

ACTA ADRIATICA  
INSTITUTI BIOLOGICO-OCEANOGRAPHICI  
SPLIT (JUGOSLAVIJA)

---

No. 3

WELLENGANG UND LITHOPHYTENZONE  
AN DER OSTADRIATISCHEN KÜSTE

von

A. Ercegović



SPLIT 1934  
BIOLOŠKO-OKEANOGRAFSKI INSTITUT



# Wellengang und Lithophytenzone an der ostadriatischen Küste

von

Dr. A. Ercegović

## Die Erscheinung der Lithophytenzone.

Bei der Bildung des biologischen Standortes der Küste ist der Wellengang von besonderer Wichtigkeit; die Bewegung des Meerwassers scheint sogar jener primäre ozeanographische Faktor zu sein, welcher den biologischen Habitus der Küste bedingt und bildet und unmittelbar oder mittelbar die Entwicklung der Küstenassoziationen von Pflanzen und Tieren beeinflusst.

An und für sich kann die Welle zweifachen Ursprunges sein. Sie ist entweder durch das Wirken der Himmelskörper verursacht — die Flutwelle oder einfach die Flut — oder durch atmosphärische Agense bedingt: Welle im gewöhnlichen Sinne des Wortes.

Das Charakteristische jeder Welle ist die vertikale Oscillation der Meeresoberfläche, wodurch die Flut oder bei atmosphärischer Welle der Wellenberg und Ebbe bzw. das Wellental entsteht. Diese Oscillation kommt in biologischer Hinsicht nirgends zu solchem Ausdrücke wie am Rande des Meeres und an der Küste. Durch die Oscillation der Meeresoberfläche kommt eine engere oder breitere Region der Küste bald unter, bald oberhalb des Meeresspiegels. Dies bewirkt eine starke Fluktuation der Lebensfaktoren in dieser Region (der Küste): in erster Reihe variiert der Feuchtigkeitsgrad und die Stärke der Brandung, alsdann die Temperatur, das Licht, die Gasmenge; schliesslich, obwohl geringer, auch alle übrige Faktoren (Salinität us. s. w.). Diese ausserordentlich rege Fluktuation der Lebensbedingungen ist augenscheinlich die bedeutendste Charakteristik des Küstenstandortes, welche ohne Zweifel bei Bildung der

spezifischen Küstenfacies der Meeresorganismen, welche besonders ausgestattet, eine grosse Adaptationsfähigkeit besitzen und sich oft im Stadium der Latenz befinden, stark mitgewirkt hat. Wegen hohen Anforderungen, welche die Unbeständigkeit aller Lebensfaktoren an die Anpassungskraft stellt, sind auch die Küstenorganismen im Vergleich mit jenen an anderen Standorten mit weit geringerer Anzahl der Arten vertreten. So kommen in der Quarnerobucht — nach Lorenz — in dieser Region der oscillierenden Meeresoberfläche nur die Arten *Heteractis (Rivularia) mesenterica* Kg., *Bangia fuscopurpurea* Lyngb., *B. versicolor* Kg., *Lithophyllum hieroglyphicum* Zan., *Nemalion lubricum*, *Polysiphonia grisea* Kg., *Phlebothamnion versicolor* Kg., *Hildebrandtia Nardi* und *H. sanguinea* wie auch *Porphyra leucosticta* Thur. vor. An der dalmatischen Adriaküste erscheint dem Beobachter im ersten Augenblick jene Zone, welche sich zwischen den Grenzen höchster Flut und niedrigster Ebbe erstreckt (nach Kjellman die litorale Region), vollkommen kahl oder nur im untersten Teile spärlich mit höheren Algen bewachsen. Die Untersuchungen, welche ich letztere Jahre durchgeführt habe, zeigten jedoch, dass diese Region der dalmatischen Kalkküste eine üppige und reichhaltige Cyanophyceen-Vegetation aufweist. Diese Vegetation bilden hauptsächlich Arten, welche an anderen Standorten nicht vorkommen und deshalb bisher unbekannt waren. Es ist interessant, dass diese Vegetation hauptsächlich durch das Auftreten der chamaesiphonalen Arten charakterisiert ist, welche an diesem Standorte ihre ganze reiche Variabilität zeigen. Von noch grösserem Interesse dürfte die Tatsache sein, dass die Mehrzahl dieser Arten der Chamaesiphonalen endolithisch leben und auf diese Weise als ein sehr wichtiger Faktor der Zerstörung der kalkigen Ostadriaküste in Betracht zu ziehen sind. Diese litoralen Organismen weisen wie in der Organisation ihrer Thalli so auch in ihrer Lebensweise solch eine Adaptationsfähigkeit an die starke Fluktuation der Lebensbedingungen auf, wie kaum irgend welche Organismen überhaupt und stellen daher die typischsten Küstenorganismen dar. Es ist nicht meine Absicht an dieser Stelle die Resultate der Forschung über lithophile Vegetation, sei es in systematischer oder soziologischer Hinsicht zu besprechen; was das anbelangt sei auf meine in den Publikationen der Südslawischen Akademie der Wissenschaften erschienenen Studien (7) hingewiesen, welche dies Thema ausführlich behandeln.

Hier wollen wir die litorale Zone der Cyanophyceen vom ozeanographischen Standpunkte betrachten und sogleich dartun, dass diese Vegetation in jeder Hinsicht als ein Produkt des Wellenganges als primären ozeanographischen Faktors, von dem auch übrige Lebensbedingungen an der Küste abhängig sind, aufzufassen ist. Weitere Ausführungen sollen zeigen wie der Wellengang zugleich jener ozeanographische Faktor ist, welcher die Differenziation verschiedener biologischer Zonen der Küste bedingt und nach welchem die Gliederung dieser Zonen durchgeführt werden muss.

#### Die Abhängigkeit der Verbreitung der Lithophytenzone von der Höhe des Wellenganges.

Man kann überall beobachten dass der Abstand zwischen der oberen und der unteren Grenze der Lithophytenzone, also ihre Höhe, stark variiert. Ein und derselbe Felsen kann an seinen Seiten eine verschieden hohe Zone zeigen. Manchmal beträgt ihre Höhe nicht mehr als 55 cm, manchmal erreicht sie auch 4 m. Die untere Grenze bleibt dennoch überall in mehr oder weniger gleicher Höhe. Sie stimmt mit der Grenze der sizigialen Ebbe überein und steigt nie unter die Linie, welche dauernd unter dem Meeresspiegel bleibt, herab. Demnach variiert nur die Höhe der oberen Grenze. Welcher Faktor ist es, der diese obere Grenze bestimmt? In welchem Verhältnisse steht sie zu der oberen Grenze des Wellenganges?

Um diese Fragen beantworten zu können, erforschte ich die litorale Region mit Rücksicht auf ihre Höhenverbreitung:

1) an Stellen, wo nur die Flutwelle zum Ausdrucke kommt und

2) an Stellen, welche einem schwächeren oder stärkeren durch atmosphärische Faktoren verursachten Wellenschlag ausgesetzt sind.

