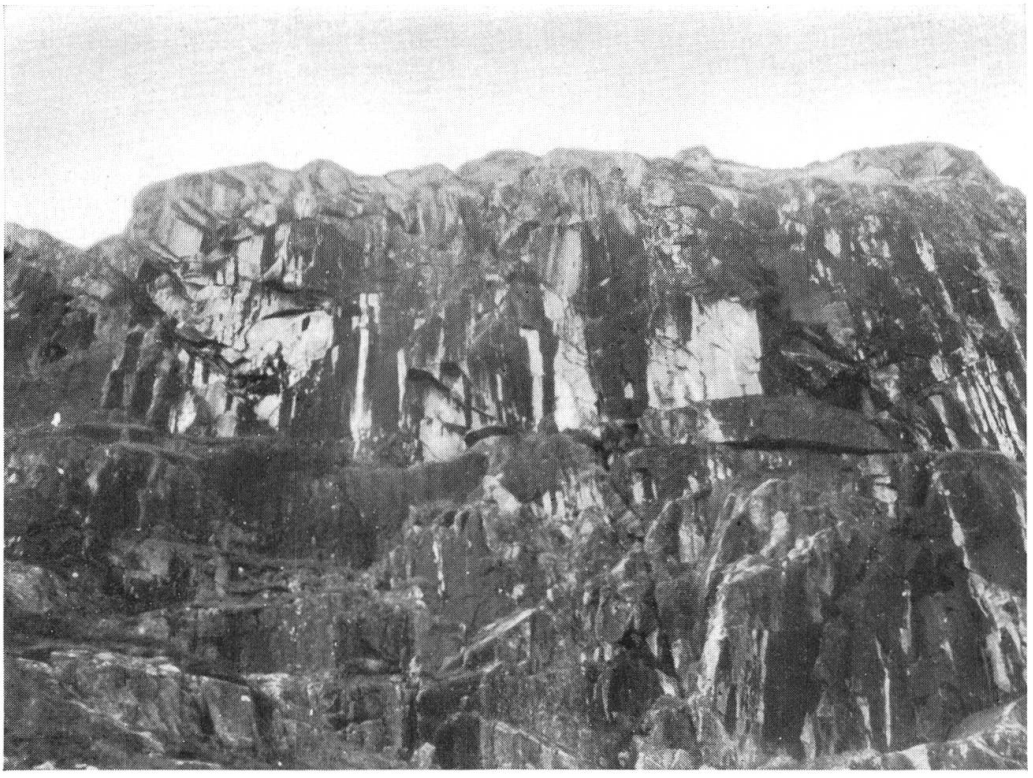


Abb. b

Tafel 10

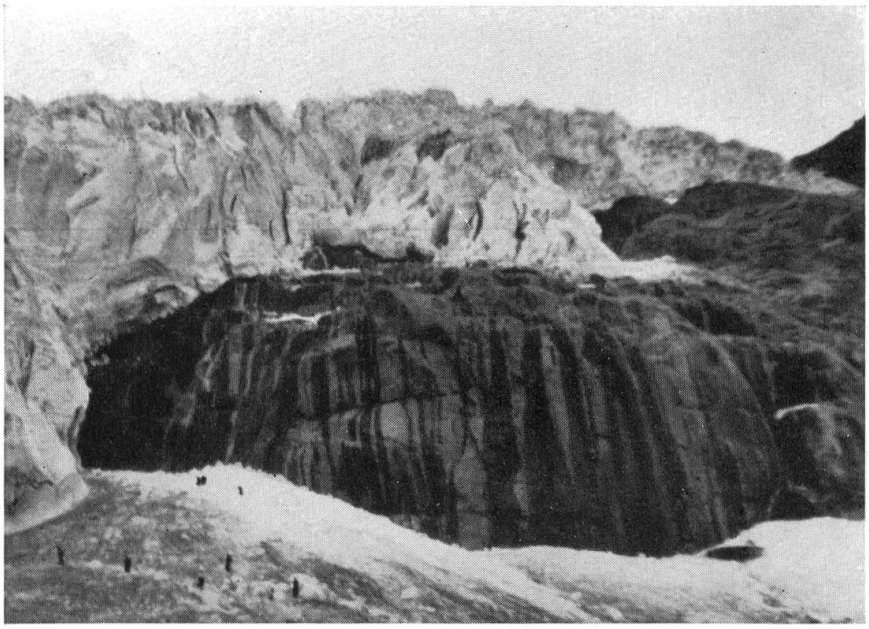


Abb. a



Abb. b

