

ACTA BOTANICA FENNICA 44
EDIDIT
SOCIETAS PRO FAUNA ET FLORA FENNICA

VORSCHLAG ZU EINER ÖKOLOGISCHEN
GRUNDEINTEILUNG DER HYDROPHYTEN

VON
HANS LUTHER

HELSINGFORSIAE 1949

HELSINGFORS

1 9 4 9

DRUCK VON A.-G. TILGMANN

Während der Durchführung einer Arbeit über die Wasservegetation und ihre Ökologie in einem Brackwassergebiet fand ich, dass die ökologische Terminologie in Bezug auf die Wasserpflanzen mangelhaft und teilweise weniger folgerecht oder strittig ist. Ich habe deshalb versucht den Grundriss zu einem autökologischen Lebensformsystem der Wasserpflanzen zusammenzustellen. In der Behandlung wird nicht ein vollständiges Referat der einschlägigen Literatur erstrebt. Eine etwas vollständigere Behandlung der Frage, wobei die limnologische und marinbiologische Literatur ausführlicher berücksichtigt wird, hoffe ich später veröffentlichen zu können.

Für Ratschläge in Bezug auf die Ableitung der neugebildeten Namen aus dem Griechischen bin ich Herrn Lektor EINAR PONTÁN, für die sprachliche Durchsicht des Manuskripts meinem Vater, Prof. Dr ALEX. LUTHER vielen Dank schuldig.

Wenn man es versucht, aus der Unmenge der aufgestellten verschiedenartigen Lebensformsysteme der Pflanzen (im Sinne von DU RIETZ 1931b, S. 43) eine für die autökologische Behandlung der Wasservegetation geeignete Terminologie auszusuchen, so wird man bald finden, dass dieses nicht vollständig gelingt. Die Grundformen(»main life form«)-Systeme (DU RIETZ 1931b, S. 44) leisten hierbei wenig Hilfe, sie sind dagegen von »an obvious importance for the characterization of vegetation physiognomy« (a.a.O., S. 43). Die ökologischen Klassen WARMINGS (1909, S. 136), von CLEMENTS (1920, S. 65; nicht aber 1902, S. 16) als »habitat-forms« bezeichnet, bieten dagegen einen Ausgangspunkt. Das System WARMINGS erhielt 1923 (S. 134) seine endgültige Form. Andere Systeme weisen aber auch eine wenigstens teilweise gleichartige Einteilung auf. Dass die Systeme eben in Bezug auf die Wasserpflanzen unbefriedigend sind kann auf zwei Umstände zurückgeführt werden.

Erstens sind die meisten Aufsteller der Systeme entweder vorwiegend mit Landpflanzen beschäftigt gewesen, oder waren sie Limnologen, deren biologisches Hauptinteresse oft dem Plankton, also nur einem Teil der Organismenwelt des Wassers gewidmet war. Als Beispiel mag erwähnt werden, dass in der Limnologischen Terminologie NAUMANNs (1931) das

Wort Plankton über 3 Seiten einnimmt, das Wort Benthos dagegen 5 Zeilen!

Zweitens bestand bei den Wasserpflanzenuntersuchungen oft kein Anlass die grossen ökologischen Einheiten mit eigenen Namen zu bezeichnen, weil nur Teile der Vegetation Gegenstand der Untersuchung waren. Teils müssen für verschiedene Teile der Wasservegetation verschiedene Untersuchungsmethoden verwandt werden, wodurch die Übersicht des Ganzen leicht verloren geht. Teils spielen in verschiedenen Verhältnissen verschiedene Gruppen der Wassergewächse die Hauptrolle, während dann andere Gruppen oft fast bedeutungslos sind. So hebt z.B. SCHIMPER (1898, S. 819) hervor, dass die Benthosvegetation des Meeres ganz vorwiegend aus Lithophyten besteht, diejenige der süssen Gewässer mehr aus Schlammbewohnern. Im brackischen Wasser überschneiden sich die Grenzen dieser Bereiche. Wenn auch beide Elemente an Artenzahl eingebüsst haben, so sind sie beide doch noch von recht grosser physiognomischer Bedeutung. Dazu ist aber hier auch das lose wachsende Pleuston vielerorts von Bedeutung.

Der Einzelorganismus ist Forschungsgegenstand der Autökologie, die autökologische Terminologie muss sich deshalb, um wirklich brauchbar zu sein, auf den Einzelorganismus beziehen. Diese Forderung wird durch den Typus der auf *-phyt* endigenden Namen erfüllt. Womöglich sollen die Namen auch den nicht initiierten Fingerzeige auf ihre Bedeutung geben. Sammelbezeichnungen für alle zu einer autökologischen Gruppe gehörende Organismen sind recht selten nötig und können dann eigens aus den auf die Einzelorganismen bezogenen Namen gebildet werden. Schwerfällige Sammelnamen, wie z. B. das Heterophytenomenon von GAMS (1918, S. 347), sollten am liebsten vermieden werden.