1. Der erste Fall ist in allen geschlossenen Buchten und Häfen, wo selbst eine schwächere Brandung ausgeschlossen ist, verwirklicht. Die Untersuchungen, welche an einigen solchen Stellen in näherer oder weiterer Umgebung von Split durchgeführt wurden, zeigten, dass sich die obere Grenze der Lithophytenzone konstant in 48—53 cm Entfernung von ihrer unteren Grenze befindet. Was die Höhe der Flutwellen betrifft, so haben die Untersuchungen Sternocks

(12) gezeigt, dass sie in Dalmatien zur Zeit des Szigiums um durchschnittlich 29 cm die Grenze der Ebbe übersteigen. Diese Zahl bezieht sich ausschliesslich auf den durch Wirkung der Himmelskörper verursachten Wellengang. Die Untersuchungen von Lorenz (10) an der kroatischen Küste, im Norden der Ostadria, zeigten indessen, dass die Winde des Süd- und Ostquadranten ihrerseits die Meeresoberfläche um cca 16—32 cm, d. h. durchschnittlich um etwa 24 cm heben. Im Mittelteile der Ostadria, wo diese Beobachtungen hauptsächlich durchgeführt wurden, ist der Einfluss des Süd-Ostwindes auf die Hebung der Meeresoberfläche von einer noch grösseren Bedeutung als jener der Himmelskörper. Wenn wir also neben der durch die Wirkung der Himmelskörper erfolgenden Erhebung der Meeresoberfläche, welche 29 cm beträgt, auch die durch südliche Winde, welche in Dalmatien dominieren, verursachte Hebung von durchschnittlich 24 cm berücksichtigen, so finden wir, dass sich die Grenze der Flut im grössten Teil des Jahres um etwa 53 cm über die Grenze der normalen Szigialebbe erhebt. Diese Höhe ist zugleich die Höhe, welche die obere Grenze der Lithophytenzone an vollkommen geschützten Stellen erreicht. Danach ist es evident, dass die obere Grenze der Lithophytenzone, also ihre Höhe, an geschützten Stellen ausschliesslich von der Höhe, welche die vertikale Hebung der Flutwellen erreicht, abhängig ist und sich bis zu jener Höhe erstreckt, bis zu welcher im grössten Teil des Jahres die Flutwellen gelangen. Daraus folgt, dass die Bewohner der Litoralzone an geschützten Stellen eminente Litoralorganismen im Sinne Kjellmans (9) sind.

2. An Stellen welche der Brandung ausgesetzt sind, steigt die obere Grenze der Litoralzone höher und zwar desto höher, je offener die Küste ist. Die Küste der Inseln in Mittel-Dalmatien ist zur Zeit der Süd-Ostwinde starkem Wellenschlage ausgesetzt; die Litoralzone erreicht hier stellenweise eine Höhe von über 4 m, z. B. Süd-Ost-Kap der Insel Čiovo und Šolta. An ausgesetzten Stellen hängt also die obere Grenze der Lithophytenzone von der Grenze der Wellenganges, welche durch die Summe der Wirkung der Himmelskörper und der atmosphärischen Agensen bedingt wird, ab, und erreicht jene Höhe, welche die obere Grenze des Wellenberges oder wenigstens eines kompakten durch die Brandung verursachten Wasserstrahles erreicht. Die Bewohner der Litoralregion sind hier teilweise litorale, teilweise sublitorale Organismen im Sinne der Auffassung von Kjellman.

Aus allem oben Angeführten ergibt sich die Schlussfolgerung, dass die Welle an und für sich ohne Rücksicht auf ihre Entstehungsursache, als einziger ozeanographischer Faktor, welcher die Grenzen der Höhenverbreitung der Lithophytenzone bestimmt, zu betrachten ist. An jenen Stellen, wo nur die durch den Einfluss der Himmelskörper entstehende Welle zur Wirkung gelangt, ist die Lithophytenzone schmal oder — um sich der Ausdruckweise von Kjellman bedienen — sie verbleibt ausschliesslich in der litoralen Region; an Stellen dagegen wo auch die durch atmosphärische Agense verursachte Welle mitwirkt, ist die Lithophytenzone mehr oder weniger breit und erstreckt sich teilweise auch in die sublitorale Zone.

#### **Die Abhängigkeit der Physiognomie der Lithophytenzone von der Wellenwirkung.**

Die Welle übt auf die Küste einen zweifachen Einfluss aus: 1) durch Hebung und Senkung bestimmt sie den Grad der totalen jährlichen Feuchtigkeit einzelner Punkte und 2) wirkt sie durch die mechanische Kraft der Brandung. Diesen beiden Wellenwirkungen kommt wie in hydrographisch-ozeanographischer so auch in biologischer Hinsicht eine grundlegende Bedeutung zu, weil sie einerseits den physikalisch-chemischen Zustand des Küstenwassers, andererseits aber auch die Lebensverhältnisse an der Küste beeinflussen. In hydrographisch-ozeanographischer Hinsicht ist die vertikale Oscillation des Meerwassers an gleicher Stelle der Küste die Ursache bedeutender Fluktuation des Licht-, Temperatur-, des CO- und O-Faktors wie auch der Salinitäts- und überhaupt des Nährsalzfaktors; die mechanische Wirkung der Wellen modifiziert den Gasgehalt des Wassers und untergräbt die Küste. Aus allen diesen Gründen können die beiden grundlegenden Wirkungsarten der Welle nicht ohne einen sehr bedeutenden Einfluss auf die Bildung der Physiognomie der Lithophytenzone bleiben. Und tatsächlich äussert sich 1) der Einfluss der Grades der totalen Feuchtigkeit in verschiedener Höhenanordnung einzelner Arten innerhalb der Zone 2) der Einfluss des Wellenschlages in Bildung des überwiegend endolithischen oder epilithischen Teilen der Lithophytenzone. Schliesslich kommt 3) der Einfluss der gesamten Wellenwirkung auch in der Bildung zonal verteilter Assoziationen zum Ausdrucke.

### A. Die Abhängigkeit der Verteilung der Arten innerhalb der Zone von der Wellenhöhe.

Um die Frage, wie sich die Lithophytenarten gegenüber verschiedener Höhe der Wellen und dementsprechend gegenüber verschiedener totaler Feuchtigkeit verhalten, beantworten zu können, untersuchte ich die Verteilung einiger allgemein verbreiteter Arten in der Lithophytenzone und zwar an vollkommen geschützten und an offenen Stellen.

Was die geschützten Stellen anbelangt, so zeigte die eingehende Prüfung der Mikroflora an mehreren Fundorten, dass jeder einzelne Bewohner der Zone eine obere und eine untere Grenze seiner Verbreitung zeigt, welche für ihn charakteristisch ist. So greift z. B. *Hyella caespitosa* im allgemeinen nicht über das Fünftel der Höhe der gesamten Zone hinaus, *Mastigocoleus testarum* nimmt beiläufig die untere Hälfte der Zone ein, und *Dalmatella polyphormis* verbreitet sich innerhalb des zweiten Drittels (in der Mitte) der Zone. Einzelne Formen verhalten sich an allen Stellen gleichmässig und deshalb befindet sich vornehmlich die obere Grenze der Verbreitung jeder einzelnen Art an verschiedenen Stellen in annähernd derselben Höhe der Zone. Daraus ergibt sich die Schlussfolgerung, dass zwischen der Höheverbreitung einzelner Arten innerhalb der Zone und der durch Flutwellen bedingter Oscillation der Meeresoberfläche ein bestimmtes Verhältniss besteht. Zur Zeit ist es noch nicht möglich dieses Verhältniss genau für jede einzelne Art zu bestimmen, da der Verlauf der Flut an der Adriaküste noch nicht genügend erforscht ist. Nicht destoweniger erlaubt aber diese Tatsache weitere Folgerungen und zwar:

