

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

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 9 (1939)

Heft: 3

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

Autor: Jaag, Otto

Kapitel: Die Gesteinsalgen als Gonidien im Flechtenthallus

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

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 14.03.2025

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

6. Kapitel

Die Gesteinsalgen als Gonidien im Flechtenthallus

Die Verpflanzung 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 Gonidialalge

Zahlbrücker und andere führende Flechtensystematiker der neueren Zeit fassen die Arten, die aus der Verpflanzung 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. violett-hülligen 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 violettthülligen 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. violettthülliger *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 Gonidialalgen 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 Flechtenspilzes 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 Gonidialalgen, 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 Gonidialalgen 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. N o r r l i n 1874.
- Nr. 4 : *Pyrenopsis haemalea* Sommf. Ad Hadrelo Nordlandia, Norvegia. J. N o r m a n.
- Nr. 5 : *Pyrenopsis Haematopsis* Smf. Svaetoinos, Lapponis orientales in N. I. F e l l m a n n 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. N o r r l i n 1874.
- Nr. 7 : *Pyrenopsis granitina* Smrflt. in rupibus micaceo schistosis infra Snjärrak Lapponiae Lulensis 1871 legit P. J. H e l l b o m.
- Nr. 8 : Dieselbe Art : Funnesdalen et ad pagum Wallurne Herjedaliae. Un. itin. cr. 1867 (69).
- Nr. 9 : Dieselbe Art : Kola, Lapponia orientalis. N. J. F e l l m a n n , 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. Hyères, leg. A. M e t z l e r.

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

Zustände. 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. N y l a n d e r.

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. C r o c e).

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 (Z a h l b r u c k n e r in E n g l e r und P r a n t l. Bd. *Lichenes*, S. 155) lautet : « Lager strauchtig, 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 strauchtigen 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.

a) Wuchsorte auf saurem Gestein

Nr. 14 : *Synalissa phylliscina* Juck (?). ad saxa granitica Bedford
Massachusetts. 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 lichenisiereten, 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 Gonidialalgen 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 calcareas 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 Gonidialalgen 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. Förszell 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 kugelig 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 Gonidialalge 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 Gonidialalgen 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 Hüllfarbstoffs 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.

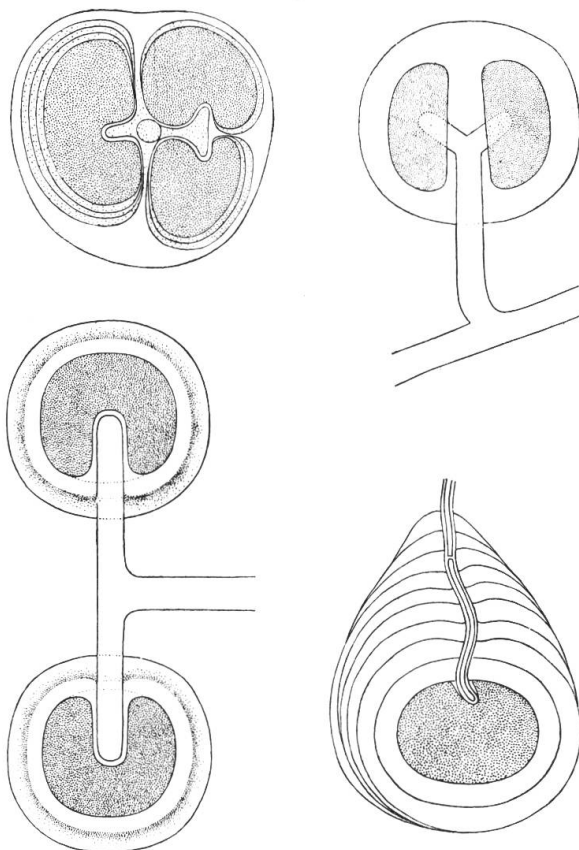


Abb. 42

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 hierfür 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 Versuch 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

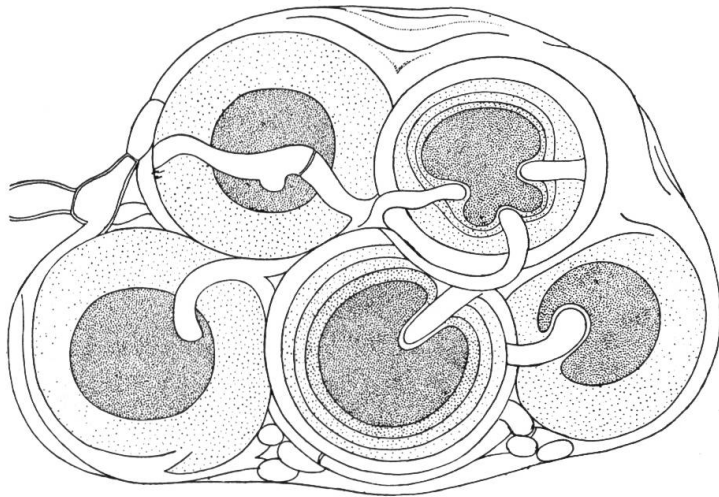
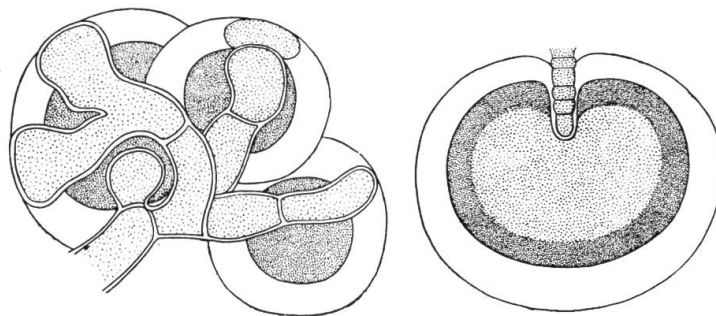


Abb. 43
Verschiedene Stadien
der Lichenisation von
«Chroococcus»-Zellen.
Aus Herbarmaterialien.
Vergr. ca. 1000



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 Gallert-hüllen der Gonidialalgen 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 Gonidialalgen 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 Gonidialalge ins Auge fassen. Erscheinungen, die in dieser Richtung weisen, liegen tatsächlich vor: An der Eintrittsstelle 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 Gonidialalge

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 Dolomitifels 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 Standortmodifikationen 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 Gonidialalge 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 pilzfreen 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 Gonidialalge 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 pilzfreen 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 gezeigt, 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.