Tafel 11



Abb. a

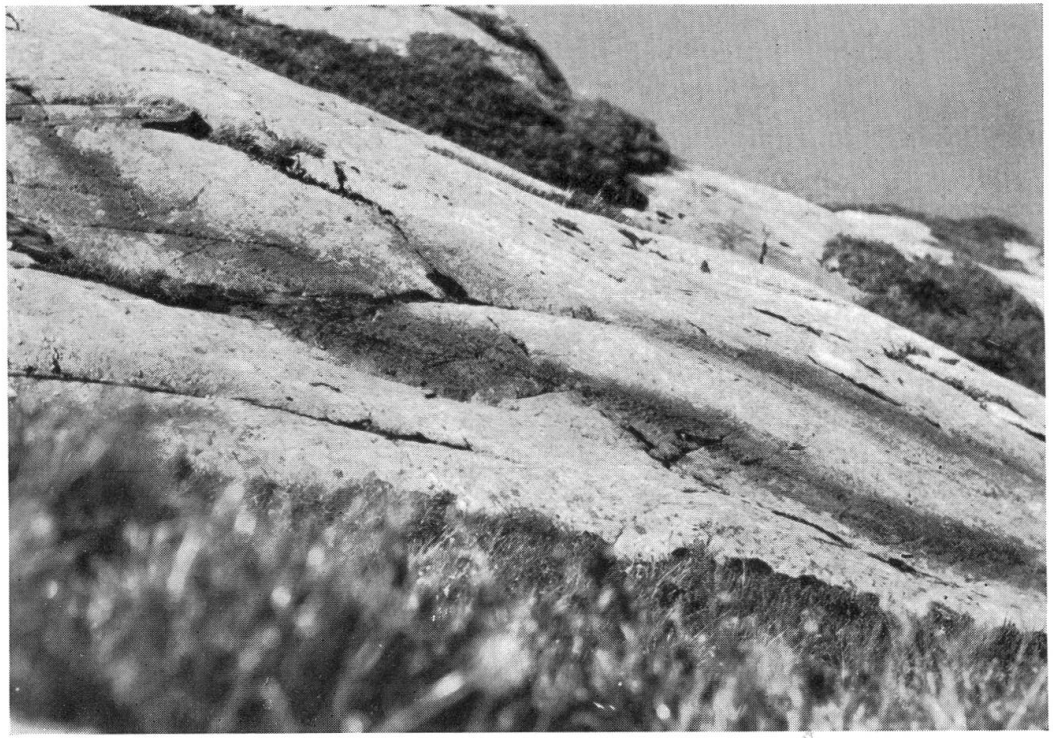


Abb. b

Tafel 12



Abb. a



Abb. b

Tafel 13



Abb. a