1) dass die lithophytischen Cyanophyceen an periodischen Wechsel der Immersion und Emersion, welche die Flutwelle bedingen, gebunden sind und

2) dass jede lithophytische Art gewisse Feuchtigkeitsmenge benötigt und deshalb eine konstante Grenze des Widerstandes gegenüber der Emersion einerseits und der Immersion anderseits besitzt. Das Wasserbedürfniss, Feuchtigkeit und die Grenze des Widerstandes sind bei verschiedenen Arten verschieden und man kann diese Merkmale als physiologische Konstanten einzelner Arten betrachten. Mit Rücksicht auf die Verschiedenheit dieser physiologischen Konstanten dürfte man Arten, welche im unteren Teile der Zone leben, als hygrophyte und jene im oberen Teile als xerophyte

Arten auffassen. Die Tatsache dagegen, dass die lithophytischen Arten im kleineren oder grösseren Maasse an dem rhythmischen Wechsel der Emersion und Immersion gebunden sind, stellt uns vor die Frage, worin eigentlich bei diesen Organismen das Bedürfnis des Gebundenseins an diesen Wechsel besteht. Diese Frage birgt in sich ein sehr interessantes biologisch-ökologisches Problem, welches weitere experimentelle Untersuchung erheischt.

Um das Verhältnis der lithophytischen Bewohner gegenüber der Wellenwirkung an ausgesetzten Stellen zu bestimmen, untersuchte ich die Verteilung der lithophytischen Arten innerhalb der Zone an einigen Stellen der Küste, welche verschieden starker Brandung ausgesetzt sind. An erster Stelle (Macel in Split), wo es zu keiner Brandung kommt, beträgt die Höhe der Zone 50 cm. An zweiter Stelle (Lora in Split) ist die Küste schwächer, vom Nordwinde verursachter Brandung ausgesetzt und die Höhe der Zone erreicht 118 cm. An dritter Stelle (Meje in Split) ist die Küste mehr der Brandung ausgesetzt und die Höhe der Zone erreicht 180 cm. An einem noch mehr ausgesetzten Fundorte, auf der Insel Šolta, ist die Höhe der Zone mit 250 cm zu vermerken. Am südöstlichen-Kap der Insel Čiovo erreicht die Höhe der Zone sogar 324 cm. Die floristische Erforschung dieser Stellen zeigte auch hier eine evidente Abhängigkeit von der Höhe des Wellenganges und dem Grade der totalen Feuchtigkeit. Wenn wir die Höhen dieser fünf Lithophytenzonen nebeneinander proicieren und auf sie die oberen Grenzen der Verbreitung einiger der häufigsten lithophylen Arten übertragen, und diese oberen Grenzen jeder einzelnen Art durch eine Linie verbinden, so erhalten wir ein Diagramm (Abb. 1), welches uns die vertikale Verbreitung jeder einzelner Art an verschieden ausgesetzten Stellen veranschaulicht. Aus dem Diagramm können wir ersehen:

a) dass die Reihenfolge der oberen Grenzen der lithophytischen Arten an ausgesetzten Stellen der Küste dieselbe ist wie auch an geschützten Stellen;

b) dass ein und derselbe lithophytische Bewohner eine desto grössere Höhe der Verbreitung erreicht, je ausgesetzter die Küste ist und

c) dass die Erhebung der oberen Grenze aller lithophytischen Arten innerhalb der Zone mehr oder weniger gleichmässig erfolgt, d. h. die Arten erheben sich proportional gleichmässig, so dass die obere Grenze einer Art in jeder Zone beiläufig die gleiche relative

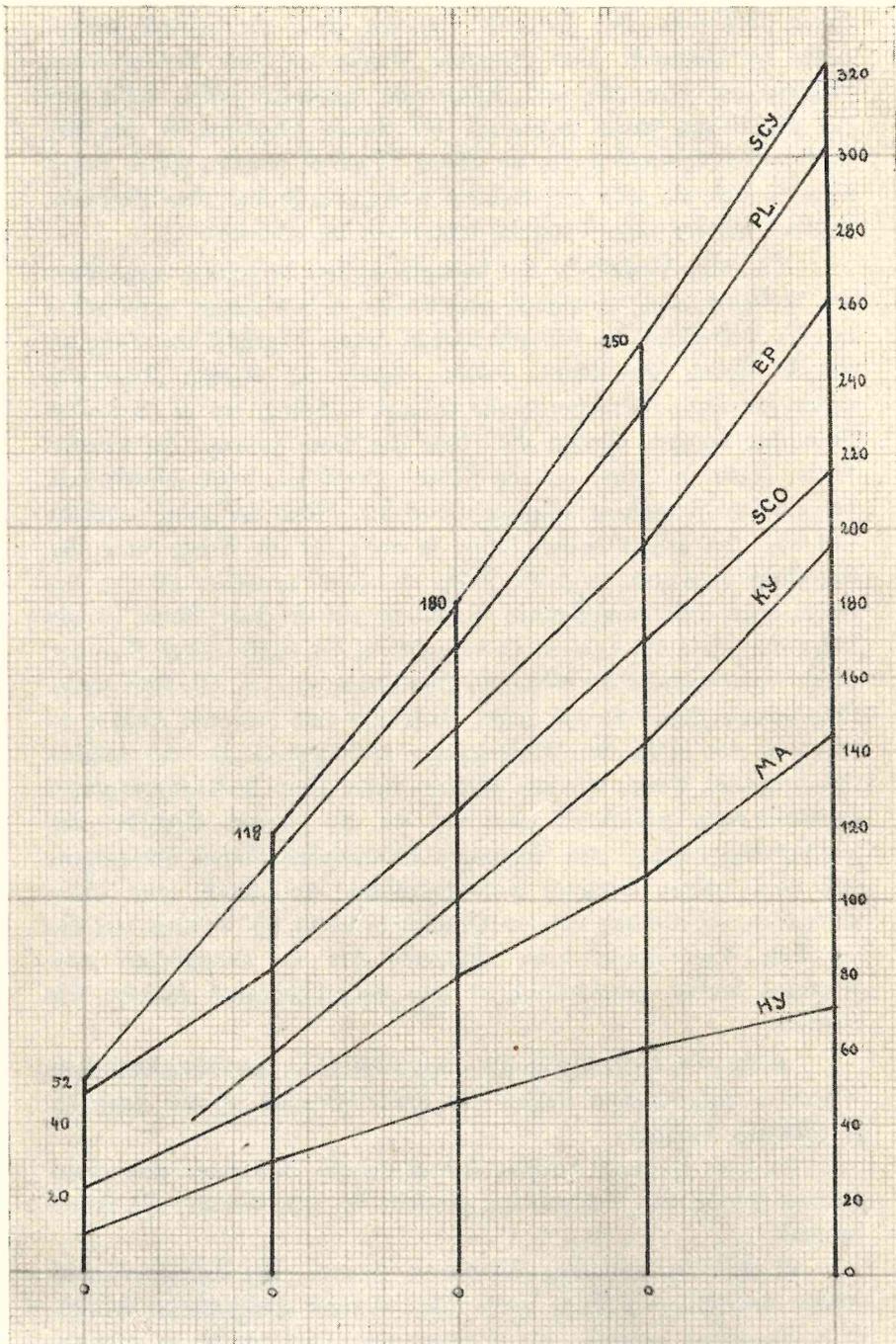


Abb. 1. Die obere Grenze einiger lithophytischen Arten auf fünf verschieden exponierten Stellen der Küste in der Umgebung von Split. Die Höhen in cm.  
 Hy = *Hyella*, Ma = *Mastigocoleus*, Ky = *Kytuthrix*, Sco = *Scopulonema*, Ep =  
 = *Epilithia*, Pl = *Pleurocapsa*, Scy = *Scytonema*.