In der autökologischen Terminologie dürfen natürlich nicht Namen von Pflanzengesellschaften in unveränderter Form aufgenommen werden. In Bezug auf die Wasserpflanzen ist dieses aber geschehen. GAMS (1918) bezeichnet als Plankton und Pleuston sowohl »Lebensformen des gesamten Pflanzen- und Tierreichs« (S. 341, 355) wie »Hauptisocoenosen« (S. 472); in Bezug auf die Wasserpflanzen befolgt er 1925 (S. 713) dieselbe Einteilung. Bei WARMING (1923, S. 134) kommen Plankton, Pleuston und Benthos (es hätte hier jedenfalls Phytoplankton u. s. w. sein müssen) als Namen der zu den Hydatophyten hörenden Lebensformklassen vor. Der Name Megaplankton wurde von WARMING u. a. 1917 (S. 30) auf eine Vegetationsformation bezogen, 1923 aber auf eine Lebensformklasse. BRAUN-BLANQUET (1928, S. 249) nimmt Phyto-Plankton als Lebensformklasse auf. NAUMANN (1931, S. 308) erwähnt unter Hinweis auf GAMS und WARMING u. a. Plankton, Benthos und Pleuston als Lebensformen, die beiden ersteren

daneben auch richtig als Organismenformationen (S. 55, 439). Unter Pleuston (= Makropleuston¹) als Lebensform weist er (S. 308) auf WARMING & GRAEBNER (1918) hin, die aber das Wort nur als Namen einer Pflanzenformation erwähnen. RÜBEL (1930, S. 29) hat in seiner Wiedergabe der Einteilung BRAUN-BLANQUETS bemerkt, dass die der Gesellschaft Phyto-Plankton entsprechende Lebensform Planktophyten heissen muss (s. auch SCHRÖTER 1896, S. 10). IVERSEN (1936, S. 55) zitiert WARMINGS (1923) Mega-Plankton als »Makroplanktonen«², er hat also den Fehler bemerkt, nicht aber den Gedankengang weiter verfolgt. Ein Phytoplankter ist ein Individuum des Planktons, welches deshalb nicht ein Planktophyt zu sein braucht, ebenso wie eine in einer Dünenvegetation befindliche Pflanze nicht ohne weiteres ein Psammophyt ist.

Der *Hydrophyten*begriff wurde von SCHOUW (1822, S. 132) eingeführt. *Unter Hydrophyten werden in der vorliegenden Arbeit für Wasserleben angepasste Pflanzen bezeichnet, die gänzlich untergetaucht leben oder nur mit Schwimmblättern oder/und Blütenständen über das Wasser ragen.*

Nach WARMING (1908, S. 56) können die Wasserpflanzen ökologisch am besten auf Grund der edaphischen Verhältnisse eingeteilt werden. Er stellt 3 Gruppen auf:

- a. Die frei schwebenden und schwimmenden
- b. Die an Steinboden haftenden
- c. Die auf losem Boden wachsenden.

Später hat WARMING (1923, S. 134) die Gruppen b und c als eine Hauptgruppe (»Benthos«) vereinigt. Die 3-Teilung wird aber von GAMS (1918, S. 334) und BRAUN-BLANQUET (1928, s. 250) aufrechterhalten. GAMS teilt die gesamte Organismenwelt nach den Lebensorten in 3 Gruppen ein:

- I. Der haftende = adnate Typus = das Ephaptomenon
- II. Der wurzelnde = radicante typus = das Rhizumenon
- III. Der freie = errante Typus = das Planomenon.

BRAUN-BLANQUET erwähnt das Phyto-Plankton als eine mit den Hydrophyten ebenbürtige Lebensformklasse. Die Hydrophyten teilt er in a: Wasserschwimmer, Hydrophyta natantia, b: Wasserhafter, Hydrophyta adnata, und c: Wasserwurzler, Hydrophyta radicantia ein. Die Dreiteilung von GAMS soll hier als Grundeinteilung dienen.

WARMING teilte 1895 (S. 118) die Benthosvegetation nach der Boden-

¹ Der Hinweis NAUMANNs wird bei dem synonymen Wort Makropleuston gemacht. WARMING & GRAEBNER erwähnen aber nicht diesen Namen, wohl aber Mega- und Makroplankton. NAUMANNs Hinweis gehört also zu diesen von ihm auch erwähnten Namen. Das Wort Makropleuston wurde von GAMS (1918, S. 341) gebildet.

² statt Megaphytoplankter (vgl. BURCKHARDT 1920, S. 192).

beschaffenheit («Felsenboden, loser Boden») folgendermassen ein¹: »Die lithophile (steinliebende) und die psammophile (sandliebende) oder die pelophile (schlammliebende)«. Für eine sich unmittelbar an der Fels- oder Steinoberfläche befestigende Pflanze hat SCHIMPER² (1898) den Namen *Lithophyt*, sowohl für Land- (S. 193) wie für Wasserpflanzen (S. 823) eingeführt. DIELS (1912, S. 507) hat die Land-Lithophyten in *Epilithen* = Epilithophyten und *Endolithen* = Endolithophyten eingeteilt, auch für die Wasser-Lithophyten wurde diese Einteilung in Brauch genommen (z. B. WARMING 1923, S. 135).