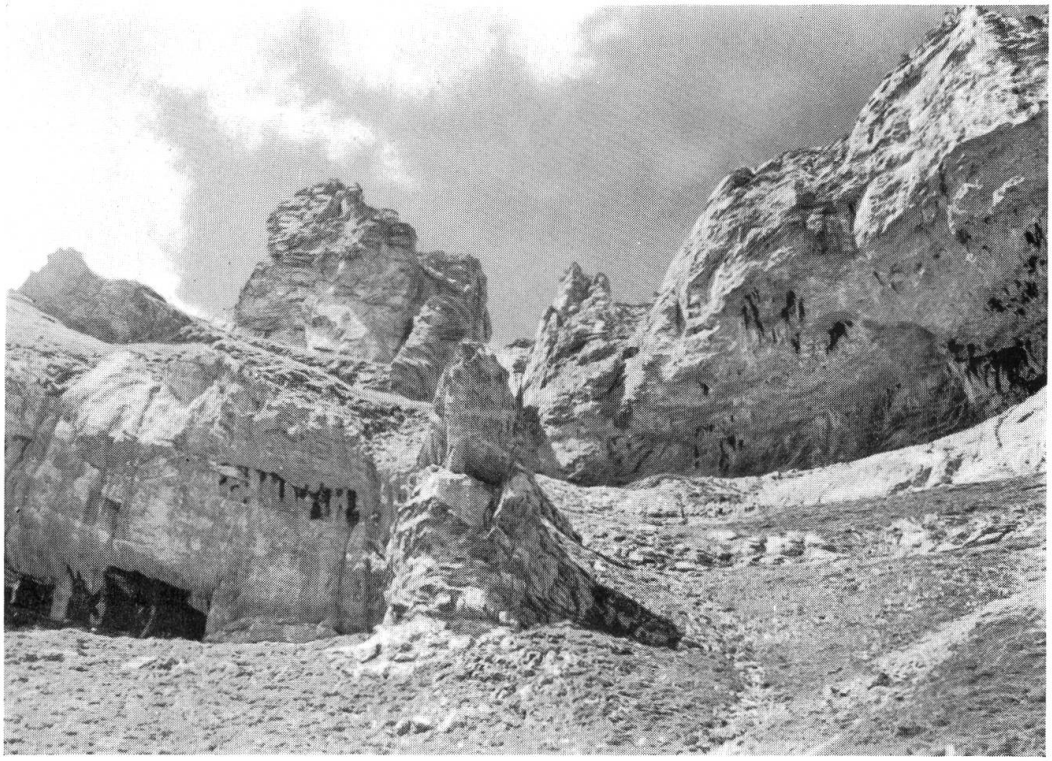


Abb. b

Tafel 14

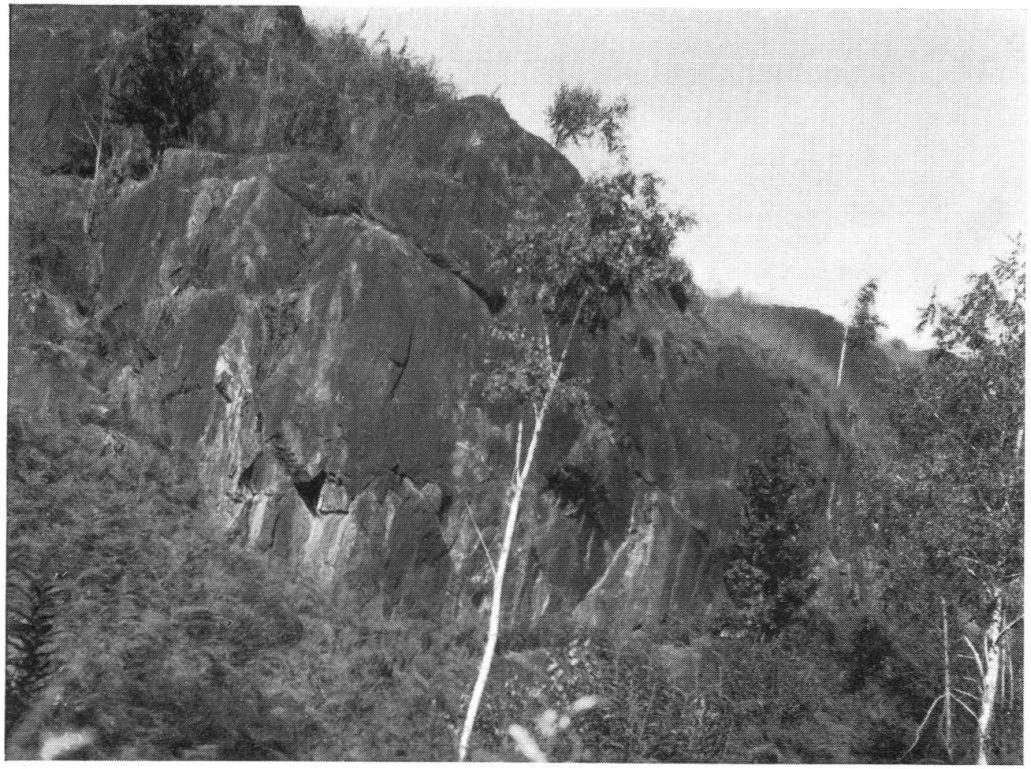


Abb. a