Höhe erreicht. So verbreitet sich z. B. *Hyella caespitosa*, welche an geschützten Stellen eine Höhe von etwa 10 cm erreicht und das erste untere Fünftel der Zone einnimmt, an ausgesetzten Stellen ebenfalls im ersten unteren Fünftel der Zone.

Alle diese Tatsache zeigen, dass selbst an ausgesetzten Stellen zwischen den lithophytischen Formen und der Höhe des Wellenschlages und demzufolge dem Grade der Feuchtigkeit eine direkte Abhängigkeit besteht. Ausserdem ersehen wir noch aus diesen Tatsachen, dass die Welle, welche durch atmosphärische Agense verursacht wird, in biologischer Hinsicht auf die lithophytischen Arten dieselbe Wirkung wie auch die Flutwelle ausübt. Ein Unterschied besteht nur darin, dass die erstere die Wirkung der letzteren unterstützt und verstärkt und deshalb die oberen Grenzen der lithophytischen Arten noch erhöht und zwar desto mehr je stärker ihre Kraft ist.

Aus allem oben Angeführten können wir schliessen, dass wie an geschützten, so auch an ausgesetzten Stellen die Welle der einzige ozeanographische Faktor ist, welcher die Höhenverbreitung einzelner lithophytischer Bewohner innerhalb einer Zone bedingt.

#### B. Die endolithische und epilithische Zone im Verhältnisse zur Brandung.

Die Lithophytenzone ist fast immer in einen unteren dunkleren und einen oberen helleren Gürtel differenziert, wie dies aus den Abbildungen deutlich zu ersehen ist. Da der untere Gürtel hauptsächlich endolithische Formen, d. h. solche, welche überwiegend im Inneren des Steines wachsen, besiedeln, so ist dieser Teil der lithophyten Zone durch eine hellere Farbe gekennzeichnet. Hier kommen hauptsächlich die Gattungen *Hyella*, *Solentia*, *Hormathonema*, *Lithonema* und *Mastigocoleus* vor. Da diese die Oberfläche des Steines nur mit dem weitaus kleineren Teile ihrer Thali bedecken, hat dieser im untersten Teile der Zone seine ursprüngliche weissgraue oder blass-violettgraue Farbe behalten. Den oberen Gürtel der Lithophytenzone nehmen dagegen Formen überwiegend epilithischen Charakters ein, d. h. solche, welche zumeist nur die Oberfläche der Steines besiedeln (Gattungen: *Pleurocapsa*, *Brachynema*, *Epilithia*). Da diese Formen mit dunkel gefärbten Gallert-scheiden versehen sind, so erscheint auch die mit diesen Formen bewachsene Fläche dunkel und zwar gewöhnlich braungelb oder

auch fast ganz schwarz. Zwischen dem unteren, lichterem, überwiegend endolithischen und dem oberen, dunkleren, überwiegend epilithischen Gürtel der Zone entwickelt sich, mehr oder weniger ausgeprägt, der intermediäre Gürtel aus, in welchem nebeneinander endolithische und epilithische Formen vorkommen, am häufigsten jedoch Formen, welche mit einem zum Teil epilithischen, zum Teil endolithischen Thallus ausgezeichnet sind. Am typischsten repräsentiert diesen Gürtel die Gattung *Dalmatella*, welche in mehreren Formen vorkommt. Die endolithischen Formen besitzen regelmässig anders differenzierte Fäden als die epilithischen Formen, während sich die Formen, welche zum Teil Epilithen, zum Teil Endolithen sind, durch morphologischen Dimorphismus auszeichnen. Die Zellen der epilithischen Fäden, welche kugelig oder oval sind, befinden sich eng nebeneinander, sind mit eigenen Gallertscheiden versehen und nehmen oft eine chroococcoide Form an. An Stellen, welche einer stärkeren Insolation ausgesetzt sind, ist die Gallerte dunkler gefärbt (*status coloratus*) und die intensive Farbe schützt die Zellen vor zu starkem Lichte. Während des erhöhten Wellenganges oder zur Zeit der Flut, füllen sich die Scheiden reichlich mit Wasser an, quellen auf (*status tumidus*) und dienen auf diese Weise als Wasserreservoir für die Zeit der Ebbe. Wenn die Ebbe längere Zeit andauert, namentlich im Sommer, verlieren die Scheiden den grössten Teil ihres Wassers und werden dadurch viel schmaler (*status siccus*).

Ganz anders verhalten sich die endolithischen Fäden. Ihre Zellen sind regelmässig grösser und etwas verlängert. Ihre Gallerte ist farblos und verhindert nicht die Ausnützung der ohnehin minimalen Lichtmenge, welche unter die Oberfläche des Steines gelangt. Am meisten charakterisiert jedoch diese endolithischen Fäden der chamaesyphonalen Arten, welche im Steine dominieren, die Erscheinung der morphologischen und physiologischen polaren Differenzierung ihrer Zellen. Die morphologische Differenzierung äussert sich in der peitschenförmigen Verdickung der Zellen an apikalen Teilen und Verdünnung an der Basis; die physiologische Differenzierung besteht in der an basaler Seite bedeutend reichlicheren Gallertausscheidung. Die an der Basis ausgeschiedenen Gallertschichten rücken zwei benachbarte Zellen auseinander, so dass die endolithischen Fäden mehrerer Arten nur aus einigen Zellen bestehen, welche von einander durch zahlreiche Gallertlamellen getrennt sind. Besonders deutlich zeigen dies die Arten *Solentia*,

*Hormathonema* und *Hyella*. Es scheint, dass die polare Differenzierung ein leichteres Eindringen der endolithischen Fäden in den Stein ermöglicht. Man kann nämlich beobachten, dass bei endolithischen Fäden die ausgeprägteste polare Differenzierung gerade die apikalen Zellen, also jene, welche als erste in den Stein eindringen, aufweisen. Bei einigen Arten kann man zugleich auch beobachten, dass die laterale Verzweigung endolithischer Fäden auf diese Weise zu stande kommt, dass eine intermediäre Zelle an ihrem apikalen Teile anschwillt und an der Basis immer reichlicher Gallerte ausscheidet; erst dann wächst aus dem Mutterfaden der laterale Zweig aus, welcher seinerseits mit der Bohrung und Zerstörung des Kalkes anfängt. Diese Beobachtungen legen folgende Erklärung des Einbohrens der endolithischen Fäden in den Kalkstein nahe: die Endzellen des Fadens, diese Pioniere der Anbohrung, scheiden an ihrem breiteren Endteile ein Auflösungsmittel aus, welches, zwar noch nicht bekannt, höchstwahrscheinlich aber eine Säure sein wird. Zu gleicher Zeit drängen die an der Basis der Zelle ausgeschiedenen Gallertschichten diese in den aufgelösten Stein hinein. Die polare Differenzierung der Zellen und die Form der endolithischen Fäden wäre nach dieser Auffassung eben das Resultat der Anpassung der Pflanze an die endolithische Lebensweise.