Die steinliebenden Hydrophyten wurden von WARMING (1895, S. 119) auch Nereiden genannt. Diese Bezeichnung passt gut in ein physiognomisches Grundformensystem, nicht aber im hier vorliegenden Falle. GAMS (1918, S. 341) rechnet zu den Nereiden alle Organismen vom haftenden Typus, also auch die sessilen Tiere. Eine solche Abgrenzung des Nereidenbegriffes muss aber unbedingt verworfen werden, da in der Zoologie dauernd eine Verwechslung mit der Annelidengruppe *Nereidae* stattfinden würde.

Den lithophilen Wasserpflanzen WARMINGS (1895) gegenüber steht die andere, von ihm nicht benannte Gruppe, die die beiden, oft schwer auseinanderzuhaltenden Begriffe psammophil und pelophil umfasst. Obwohl diese Gruppe meistens erkannt wurde, ist sie sehr oft nur durch Ausdrücke wie (SCHIMPER & v. FABER 1935) »Schlammbewohner«, »im Boden gewurzelt«, »auf weichem Untergrund«, »auf losem Boden« bezeichnet.

In seinem Entwurf einer systematischen Ordnung der ökologischen Grundformen³ hat WARMING (1923, S. 134) die Klassen Hapto-Benthos und Rhizo-Benthos aufgestellt. Diese Namen müssen gegen andere umgetauscht werden. Es empfiehlt sich, in Konformität mit der übrigen Nomenklatur WARMINGS auf -phyt endigende Namen zu wählen. Dazu sollen die Namen am liebsten bei der Einteilung der Landpflanzen nach den selben Prinzipien verwendbar sein, wobei ein Zusatz von *Hydro-* und *Aero-* nötigenfalls anzeigen kann, ob es sich um Wasser- oder Landpflanzen handelt. Der pflanz-

¹ Orig. dänisch.

² DAUBENMIRE (1947, S. 6) erwähnt WARMING als Einführer der Begriffe Oxylophyt, Halophyt, Psammophyt, Lithophyt und Chasmophyt. In der von DAUBENMIRE erwähnten Arbeit WARMINGS (1895) ist von diesen Begriffen nur Halophyt erwähnt, dazu aber noch lithophil und psammophil. SCHIMPER (1896) hat die Namen Lithophyt und Chasmophyt neu geschaffen, nennt aber auch den Begriff Psammophyt. Der Name Oxylophyt tritt 1909 (S. 136) bei WARMING auf, wird aber in der Form Oxylophyt schon 1902 von CLEMENTS (S. 12) erwähnt. In Bezug auf die drei ersten Begriffe habe ich nicht versucht die »Priorität« festzustellen.

³ auf dänisch.

liche Anteil des haftenden, adnaten Types von GAMS kann *Haptophyten* genannt werden. *Ein Haptophyt ist also eine Pflanze, die sich dem Substrat angepresst hat, oder gänzlich in dasselbe eingesenkt ist.* Die *Hydrohaptophyten* umfassen WARMINGS Klassen Hapto-Benthos und Endo-Benthos, die *Aero-haptophyten* einen Teil der Atmophyten WARMINGS und einen Teil seiner Allotrophen. Nur die *Hydroeophaptophyten* (= WARMINGS (1923) Hapto-Benthos und BRAUN-BLANQUETS Wasserhafter) sind hier von Interesse. Diese Gruppe umfasst nicht nur die Epilithen sondern auch die sich an Holz, Muschelschalen und anderen festen Gegenständen befestigenden Pflanzen sowie die Epiphyten.

Die sich mit Wurzeln, Grundachsen, Rhizoiden oder anderen von den Wassersprossen (bezw. Luftsprossen) abweichenden Organen in \pm feinkörnigem Boden befestigenden Pflanzen sollen hier Rhizophyten genannt werden. Die *Aerorhizophyten* entsprechen den Chthonophyten WARMINGS (1923, S. 135, 144), deren Wasserversorgung nach ihm durch Aufnahme von terrestrischem Wasser des Bodens durch die Wurzeln geschieht. Da die Frage der Wasser- (und Nährsalz-) Versorgung der Hydrorhizophyten noch nicht geklärt ist (vgl. z. B. LOHAMMAR 1938, S. 197 u. ff.) finde ich es richtiger nicht von Hydrochthonophyten zu sprechen. Die *Hydrorhizophyten* entsprechen den Hydrokryptophyten von GAMS (1918, S. 352; nach RAUNKIAERS Einteilungssystem erhalten), der Klasse Rhizo-Benthos WARMINGS und den Wasserwurzeln von BRAUN-BLANQUET. In Wasservegetationsuntersuchungen dürfte der Rhizophytenbegriff eine recht grosse Verwendung finden können. Hier sind ja in der Benthosvegetation Lithophyten- und Rhizophytenstandorte vielerorts mosaikartig vermischt, wodurch sich die Bereiche der beiden Vegetationstypen in einander hineinschieben.

WARMING (1895, S. 126) teilt die Wasserpflanzen des losen Bodens in Enaliden und Limnäen. Wie der Nereidenbegriff passen auch diese Begriffe nicht hier, zumal da der Einteilungsgrund, in Salzwasser- und Süßwasserpflanzen, in einem Brackwassergebiet in ein anderes Einteilungssystem gehört.