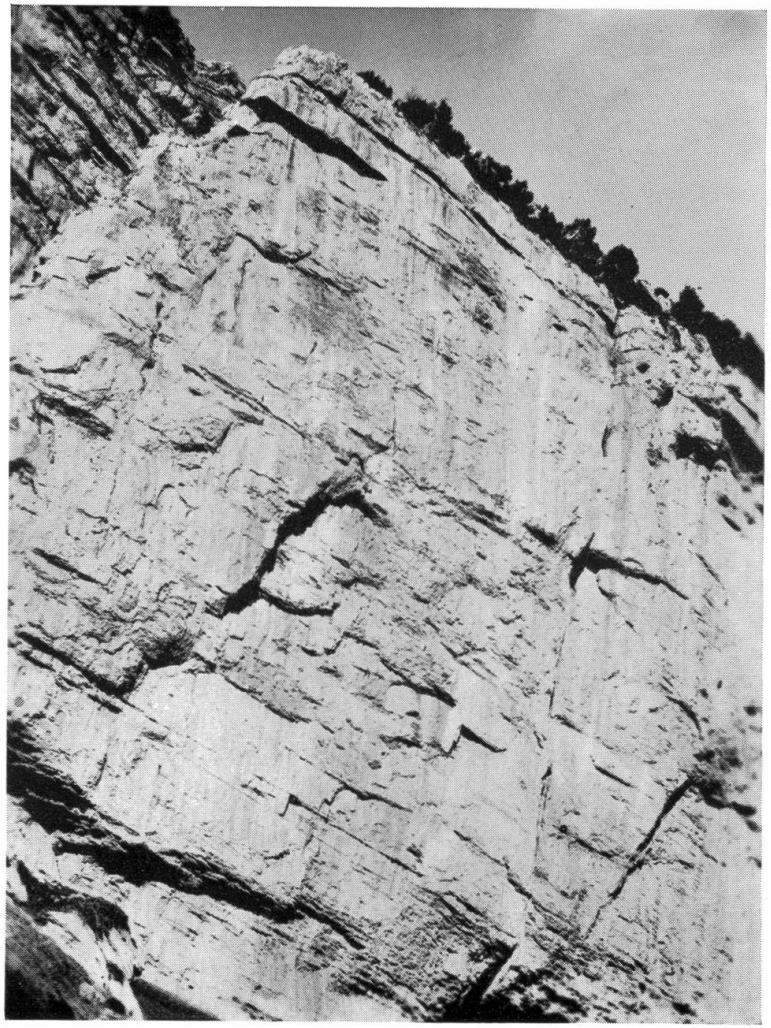


Abb. b

Tafel 15

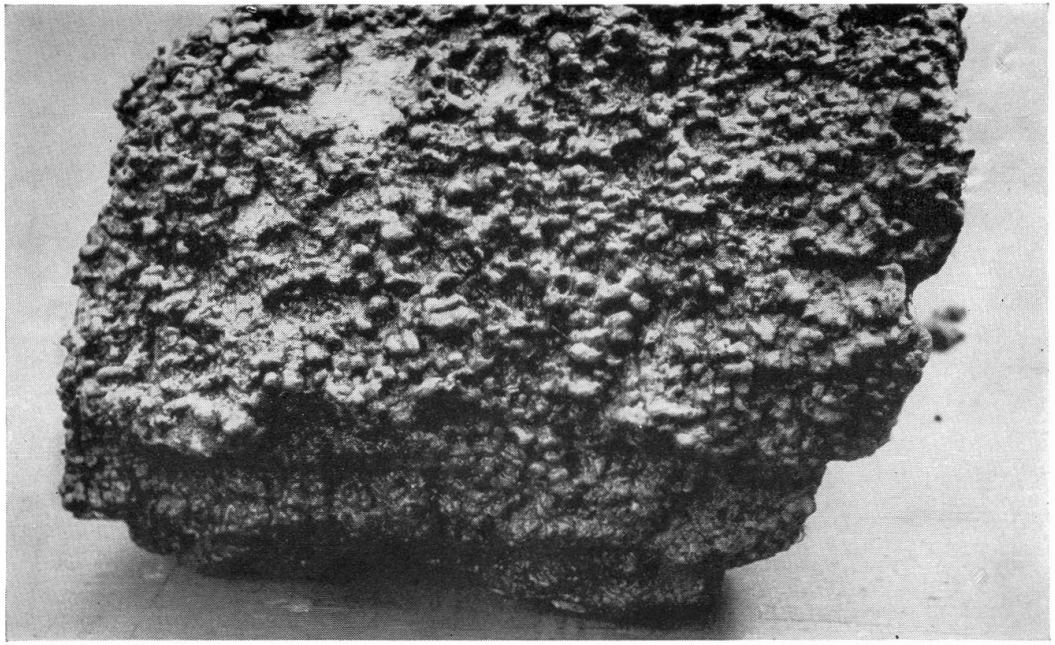


Abb. a

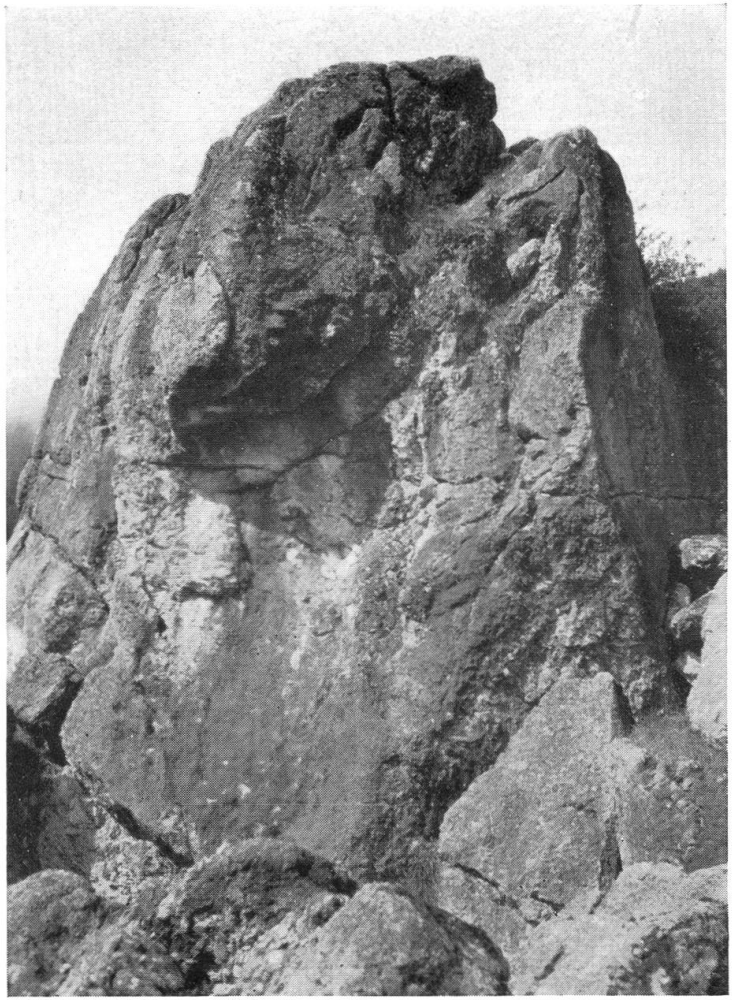