Es liegt jedoch die Frage nahe, wovon die Differenziation der litoralen Zone in den unteren überwiegend endolithischen und den oberen, überwiegend epilithischen Gürtel abhängig ist. Ist diese Erscheinung in die durch direkte Wellenwirkung hervorgerufene Erscheinungen einzureihen?

Um eine zufriedenstellende Antwort auf diese Frage geben zu können, ist es notwendig vorher einige Momente zu betonen. Vor allem wollen wir auf die Tatsache aufmerksam machen, dass an Stellen einer schwachen Brandung oder an Stellen wo es überhaupt zu keiner Brandung kommt (Hafen), der epilithische Gürtel sehr tief herabsteigt und weit besser als der endolithische entwickelt ist. Wegen der niedrigen Lagerung wird an solchen Stellen der epilithische Gürtel oft und reichlich durch kompakte Wassersäulen befeuchtet, was jedenfalls dafür spricht, dass dieser Gürtel auch eine häufigere und reichlichere Anschwemmung ertragen kann. An solchen Stellen ist der endolithische Gürtel sehr schwach oder überhaupt nicht differenziert. Im Gegensatz dazu erreicht an ausgesetzten Stellen der lichtgrüne Teil eine Höhe von 70 cm; hierher, zu jenem niedrigsten Punkte wo der epilithische Gürtel gut

entwickelt ist, gelangt natürlich seltener und weniger Wasser als an geschützte Stellen. Die Hebung des lichtereren oder das Herabsteigen des dunkleren Gürtels wird also weder an geschützten noch an ausgesetzten Stellen allein durch die Wassermenge bestimmt. Ausserdem kann man oft die Erscheinung beobachten, dass eine Klippe, welche starker Brandung ausgesetzt ist, an der Seite der Brandung lichtgrün ist, während der Stein, welcher sich hinter derselben befindet, jedoch etwas niedriger gelagert ist, eine dunklere Farbe aufweist. In Felsenspalten an der Küste, in welchen eine starke Brandung stattfindet, kann man ebenfalls beobachten, dass sich der lichtere Gürtel zu derselben Höhe erstreckt, welche auch die schäumenden, hohen Wellen erreichen.

Alle diese Erscheinungen drängen die Schlussfolgerung auf, dass der lichtere endolithische Teil der Zone durch mechanische Wirkung der Brandung bedingt wird, während der dunklere Teil an Stellen, welche keiner stärkeren mechanischen Wirkung des Wassers ausgesetzt sind, gebunden ist. Die ökologische Deutung dieser Erscheinung legt uns schon die Natur der epilithischen und endolithischen Formen, welche wir oben kennengelernt haben, nahe. Die endolithische Lebensweise schützt die Bewohner der Felsen vor unmittelbarem Wellenschlage und die epilithischen Formen, welche nicht dermassen geschützt sind, weichen einer stärkeren Brandung aus. Folglich können wir schliessen, dass bei Differenzierung der lithophytischen Zone in einen unteren, endolithischen und einen oberen, epilithischen Teil die Hauptrolle die Welle und zwar durch ihre mechanische Wirkung spielt.

### **C. Die Abhängigkeit der Lithophytenassoziationen von der Wellenwirkung.**

Nach allem oben angeführten wirkt die Welle in zweifacher Weise, durch Oscillation und Brandung, auf den physiognomischen Bau der Lithophytenzone ein. Deshalb kann man die Gliederung der Zone hauptsächlich als eine Resultante des Wettbewerbes der Lithophytenorganismen im Kampfe gegen zwei ungünstige, durch Wellenwirkung bedingte Faktoren, gegen das Austrocknen, welches durch die Oscillation des Meeresspiegels bewirkt wird, und gegen den Faktor der mechanischen Kraft der Brandung, auffassen.

Die endolithische Formen sind wegen ihrer Lagerung im Steine nicht dem unmittelbaren Wellenschlage ausgesetzt, dafür

scheinen sie jedoch gegenüber dem Faktor des Austrocknens empfindlicher zu sein. Die epilithischen Formen empfinden dagegen die Brandung viel stärker, sind aber gegen das Austrocknen standhafter. Im gegenseitigen Wettbewerbe haben die ersteren grösstenteils den unteren, die letzteren den oberen Gürtel der Litoralzone eingenommen.

Die beiden erwähnten Faktoren, das Austrocknen und die Brandung, variieren einerseits ganz ausserordentlich in ihrer Stärke, anderseits aber vermindert sich ihre Stärke von einem Ende der Zone bis zum anderen ganz allmählich. Die Intensität der Brandung wächst nach unten, die des Austrocknens nach oben. Auf jedem Punkte der Vertikale herrscht innerhalb der litoralen und supralitoralen Zone eine andere Intensität dieser beiden Faktoren und — inwiefern von diesen Faktoren die anderen Lebensfaktoren abhängen, variieren in verschiedenen Höhepunkten auch diese. Jene Stellen der litoralen Zone, welche sich in derselben Horizontale befinden, sind dagegen an gleichem Standorte annähernd gleichen Lebensbedingungen unterworfen. Da wie einzelne Pflanzen, so auch ganze Pflanzenansiedelungen nach verschiedenen Lebensbedingungen variieren, so finden wir in verschiedenen Höhen der Zone verschiedene Pflanzenassoziationen, welche sich bald in engeren (an geschützteren Stellen) bald in breiteren Gürteln zonal eine über die andere erheben.

In soziologischer Hinsicht benehmen sich die lithophytischen Assoziationen ebenso wie auch die Assoziationen höherer Pflanzen. In die Methodik und die Resultate der soziologischen Erforschung der Lithophytenzone — worüber in angeführten Studien ausführlich berichtet wird (7) — hier nicht näher eingehend, möchte ich nur bemerken, dass auch diese Assoziationen durch Charakterarten gekennzeichnet sind, d. h. durch solche Arten, welche ausschliesslich an sie gebunden sind und ausser der Assoziationen überhaupt nicht oder nur sporadisch in ihrer nächsten Nähe vorkommen. Auch höhere Gesellschaftseinheiten, namentlich Verbände und Ordnungen sind ebenfalls an den Charakterarten basiert. Die Gesellschaftstreue dieser Arten hat sich überall bei lithophytischen Ansiedlungen als das beste Merkmal, nach welchem man verschiedene Gesellschaften höheren und niedrigeren Grades begründen und unterscheiden kann, bewährt.

Die Charakterarten einzelner Assoziationen zeichnen sich gewöhnlich durch fünften oder vierten, seltener dritten Grad der

Stetigkeit aus. Ausserdem kommt ihnen eine hoher Bedeckungsgrad zu; manchmal sind sie dermassen dominierend, dass sie der Assoziation auch den makroskopischen Charakter verleihen.