GAMS (1925, S. 715) hat unter Hinweis auf MAGNIN (1904) die Limnäen und Enaliden unter dem Namen Limnophyten zusammengefasst. Die Limnophyten wären demgemäss mit den Rhizophyten identisch. In diesem Sinne gebraucht ist das Wort Limnophyt aber zu diffus. Der nicht initiierte Leser würde schwer verstehen, dass hier z. B. die Pleustophyten des Süßwassers ausgeschlossen sind, die Salzwasserrhizophyten (Enaliden) dagegen einbegriffen, er würde eher das Wort als Bezeichnung einer Süßwasserpflanze überhaupt auffassen. In diesem Sinne hat auch MAGNIN (1904) den Begriff erwähnt, an verschiedenen Stellen in wechselnder Bedeutung: auf S. 2 werden Helophyten und Pleustophyten einbegriffen, auf S. 132

sind sie ausgeschlossen, die Nereiden dagegen einbegriffen¹. Der zu verworfende Limnophytenbegriff von GAMS ist also *nicht* mit den Limnophyten MAGNINS identisch.

Für den Rhizophytenbegriff könnte man sich auch (als Gegensatz zu den Lithophyten) den Namen Pedophyt denken (vgl. Pedologie, Bodenkunde). Da aber derselbe Wortstamm schon früher in anderen Bedeutungen gebraucht wurde, ist dieses nicht zu empfehlen. GOLA (1910, S. 70) hat durch Kombination von Pedo- mit Hydrophyt, Helophyt, Mesophyt und Xerophyt eine Einteilung der Pflanzen nach dem osmotischen Druck der Bodenlösungen durchgeführt. Der Zusatz Pedo- bedeutet also bei GOLA nicht dass ein Teil der Hydrophyten gemeint wird, sondern dass die ganze Hydrophytengruppe nur in Hinsicht des osmotischen Druckes des Bodens — hier auch des umgebenden Wassers — geprüft wird. LAUTERBORN (1915, S. 397) hat die Begriffe Pedon und pedonisch für Organismen eingeführt, die an ein mehr oder weniger festes Substrat (an den Boden, an die Pflanzen) gebunden sind. Er will Pedon an der Stelle des nach ihm weniger sinngemässen Ausdruckes Benthos («der ja nichts weiteres als »Tiefe« bedeutet») setzen. Ein Pedophytenbegriff im Sinne LAUTERBORNS würde also sowohl die Haptophyten wie die Rhizophyten umfassen.

Die Pflanzen des dritten, erranten Types von GAMS nennt WARMING (1923, S. 134) *Planophyten*, ein Name der dem Planomenon von Gams gut entspricht. Die weitere Einteilung der Planophyten erfolgt am besten noch nach dem selben leitenden Gesichtspunkt wie die Haupteinteilung der Hydrophyten: das Verhalten zum Boden. So empfiehlt es sich die vom Ufer völlig unabhängigen Schwebepflanzen von denen, die — zufällige Ausnahmen natürlich ausgeschlossen — an die Ufernähe und meistens auch an das Vorkommen anderer Wasservegetation gebunden sind, abzutrennen. *Die vom Ufer völlig unabhängigen Schwebepflanzen sind Planktophyten* (SCHRÖTER 1896, S. 10). *Die vom Ufer ± abhängigen Schwebepflanzen und Schwimmpflanzen sollen hier Pleustophyten genannt werden.*

Die Begriffe Plankton und Pleuston wurden nicht immer richtig auseinandergehalten. HENSENS (1887, S. 1) ursprünglicher Planktonbegriff umfasste »alles was im Wasser t r e i b t, einerlei ob hoch oder tief, ob tot oder lebendig«. Später wurde das Tote vom Planktonbegriff abgeschieden, so dass das Plankton jetzt die Organismenformation des *freien* Wassers darstellt (z. B. NAUMANN 1931, S. 439). Der Begriff Pleuston wurde von SCHRÖTER² (SCHRÖTER 1896, S. 10; SCHRÖTER & KIRCHNER 1896, S. 14) eingeführt und umfasste ursprünglich »alle auf der Oberfläche des Wassers

¹ GAMS (1925, S. 714) nennt »Limnophyten (Magnin)« auch als synonym mit dem Nereidenbegriff.

² nicht von KIRCHNER, wie WARMING angibt.

frei schwimmenden, mit Anpassungen an das Luftleben versehenen Pflanze». Im zweiten Teil der selben Arbeit von SCHRÖTER & KIRCHNER (1902, S. 62, 76) hat SCHRÖTER aber unter dem Pleuston auch die submersen, freilebenden Pflanzen einbezogen: »alles . . . was nicht Bodenflora und nicht Plankton ist, also auch die *submers* freilebenden Algen und Phanerogamen der Littoralzone». SCHRÖTER erwähnt noch, dass sein Pleuston in dieser Fassung vollständig den »Hydrochariten» WARMINGS (1896, S. 137) entspricht. Auch WARMING hebt hervor, dass diese Vereinskasse an das Litoral gebunden ist. Er führt¹ auch lose wachsende Moose (»*Amblystegium giganteum* u. a.») hierher, später (1909, S. 164) dazu noch »floating *Sphagnum*«. Die obige Trennung in Planktophyten und Pleustophyten ist also nach dem selben Gesichtspunkt geschehen, nach dem SCHRÖTER 1902 seinen erweiterten Pleustonbegriff vom Plankton trennte (s. auch MAGNIN 1904, S. 133; GAMS 1925, S. 719).