Abb. b

Tafel 16

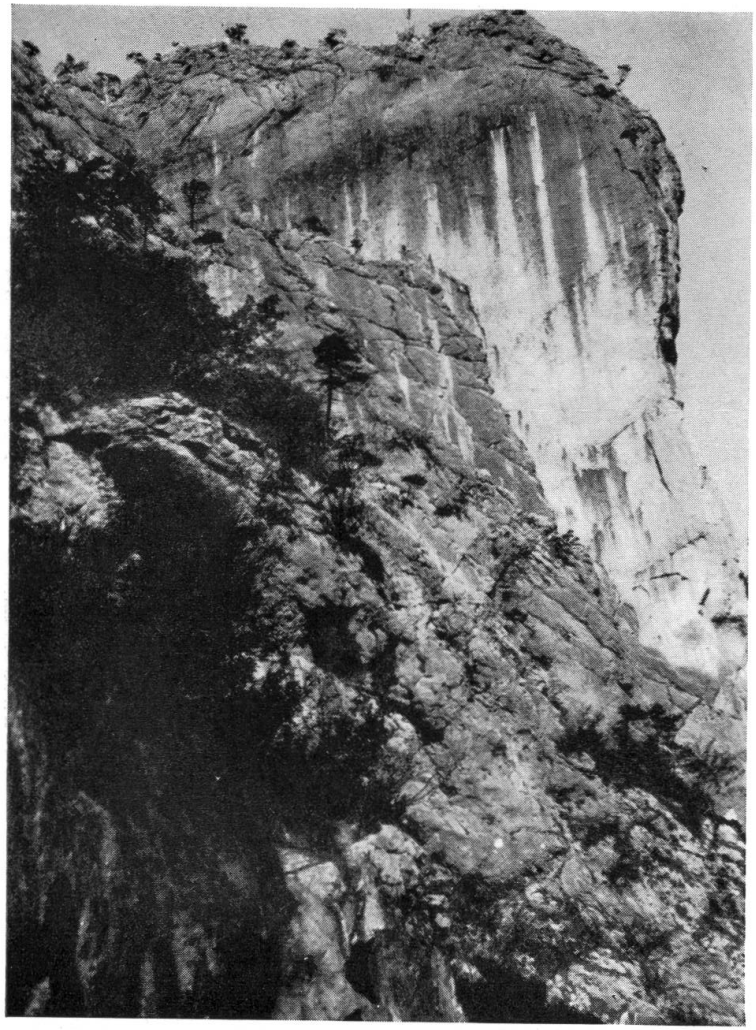


Abb. a

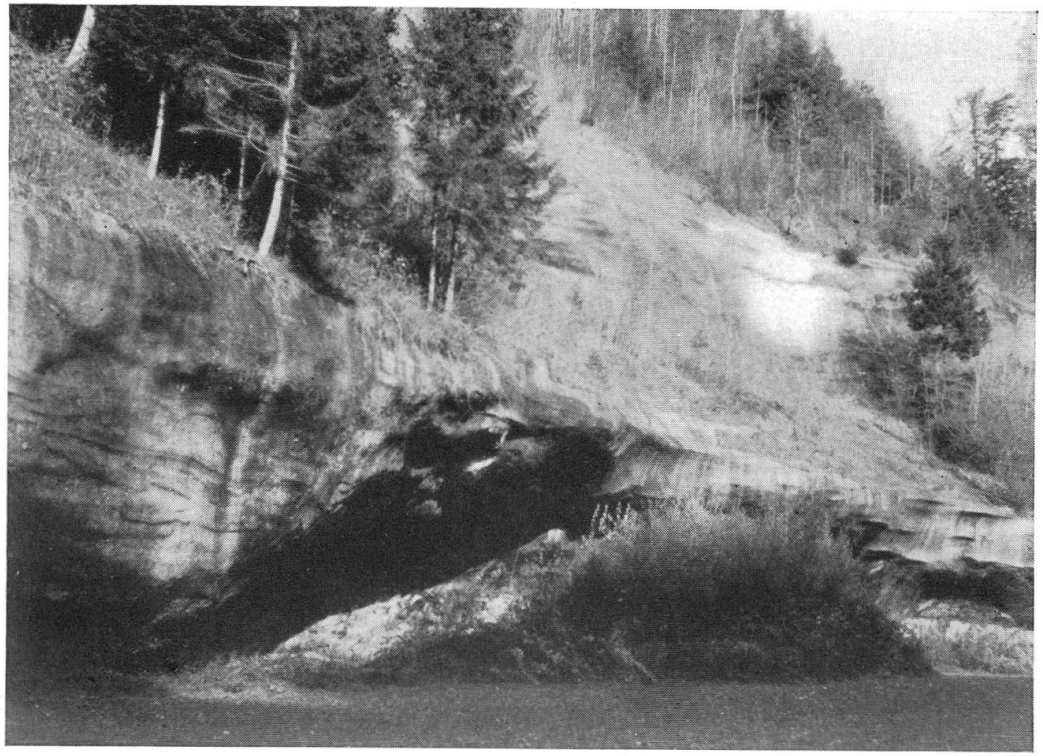