Die Lithophytenassoziationen variieren manchmal auf sehr engem Gebiet. Hier und da nehmen sie eine Fläche von kaum einigen cm ein und doch sind sie auch hier sehr scharf voneinander

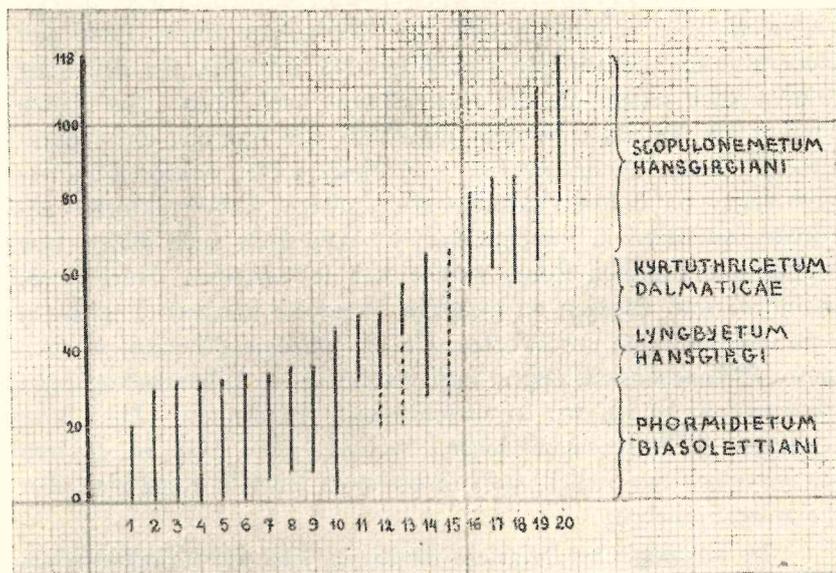


Abb. 2. Die Verteilung einiger Assoziationen und Arten in der Lithophytenzone in der Umgebung von Split (bei Lora). Die Höhe in cm.

1 *Lyngbya Meneghiniana*; 2 *Hyella caespitosa*; 3 *Rivularia mesenterica*; 4 *Hyella tenuior*; 5 *Phormidium Biasolettianum*; 6 *Phormidium endolithicum*; 7 *Inactis polythrix*; 8 *Microcoleus hospita*; 9 *Plectonema endolithicum*; 10 *Mastigocoleus testarum*; 11 *Lyngbya Hansgirgi*; 12 *Rivularia atra*; 13 *Kyrtothrix dalmatica*; 14 *Entophysalis granulosa*; 15 *Dalmatella polyformis*; 16 *Scopulonema Hansgirgiana*; 17 *Lyngbya Martensiana*; 18 *Dalmatella litoralis*; 19 *Pleurocapsa gloeocapsoides*; 20 *Scytonema endolithicum*.

geschieden. Da sie räumlich eng begrenzt sind, kann man sie sozusagen mit einem Blick umfassen und unmittelbar an Ort und Stelle wie ihre floristische Zusammensetzung, so auch ihre Beeinflussung durch äussere Faktoren (besonders durch Wellenwirkung) studieren. Deswegen eignen sich diese Assoziationen vorzüglich zur Erforschung verschiedener soziologischer Probleme, welche in letzterer Zeit aufgetaucht sind. Alle diese Probleme hier beiseite

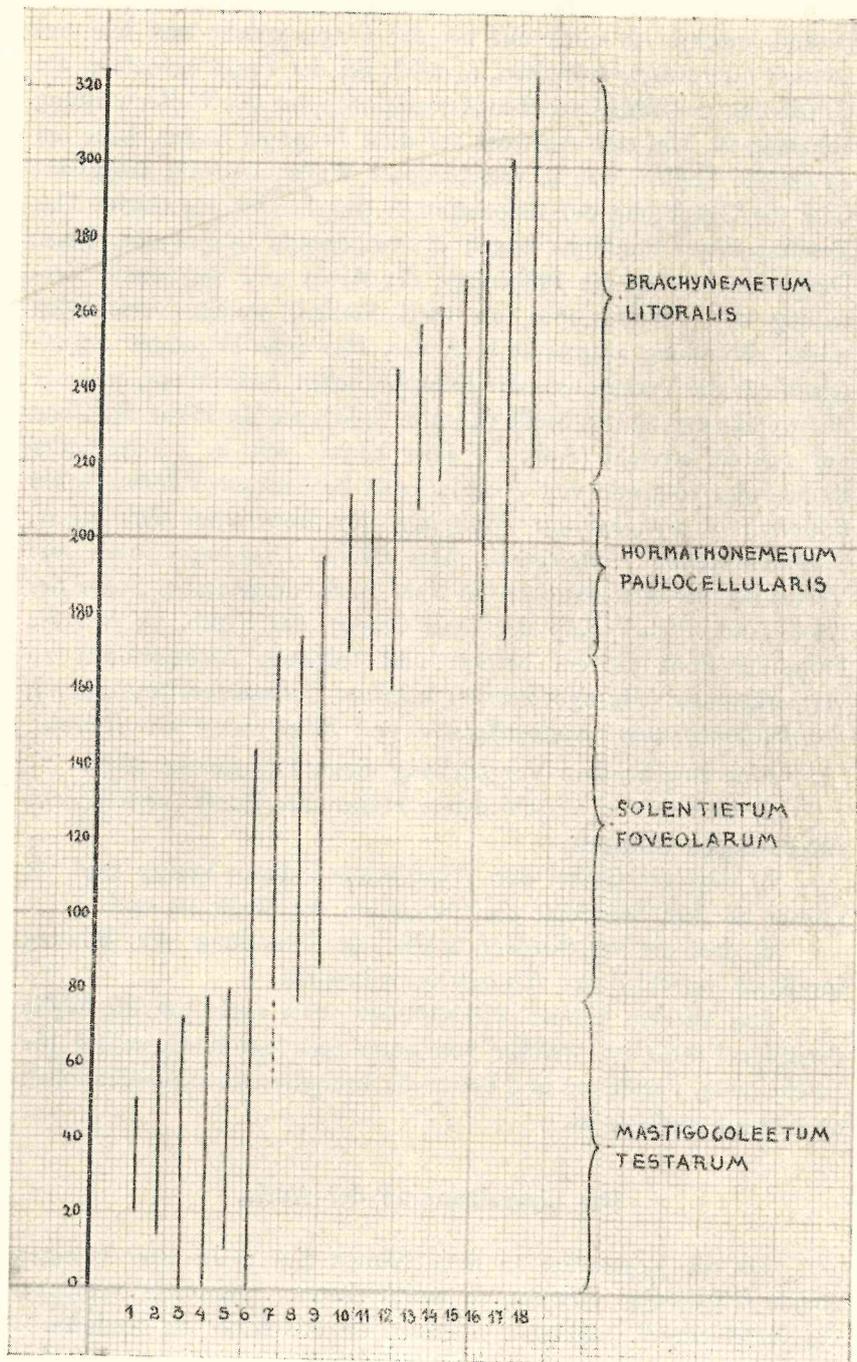


Abb. 3. Die Verteilung der Lithophytenassoziationen und Arten in der Lithophytenzone an der Insel Čiovo.