SCHRÖTER nannte 1896 (S. 15) die Gruppe der untergetauchten, im Wasser schwebenden Blütenpflanzen Makroplankton. Er erwähnte aber gleichzeitig, dass sie stets in der Uferzone vorkommen, weshalb er sie 1902 vom Plankton abschied und zum Pleuston führte. Bei WARMING (1909, S. 164) wird als Name der »Hydrocharid-formation or Pleuston» der Begriff »Megaplankton» herangezogen, bei WARMING & GRAEBNER (1918, S. 471; 1933, S. 548) wird die Gruppe »Formation des Megaplankton oder Makroplankton» genannt. Die Umgrenzung der Hydrochariten-Gruppe ist hier unverändert. Wie aus der Schilderung hervorgeht, kommt die Formation »an Ufern . . . an Stellen mit Schutz gegen Wellenschlag, z. B. zwischen Sumpfpflanzen» vor. Alle als Beispiele genannte Pflanzen sind streng an die Littoralzone gebunden (vgl. BAUMANN 1911, S. 483). Geraten Schwebepflanzen dieser Formation in offenes Wasser hinaus, so sinken sie zu Boden. Sie sind also keineswegs Planktophyten. WESENBERG-LUND (1917, S. 65) lehnt auch Megaplankton als Name der Hydrochariten ab, da die hierher gehörigen Arten als Regel nicht in der pelagischen Region vorkommen, sie sind nach ihm überwiegend oder ausschliesslich Littoralformen, die entweder an der Oberfläche schwimmen oder mit den vermodernden Teilen auf dem Boden ruhen. NAUMANN (1931, S. 308) nennt Mega- und Makroplankton als Synonyme von Pleuston, er hält die beiden Namen für »ganz unzweckmässige Bezeichnungen, die nur Missverständnisse verursachen können und die deshalb zu verwerfen sind». In Bezug auf das Süsswasser muss ich ihm beistimmen. Auch IVERSEN (1936, S. 55) erwähnt, dass im Süsswasser keine »Makroplanktonten» existieren.

¹ Die von WARMING (1896, S. 137) mit Zögern hierher geführten Pflanzen mit sich frei in der Luft erhebenden Vegetationsorganen (*Pontederia*-Typus) sind aber nicht mehr echte Hydrophyten, sondern Helophyten (siehe S. 12).

WARMING & GRAEBNER (1918, S. 373) nehmen aber auch eine »Formation des Halo-Megaplankton (die *Sargassum*massoziation)« auf. Diese Formation ist *wirklich pelagisch* und muss demgemäß dem Plankton zugerechnet werden. Man könnte den Einwand machen, dass die *Sargassum*-Arten ja Lithophyten, also von der Uferzone abhängig sind. Die losen, treibenden Algen wachsen aber noch weiter und zeigen u. a. eine andersartige Verzweigung als die festhaftenden (z. B. SCHILLER 1909, S. 65; WARMING & GRAEBNER 1918, S. 373), weshalb es berechtigt ist, sie einer anderen Lebensform zuzuweisen. Wie GAMS (1918, S. 334) hervorhebt kann eine Art natürlich während verschiedener Entwicklungsstadien zu verschiedenen Lebensformklassen gehören.

In seinem Lebensformsystem nimmt WARMING (1923, S. 134) neben der Klasse Mikro-Plankton als gesonderte Klassen Mega-Plankton und Pleuston auf. Diesmal rechnet er, der älteren Definition SCHRÖTERS folgend, nur die an der Oberfläche schwimmenden Pflanzen zur Klasse Pleuston. Die übrigen Hydrochariten und das Halo-Megaplankton führt er zur Klasse Mega-Plankton, die hierdurch allzu heterogen wird. RÜBEL (1930, S. 305) teilt wiederum das Phyto-Pleuston in »Limno-Pleuston« und »Halopleuston, Sargassetum natantis«. Die letztere Gesellschaft ist mit dem (Halo-)Mega-Plankton identisch (vgl. auch GAMS 1925, S. 714). Auch u. a. DU RIETZ (1930, S. 393) rechnet, neben den zufällig losgerissenen Grossalgen (z. B. *Fucus*), die dauernd freischwimmenden Grossalgensynusien (*Sargassum*) zu einer marinen Pleustonschicht. SCHIMPER & v. FABER (1935) erwähnen weder Pleuston noch Megaplankton. Sie rechnen aber (S. 1510), wie SCHIMPER (1898, S. 818, 852), den *Hydrocharis*-Typus zum Hemiplankton (bei ihnen, S. 1432, = die schwebenden und schwimmenden Gewächse der Flachgewässer¹). Das von LIPPMAA (1936, S. 182) erwähnte, lose *Enteromorpha intestinalis* und *Monostroma balticum* umfassende Halomegaplankton ist keinesfalls pelagisch, es gehört zum Pleuston.