Abb. b

Tafel 17

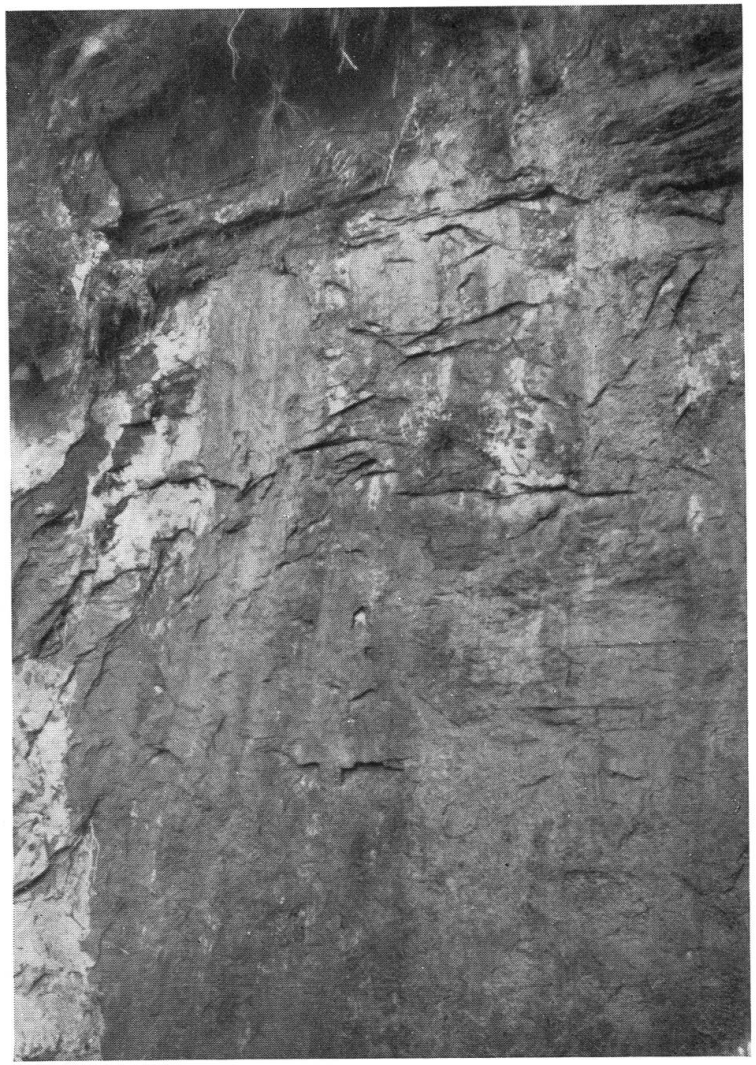


Abb. a



Abb. b

Tafel 18



Abb. a

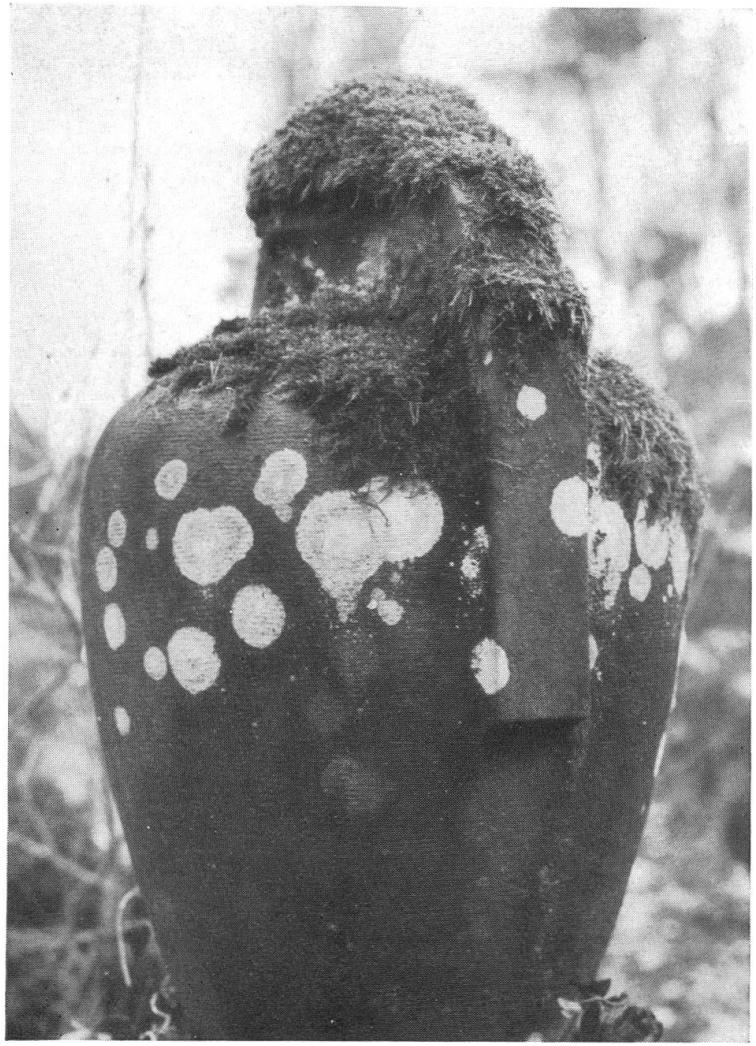