1 *Rivularia mesenterica*, 2 *Calothrix minuta*, 3 *Hyella caespitosa*, 4 *Plectonema endolithicum*, 5 *Lyngbya litophila*, 6 *Mastigocoleus testarum*, 7 *Dalmatella polyformis*, 8 *Solentia foveolarum*, 9 *Kyrtuthrix dalmatica*, 10 *Hormathonema epilithicum*, 11 *Scopulonema mucosum*, 12 *Hormathonema violaceonigrum*, 13 *Brachynema litorale*, 14 *Epilithia adriatica*, 15 *Scopulonema brevissimum*, 16 *Lyngbya Martensiana*, 17 *Pleurocapsa gloecapsoides*, 18 *Scopulonema endolithicum*.

lassend, möchte ich mich nur bei der Frage, welche uns hier am meisten interessiert, aufhalten, nämlich bei der Frage inwiefern die Gliederung der lithophytischen Assoziationen von der Wellenwirkung abhängig ist. Um eine Antwort auf diese Frage zu finden, habe ich an einigen Stellen, welche verschiedener Wellenintensität ausgesetzt sind, die Gliederung der Assoziationen eingehender untersucht. Das Resultat dieses Studiums zeigen die beiliegende Diagramme. Diese Diagramme stellen die Höhenlage der Arten und die zonale Verteilung der Assoziationen an zwei Stellen, welche verschieden starker Brandung ausgesetzt sind, dar. Das erste Diagramm veranschaulicht die Verhältnisse der lithophytischen Ansiedelung an einer nur wenig ausgesetzten Stelle (Lora in Split), wo die Höhe der Zone nur 118 cm erreicht (Abb. 2). Hier konnte ich in aufsteigender Reihenfolge folgende vier Assoziationen beobachten: *Phormidietum Biasolettiiani*, *Lyngbyetum Hansgirgi*, *Kyrthutricetum dalmaticae*, *Scopulonemetum Hangirgiani*. Das zweite Diagramm stellt die Verteilung der Assoziationen an einer stark ausgesetzten Stelle der Küste (südöstliches Kap der Insel Čiovo) dar (Abb. 3), wo die Höhe der Zone 320 cm beträgt und folgende Assoziationen zu vermerken sind: *Mastigocoleetum testarum*, *Solentietum foveolarum*, *Hormathonemetum paulocellularis* und *Brachynemetum litoralis*.

Eine eingehendere Vergleichung dieser Diagramme zeigt:

- a) dass sich in verschiedenen Höhen der Zonen verschiedene Assoziationen befinden;
- b) dass die Gürtel der Assoziationen desto breiter sind, je grösser an dem Standorte die Oscillation der Welle ist und
- c) dass die verschiedene Stärke der Brandung die Bildung spezifisch verschiedener Assoziationen bewirkt.

Aus alledem können wir schliessen, dass auch hier die Welle derjenige Faktor ist, welcher von grundlegendem Einflusse auf die Erscheinung, Verteilung und Breite der lithophytischen Assoziationen an einem Standorte ist.

#### Die Litoralzone an der Adria.

Da die Vegetation an allen Küsten eine mehr oder weniger zonale Gliederung aufweist, so wurde bereits mehrfach versucht, die verschiedenen biologischen Zonen an der Küste zu bestimmen. Die bekannteste Einteilung ist jene von Kjellman (9), der das Gebiet, welches sich zwischen höchster Flut und niedrigster Ebbe

erstreckt, als litorale Region bezeichnet, unter welcher sich bis 40 m Tiefe die sublitorale Region und unter ihr wieder die elitorale Region befindet. Es wirft sich die Frage auf: inwiefern hat sich diese Einteilung von Kjellman an der adriatischen Ostküste bewährt, oder besser; was sollte an der Adriaküste die litorale Region umfassen?

Die Begrenzung der litoralen Region im Sinne der Auffassung vom Kjellman kann an der Ostküste Adrias nicht vollkommen adäquat durchgeführt werden und zwar aus dem Grunde, weil der ozeanographische Faktor, nämlich Flut und Ebbe, auf welchem diese Einteilung basiert, weder genau bestimmt ist, noch zur Charakterisierung der litoralen Region genügt. Er ist nicht genau bestimmt, weil es gar nicht klargestellt ist, welches Niveau als obere Flutgrenze zu betrachten ist, ob jenes, bis zu welchem die astronomische Flut reicht, welche durch Anziehung der Himmelskörper verursacht wird, oder jenes, bis zu welchem sich die durch atmosphärische Agense bewirkte Flut erstreckt. Es wurde schon früher betont, dass die Südwinde den Meeresspiegel um die ganze Höhe der sizigialen Flut und auch höher heben können. An offeneren Nordseen, auf welche sich an erster Reihe die Kjellman'sche Einteilung bezieht, ist die astronomische Flut so stark, dass die atmosphärische Flut kaum zum Ausdrucke gelangen kann. Da an der Ostküste des adriatischen Meeres diesbezüglich ganz entgegengesetzte Verhältnisse herrschen, ist für die Bestimmung der Küstenzonen die genaue Präzisierung des Begriffes der Flut von besonderer Wichtigkeit. Ohne eine eindeutige Bestimmung, ob man unter Flut die Flut im engeren oder weiteren Sinne des Wortes zu verstehen hat, welches in Kjellman'scher Einteilung nicht ausdrücklich erwähnt ist, können wir diese Einteilung nicht ohne weiteres an die Verhältnisse der Ostadria anwenden.

Ausserdem scheint es, dass der Kjellman'sche Flutfaktor an und für sich zur Charakterisierung der litoralen Zone an der Adria kaum genügen dürfte. Wir haben bereits oben gesehen, dass sich dieselben lithophilen Organismen, welche an geschützten Stellen innerhalb des Oszillationsbereiches von Flut und Ebbe vorkommen, an ausgesetzten Stellen weit höher erstrecken und bis in die Region, welche nur von Wellen des bewegten Meeres, d. h. von der Brandung erreicht wird, vordringen. Dies ist ein Zeichen, dass die Brandung in jenem Teil der Küste, welchen Kjellman als supralitoral bezeichnet, in biologischer Hinsicht sehr ähnliche Lebensbedin-

gungen schafft und deshalb auch einen gleichen Einfluss auf die Küstenorganismen ausübt wie die Flut im litoralen Teile. Wenn aber die Lebensbedingungen in beiden Regionen äquivalent sind und das Leben gleicher Küstenorganismen ermöglichen, so finden wir keinen zureichenden Grund, welcher die Trennung dieser Teile berechtigen könnte. Deshalb kann auch die Flut an und für sich weder ein genügendes Kriterium noch eine Basis für die Unterscheidung der litoralen und supralitoralen Zone abgeben. Ich denke im Gegenteil, dass die einzige sowohl im ozeanographischer, wie auch in biologischer Hinsicht gerechtfertigte Basis, auf Grund welcher man klar und eindeutig die Scheidung der litoralen und supralitoralen Zone durchführen kann, nur die Wellengrenze bilden kann. Dannach würden wir unter litoraler Zone jenen Höhenabstand an der Küste innerhalb welcher die Welle oszilliert, verstehen. Der Umstand hingegen, ob dies eine Flutwelle oder eine durch atmosphärische Agense verursachte Welle ist, bleibt für diese Auffassungsweise ohne Belang. Die untere Grenze der litoralen Zone deckt sich überall mit der Grenze der niedrigsten Ebbe, während ihre obere Grenze die Höhengrenze, welche die Welle erreicht, bildet. An gänzlich geschützten Stellen deckt sich diese obere Grenze der litoralen Zone mit der Flutgrenze und wir finden, dass an solchen Stellen die litorale Zone relativ schmal ausgebildet ist. An stark ausgesetzten Stellen ermöglicht sehr oft die Konstruktion der Küste, dass die Welle, welche an sie mit grosser Kraft herankommt über sie hinwegstürzend über dem übrigen Niveau des Meeresspiegels zerschellt.