Die Lebensformklasse Pleuston bei GAMS (1918, S. 356) umfasst ausser den Pleustophyten auch die pelagischen Halo-Megaplankton-Pflanzen WARMINGS & GRAEBNERS, dazu aber auch ein »Zoo- oder Phago-Pleuston«. Auch z. B. UTERMÖHL (bei THIENEMANN 1925, S. 161) und REMANE (1940, S. 42) sprechen von tierischem Pleuston. Wie die beiden letzteren hervorheben, ist dieses »Zoo-Pleuston« rein marin und *pelagisch* (u. a. die Siphonophoren *Physalia* und *Verella*, die Schnecke *Janthina*), es darf also *nicht* zum Pleuston geführt werden.

Die Planktophyten können also in *Mikroplanktophyten* und *Mega-*

¹ Das Wort Hemiplankton hat bei SCHIMPER also eine andere Bedeutung als bei NAUMANN (1931, S. 225): »periodische, temporäre Planktonorganismen«.

planktophyten eingeteilt werden, wobei die letztere Gruppe von der Uferzone im vorliegenden Entwicklungsstadium unabhängig lebende Gewebepflanzen umfasst. Der Name Makroplankton soll hier lieber vermieden werden, da Zoologen ihn u. a. für Krebstiere des Planktons benutzt haben. In der ökologischen Terminologie muss natürlich immer danach gestrebt werden, dass die Nomenklatur der Botaniker und Zoologen einheitlich ist. Nur wenn dieses der Fall ist können wir eine brauchbare biozönologische Terminologie erzielen.

Die Abgrenzung der Pleustophyten gegen die Planktophyten ist somit recht klar, ebenso gegen die Haptophyten. In Bezug auf die Rhizophyten-Pleustophyten-Grenze zeigt die Definition der Rhizophyten das Trennungsmerkmal an. Die sich mit Wurzeln, Grundachsen, Rhizoiden oder anderen von den Wassersprossen abweichenden Organen befestigenden Pflanzen sind Rhizophyten. Die an der Oberfläche schwimmenden, im Wasser schwebenden, am Boden lose liegenden oder im Schlamm ohne besonders ausgebildete Befestigungsorgane lose verankerten Pflanzen sollen hier Pleustophyten genannt werden. So ist von den *Utricularia*-Arten *U. vulgaris* ein Pleustophyt und *U. intermedia* fast gänzlich ein Rhizophyt, *U. minor* nimmt eine Zwischenstellung ein (öfter Pleustophyt). SCHRÖTER (SCHRÖTER & KIRCHNER 1902, S. 62, 76) rechnet *Ceratophyllum demersum* zum Pleuston, die Art kann ja oft mit den untersten Blattquirlen im Schlamm verankert sein. Auch die losen, Migrationsformationen am Boden ausbildenden Kümmerformen von *Fucus vesiculosus* u. a. Algen sind Pleustophyten. WARMING & GRAEBNER (1918, S. 373) führen die auf dem Boden der südlichen Ostsee freiliegenden Kümmerformen von *Ascophyllum nodosum* zum Halo-Megaplankton. Während aber die *Sargassum*-Arten »echt pelagische Oberflächenalgen« sind, verliert *Ascophyllum* seine Blasen, sinkt zu Boden und ist folglich dann ein Pleustophyt.

Die Pleustophyten sollen hier in 3 Gruppen eingeteilt werden:

1. *Benthopleustophyten*¹. Pflanzen die am Boden liegen, ohne sich mit besonderen Befestigungsorganen zu befestigen. Sie können von Wellenschlag und Wasserströmen leicht verfrachtet werden: Migrationsformationen ausbildende Algen (die epiphytische Algenformation NAUMANN'S (1925, S. 3) gehört hierher), lose lebende Wassermoose, oft auch Phanerogamen der folgenden Gruppe, besonders *Ceratophyllum*.

2. *Mesopleustophyten*. Im Wasser zwischen Boden und Oberfläche »schwebende« Pflanzen, die sich meistens lose an bodenfesten Pflanzen anhaften:

¹ Vom Worte Benthos wird hier in Zusammensetzungen die Form benthogebraucht: vom Stamme benthos (nicht von benthos, dem zweiten Stamme des Wortes, der von BURCKHARDT (1920, S. 192) irrtümlich als benthos erwähnt wird).

Zygnemaceen u. a. lose Algenwatten, *Utricularia vulgaris*, (*U. minor*), *Lemna trisulca*, *Ceratophyllum*.

3. *Akropleustophyten*¹. Die Assimilationsorgane schwimmen während der Vegetationsperiode an der Wasseroberfläche, ihre Oberseite ist für Luftleben angepasst²: *Lemna minor*-Typus, *Hydrocharis*, *Salvinia*.

Für die Akropleustophyten wäre auch der Name Aeropleustophyten denkbar, da sie ja für ein teilweises Luftleben angepasst sind. Dieser Name steht aber in Widerspruch zu dem Bestreben die Vorsilbe Aero- für Landpflanzen zu reservieren. Als Aeropleustophyten könnten demnach eher z. B. die »Schneeläufer« der Hochgebirge (z. B. BRAUN 1913, S. 67; DU RIETZ 1931 a, S. 31) bezeichnet werden. — In ähnlicher Weise wird ja von einem Aeroplankton gesprochen (z. B. PETERSSON 1940, S. 10; GISLÉN 1948). — Das griechische Stammwort von Pleuston, πλέω, ist freilich recht streng an das Wasser gebunden (vgl. SCHRÖTER & KIRCHNER 1896, S. 14).