Abb. b

Tafel 19

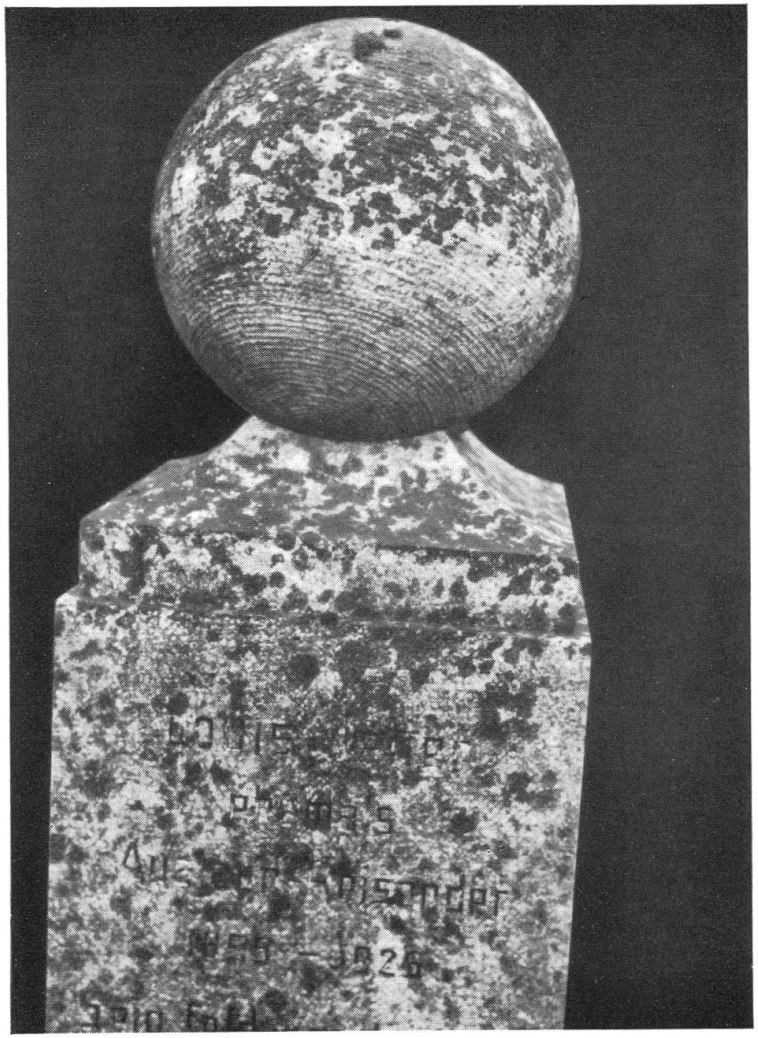
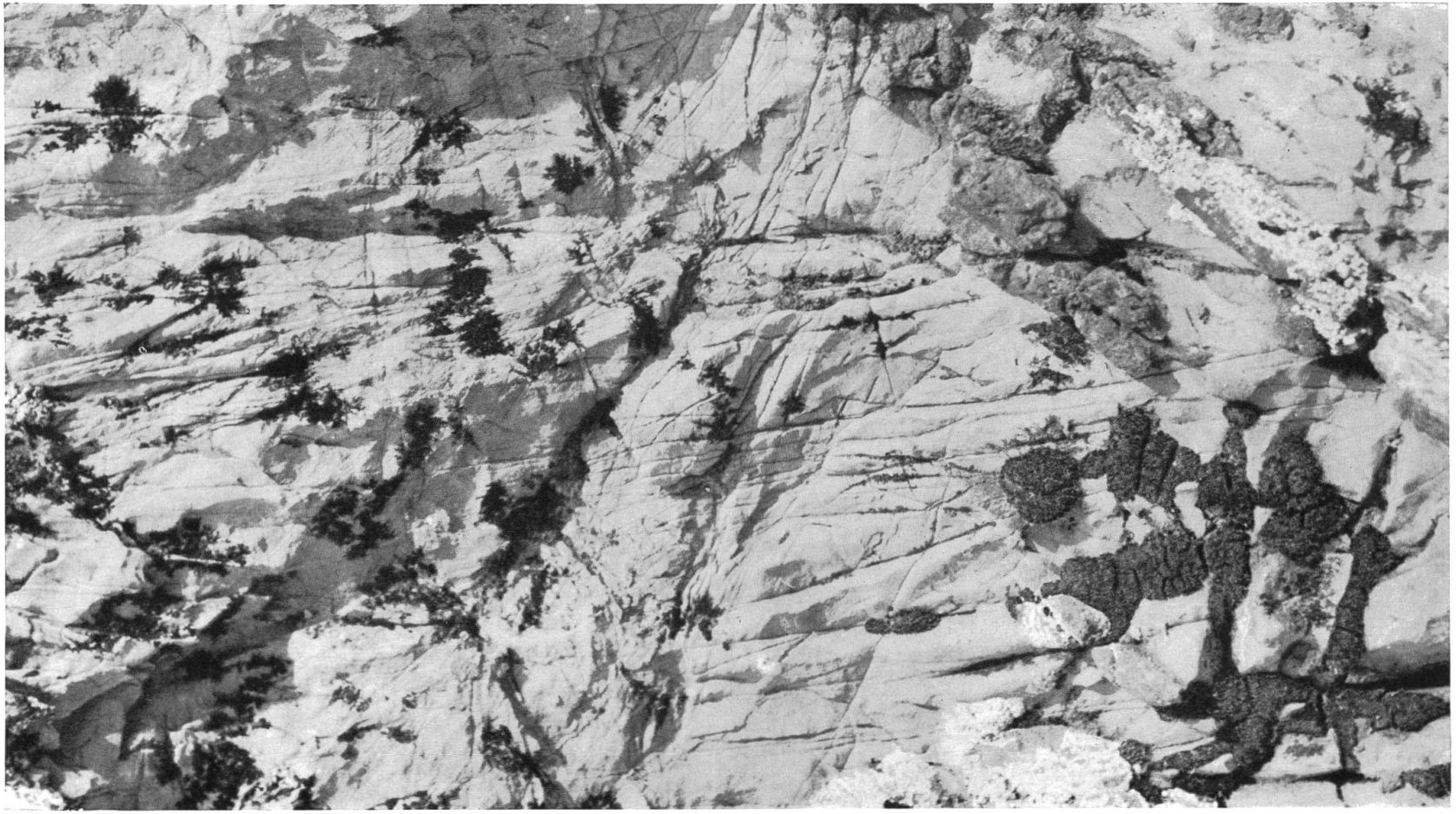


Abb. a



Abb. b

Tafel 20



Tafel 21


24
25
23
30
31
27
29
28
22
11
21
12
14
7
17
15
9
20
8
13
26
19
6
3
10
f
2
1
d
e
e
c
a
e
10
5
4