Die obere Grenze der litoralen Zone reicht so weit wie weit auch solche kompakte Wellen vordringen. Deshalb ist die Litoralzone an solchen ausgesetzten Stellen relativ mehr oder weniger breit ausgebildet.

Diese Auffassung der Litoralzone scheint wie in ozeanographischer so auch in biologischer Hinsicht gänzlich berechtigt zu sein. In biologischer Hinsicht ist sie durch die Tatsache, dass die Oszillation des Meeresspiegels, welche wir Welle nennen, durch welche Faktoren sie auch bewirkt wird, die Lebensbedingungen stets in gleicher Weise modifiziert, gerechtfertigt. Darin liegt auch die Ursache, dass dieselben Organismen der litoralen Zone, welche an geschützten Stellen innerhalb der Oszillation der Flut vorkommen, an ausgesetzten Stellen bis in die Brandungszone emporreichen. (7). Ebenso wie vom biologischen, ist diese Auffassung auch vom ozeanogra-

- 6 —: Sur la valeur systematique et la ramification des genres *Brachytrichia* Zanar. et *Kyrtuthrix* Erceg. et sur un nouveau type d'algue perforante. *Annal. de Protistologie*, Vol. II, fasc. 2—3, jouille 1930.
  - 7 —: Ekološke i sociološke studije o litofitskim cijanoficejama sa jugoslavenske obale Jadrana (Etudes écologiques et sociologiques des Cyanophycées lithophytes de la côte yougoslave de l'Adriatique (Rad Jugoslavenske akademije, knjiga 244, Zagreb, 1930; *Bullet. internat. de l'Academie Yougoslave*, classe des sciences math. et naturelles, vol. 26, pag. 33—56).
  - 8 Ginzberger A.: Der Einfluss des Meereswassers auf die Gliederung der süddalmatinischen Küstenvegetation. *Osterr. bot. Zeitsch. Jahr.* 1925. Nro 1—3, s. 1—14.
  - 9 Kjellman F. R.: Algenregionen und Algenformationen im östlichen Skagerak. *Bihang till. kgl. svenska Vetenskaps Aca-*  
*demiens Forhandlingar.* 1878, 5. Nro 6.
  - 10 Lorenz J. R.: *Physikalische Verhältnisse etc.*, 1863.
  - 11 Nadsou A.: Les algues perforantes et leur rôle dans la nature. *Comp. R. Acad. Sc. Paris*, 1927, 184.
  - 12 Sterneck R.: Das Fortschreiten der Flutwelle im adriatischen Meere. *Sitzungb. d. kais. Akad. d. Wissenschaften in*  
*Wien, d. CXVII, Abt. II Jänner*, 1908.
-

phischen Standpunkte berechtigt, da die Welle, sei es die Flutwelle oder eine durch andere Agense verursachte Welle, auf die Küste denselben Einfluss ausübt und in gleicher Weise auf den physikalischen und chemischen Zustand der Küste einwirkt.

Die litorale Region, so aufgefasst, stellt an der dalmatinischen Kalkküste einen klar bestimmten Gürtel dar, welcher in ozeanographischer Hinsicht durch die Höhe der Wellenoszillation charakterisiert ist und in botanischer Hinsicht deutlich durch die Breite des kompakten Gürtels der lithophyten Zone der Cyanophyceen gekennzeichnet ist, welcher schon von weitem mit seinen teils helleren, teils dunkleren Farbennuancen der lithophytischen Assoziationen auffällt.

Hier nicht weiter in die Verteilung der biologischen Küstenzonen eingehend, möchte ich nur erwähnen, dass nach obigem die supralitorale Zone jenen Gürtel oberhalb der Litoralzone umfassen möchte, wo das vom Winde getragene Meerwasser in Form feiner Tröpfchen oder jenes, welches hierher bei Brandung als schwache und unkompatte Spritzer gelangt, wie auch die Konstruktion der Küste (Vertiefungen, Klüfte, Felsspalten) einigen Meeresorganismen das Leben ermöglicht. An ausgesetzten Stellen können wir in diesem supralitoral Gürtel auch einige lithophytische Cyanophyceen finden, wie namentlich die Arten *Pleurocapsa gloecapsoides*, *Scopulonema brevissimum*, *Brachynema litorale* und *Epilithia adriatica*.

#### Literatur:

- 1 B o r n e t et F l a h a u l t: Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques. Bull. de la Soc. bot. de France. T. XXXVI. 1889.
- 2 B r a u n - B l a n q u e t J.: Pflanzensoziologie, 1928.
- 3 E r c e g o v i ć A.: La végétation des lithophytes sur les calcaires et les dolomites en Croatie. Acta botan. Vol. I, 1925, Zagreb.
- 4 —: Dalmatella, nouveau genre des Cyanophycées lithophytes de la côte adriatique. Acta botan. Vol. IV, 1929, Zagreb.
- 5 —: Sur quelques nouveaux types des Cyanophycées lithophytes de la côte adriatique. Archiv f. Protistenk. 66 B., H. I, Jena 1929.



Abb. 1. Die Litophytenzone in der Umgebung von Split (bei Lora).  
Die Höhe cca 118 cm.

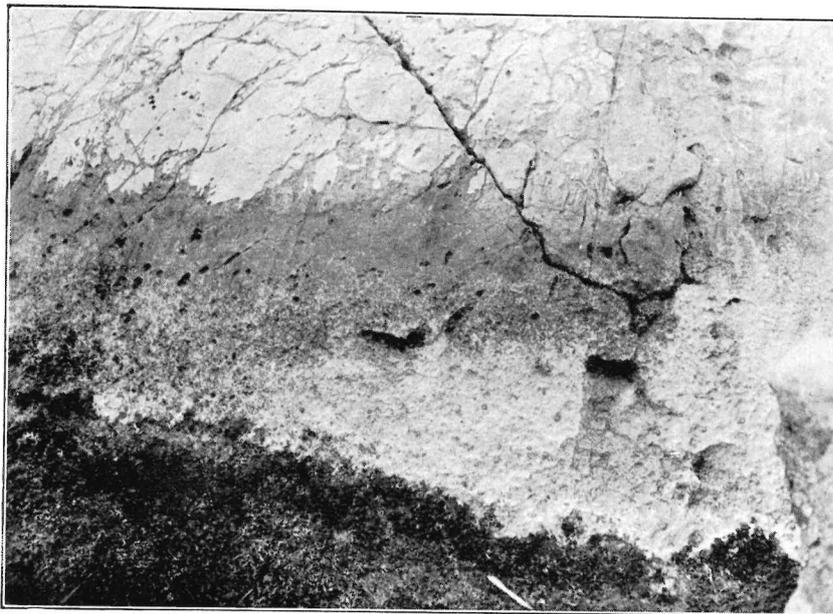


Abb. 2. Die Litophytenzone bei Rogač an der Insel Šolta