DU RIETZ (1930, S. 391) teilt das Pleuston in Neustopleuston (an der Wasseroberfläche schwimmend, s. auch THUNMARK 1931, S. 34) und Plankto-pleuston (submers). Da das submerse Pleuston, wie aus dem obigen zur Genüge hervorgehen dürfte, von ± zufälligen Ausnahmen abgesehen nicht planktisch ist, sondern deutlich an das Vorhandensein einer Rhizophytenvegetation (Mesopleuston) oder an die Bodennähe (Bentopleuston) gebunden, ist die Bezeichnung Plankto-pleuston nicht dienlich. Auch DU RIETZ gibt zu, dass sein Plankto-pleuston sich meistens kaum von der Elodeidenschicht abtrennen lässt. Die wirklich lose schwebenden Algenwatten können aber *Plankto-pleuston* genannt werden, meistens verankern sie sich aber früher oder später. Das Neuston wieder umfasst nach seinem Aufsteller NAUMANN (1917, S. 99) im Gegensatz zum Pleuston »nur diejenigen Mikroorganismen, die eine ganz besondere Anpassung für ein mehr oder minder andauerndes Leben in dem Oberflächenhäutchen selbst durchgemacht haben: sie sind somit echte Wasserorganismen«. Da aber bei der Definition des Neustopleustons gerade die teilweise Anpassung für ein Leben *auf* der Wasseroberfläche — also ausserhalb des Wassers — herangezogen wird, ist der Neustonbegriff hier in anderer Weise begrenzt als bei NAUMANN 1917 (vgl. auch NAUMANN 1923, S. 224 u. 1924, S. 7). Ich ziehe es deshalb vor, in der obigen Dreiteilung nicht die etwas verwirrenden Bezeichnungen Plankto-pleuston und Neustopleuston aufzunehmen.

¹ von ἄκρος, das äusserste, oberste, höchste (z. B. Ilias XVI, 162 ὑδὼρ ἄκρον, das Oberflächenwasser einer Quelle).

² Hier schliessen sich als folgende Gruppe die Pflanzen vom *Pontederia*-Typus an, die ihre Assimilationsorgane in die Luft erheben (vgl. S. 9). Sie sind aber schon Helophyten, nicht Hydrophyten und können *Pleustohelophyten* genannt werden.

Das Pleuston kann natürlich in der obigen Einteilung entsprechender Weise in Benthopleuston, Mesopleuston und Akropleuston eingeteilt werden.

Schliesslich sei noch eine kurze Übersicht der hier befolgten Einteilung gegeben (die hier neugebildeten Namen sind *kursiv* gedruckt):

Haptophyten

Ephaptophyten («Hapto-Benthos», «Hydrophyta adnata, Wasserhafter»)

Epilithen (Nereiden)

Epiphyten

u. s. w.

Endohaptophyten («Endo-Benthos»)

Endolithen

u. s. w.

Rhizophyten («Rhizo-Benthos», «Hydrophyta radicania, Wasserwurzler»)

Psammophyten

Pelophyten

u. s. w.

Planophyten

Planktophyten

Mikroplanktophyten

Megaplanktophyten («Halo-Megaplankton»)

Pleustophyten («Pleuston», «Hydrochariten»)

Benthopleustophyten

Mesopleustophyten

Akropleustophyten

Helophyten

Pleustohelophyten

u. s. w.

Literatur.

- BAUMANN, EUGEN 1911: Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Arch. f. Hydrobiol., Suppl. 1; S. 1—554, Taf. I—XV.
- BRAUN, JOSIAS 1913: Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. Neue Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. 48; S. I—VII, 1—348, Taf. I—IV.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1928: Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. Berlin.
- BURCKHARDT, G. 1920: Zum Worte Plankton. Zeitschr. f. Hydrologie 1; S. 190—192.

- CLEMENTS, FREDERIC E. 1902: A System of Nomenclature for Phytogeography. Bot. Jahrb. f. Syst., Pfl.gesch. u. Pfl.geogr. **31**, Beibl. 70: S. 1—20.
- 1920: Plant Indicators. The Relation of Plant Communities to Process and Practice. Carnegie Inst. of Wash. Publ. **252**; S. I—XVI, 1—388.
- DAUBENMIRE, R. F. 1947: Plants and Environment. New York.
- DIELS, L. 1914: Die Algen-Vegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Ber. D. Bot. Ges. **32**; S. 502—526.
- DU RIETZ, G. EINAR 1930: Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Emil Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. XI, Teil 5; S. 293—480. Berlin—Wien.
- 1931 a: Studier över vinddriften på snöfält i de skandinaviska fjällen. Bot. Not. 1931; S. 31—44.
- 1931 b: Life-Forms of Terrestrial Flowering Plants. I. Acta Phytogeogr. Suec. **3**; S. 1—95.
- GAMS, H. 1918: Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich **63**: 3—4; S. 293—493.
- 1925: Die höhere Wasservegetation. Emil Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 2; S. 713—750. Berlin—Wien.
- GISLÉN, TORSTEN 1948: Aerial plankton and its conditions of life. Biol. Rev. **23**; S. 109—126.
- GOLA, G. 1910: Saggio di una teoria osmotica dell' edafismo. Annali di Bot. **8**: 3; als Sonderdruck S. 1—280.
- HENSEN, V. 1887: Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. Ber. Komm. z. wiss. Unters. deutsch. Meere in Kiel **5**; S. 1—107.
- IVERSEN, JOHS 1936: Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. S. 1—224. Diss. Kopenhagen.
- LAUTERBORN, ROBERT 1915: Die sapropelische Lebewelt. Ein Beitrag zur Biologie des Faulschlammes natürlicher Gewässer. Verh. Naturh.-Med. Ver. Heidelberg N.F. **13**: 2; S. 395—481.
- LIPPMAN, T. 1936: Meriheinast ja teistest Eesti rannikuvete taimedest. Eesti Loodus **4**: 5; S. 177—183. (Engl.abstr.: The vegetation of the Estonian sea-coast.)
- LOHAMMAR, GUNNAR 1938: Wasserchemie und höhere Vegetation schwedischer Seen. Symb. Bot. Upsal. **3**: 1; S. 1—252.
- MAGNIN, ANT. 1904: La végétation des lacs du Jura. Sect. II. Ann. Soc. Bot. Lyon **29**; S. 1—185.
- NAUMANN, EINAR 1917: Beiträge zur Kenntnis des Teichnannoplanktons. II. Über das Neuston des Süßwassers. Biol. Zentralbl. **37**: 2; S. 98—106.
- 1923: See und Teich. Plankton und Neuston. Emil Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 2; S. 139—228. Berlin—Wien.
- 1924: Über einige neue Begriffe der Sestonkunde. Lunds Univ. Årsskr. N.F. Avd. 2, **20**: 3; S. 1—15.
- 1925: Untersuchungen über einige sub- und elitorale Algenassoziationen unserer Seen. Ark. f. Bot. **19**: 16; S. 1—30, Taf. 1—4.
- 1931: Limnologische Terminologie. Emil Abderhalden, Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 8; S. 1—776. Berlin—Wien.

- PETTERSSON, BROR 1940: Experimentelle Untersuchungen über die euanemochore Verbreitung der Sporenpflanzen. *Acta Bot. Fenn.* **25**; S. 1—102.
- REMANE, A. 1940: Einführung in die zoologische Ökologie der Nord- und Ostsee. *Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Bd I a; S. 1—238. Leipzig.
- RÜBEL, EDUARD 1930: *Pflanzengesellschaften der Erde*. Bern—Berlin.
- SCHILLER, J. 1909: Über Algentransport und Migrationsformationen im Meere. *Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* **2**; S. 62—98.
- SCHIMPER, A. F. W. 1898: *Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage*. Jena.
- & V. FABER, F. C. 1935: *Id. lib.*, 3. Aufl. I—II. Jena.
- SCHOUW, JOAKIM FREDERIK 1822: *Grundtraek til en almindelig Plantegeographie*. Kjøbenhavn.
- SCHRÖTER, C. 1896: *Die Schwebeflora unserer Seen*. **99**. *Neujahrsblatt d. Naturf. Ges. Zürich auf das Jahr 1897*; S. 1—61, 1 Taf.
- & KIRCHNER, O. 1896: *Die Vegetation des Bodensees*. [I.] *Bodensee-Forschungen* 9. *Schr. d. Ver. f. Gesch. d. Bodensees u. seiner Umgeb.* **25**, Suppl.; S. 1—122.
- & — 1902: *Id. II. Ibid.*; S. 1—86.
- THIENEMANN, AUGUST 1925: *Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer I*. Stuttgart.
- THUNMARK, SVEN 1931: *Der See Fiolen und seine Vegetation*. *Acta Phytogeogr. Suec.* **2**; S. I—VII, 1—198.
- WARMING, EUG. 1895: *Plantesamfund. Grundtraek af den økologiske Plantegeografi*. Kjøbenhavn.
- 1896: *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. [1. Aufl.] Berlin.
- 1908: *Om Planteriget's Livsformer*. *Festskr. udg. af Kjøbenh. Univ.* 3. 6. 1908; S. 1—86. Kjøbenhavn.
- 1909: *Oecology of Plants*. Oxford.
- 1917: *Økologiens Grundheder*. *Bot. Tidskr.* **36**; S. 25—31.
- 1923: *Økologiens Grundformer*. *Udkast til en systematisk Ordning*. *D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturv. og Math. Afd.*, 8 Raekke **4**: 2; S. 121—187.
- & GRAEBNER, P. 1918: *Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie*. 3. Aufl. Berlin.
- — 1933: *Id. lib.*, 4. Aufl. Berlin.
- WESENBERG-LUND, C. 1917: *Furesøstudier*. *D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skr., Naturv. & Math. Afd.*, 8. Raekke **3**: 1; S. 1—208.

B_I

HY VIIKIN KAMPUSKIRJASTO



1150385502