

<b>Zeitschrift:</b>	Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz = Matériaux pour la flore cryptogamique suisse = Contributi per lo studio della flora crittogama svizzera
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Naturforschende Gesellschaft
<b>Band:</b>	9 (1939)
<b>Heft:</b>	3
<b>Artikel:</b>	Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland
<b>Autor:</b>	Jaag, Otto
<b>Kapitel:</b>	Gesteinszersetzung durch Algen
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-821074">https://doi.org/10.5169/seals-821074</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 21.02.2026

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

*Oocardium depressum* fanden wir über das ganze Gebiet des basischen Gesteins verbreitet, vom Rhein durch das Molasseland und den Jura bis weit in die Voralpen hinein. Ob die Alge das kalkarme Gestein meidet oder dort wegen des Ausbleibens der Tuffbildung nur übersehen wurde, entzieht sich unserer Kenntnis.

Vielfach sind Blaualgen, Grünalgen, Moose und Blütenpflanzen an der Bildung von Kalktuffen gleichzeitig beteiligt. Kalkfällung auf rein physikalisch-chemischen und solche auf physiologisch-chemischem Wege dürften dabei andauernd nebeneinander verlaufen. Für den erstgenannten Vorgang wäre hauptsächlich die Temperaturänderung des Ca-Bikarbonat führenden Wassers, für den letzteren dagegen die Assimilationstätigkeit der grünen Pflanzen verantwortlich.

Auch auf der Felswand verlaufen beide Vorgänge nebeneinander. Die Kalkfällung auf physikalischem Wege tritt oft an algenfreien Stellen der Felswand, über die während bestimmter Zeiten Sickerwasser abfließt, in Erscheinung. Es bildet sich dann eine glatte, ausgeglichene Kalkschicht, die sich dem Substrat völlig anschmiegt. Dies (l. c. p. 508) hat darauf hingewiesen, daß eine solche Kalkkruste auch dadurch entstehen kann, daß das aus dem Gesteinsinnern nach außen abdunstende Wasser seinen Kalkgehalt auf dem Fels niederschlägt. Diese Anreicherung des Kalkes an der Oberfläche des Dolomitgestein äußert sich darin, daß bei Benetzung mit Salzsäure der reine Dolomit in der Tiefe keine Reaktion zeigt, während der in der oberflächlichen Kruste angereicherte Kalk stürmisch braust.

Wo dagegen kissen- und polsterförmige Algenlager das Gestein bedecken, da schlägt sich der Kalk nicht an den zutiefst liegenden Stellen der Gesteinoberfläche nieder, sondern an und auf den Algenlagern. Diese wachsen meist erheblich über die Oberfläche des Gesteins hinaus und bilden jene halbkugeligen Pusteln, von denen schon oft die Rede war.

## 9. Kapitel

### Gesteinszersetzung durch Algen

Es ist seit langem bekannt, daß viele niedere und höhere Pflanzen das Gestein aufzulösen und seinen Zerfall herbeizuführen oder doch zu beschleunigen vermögen. Ihre Einwirkung auf das Substrat ist verschiedener Art. Der Angriff kann unmittelbar erfolgen, z. B. durch Ausscheidung gesteinslösender, ätzender Flüssigkeiten (organische Säuren) oder Gase ( $\text{CO}_2$ ), durch unmittelbare mechanische Sprengwirkung, z. B. durch Wurzeln von Bäumen und Sträuchern, oder schließlich in indirekter

Weise, indem daß Wasser im Wurzel- und Laubwerk von Spaltenpflanzen kapillar zurückgehalten wird, wodurch die hydrolytische Spaltung des Gesteins gefördert und bei Frost die damit verbundene Auflockerung durch Sprengwirkung herbeigeführt werden kann.

Unter den Grün- und Blaualgen ist eine große Anzahl von Arten angegeben, die den Kalk aufzulösen imstande sein sollen. Unter den ersten z. B. *Foreliella perforans*, *Gomontia polyrrhiza*, *Ostreobium Quetetii* und *Gongrosira codiolifera* u. a. Unter den Blaualgen sind es neben einer Reihe von marin Formen auch Süßwasserarten wie *Schizothrix perforans*, sowie verschiedene *Gloeocapsa*-, *Aphanocapsa*- und *Chroococcus*-Arten. Es sind Forscher von hoher Kompetenz, die den genannten Algen die Fähigkeit, Kalkstein aufzulösen und zu durchbohren, zuschrieben. Wir haben darum keinen Anlaß, die diesbezüglichen Untersuchungsergebnisse eines Bornet, Flahault, Chodat, Naddson, Diels, Bachmann, Geitler, Ercegovics und anderer Autoren in Zweifel zu ziehen.

Wenn wir dennoch auf Grund eines eingehenden Studiums in der Urteilsbildung über diese Dinge zu höchster Vorsicht mahnen möchten, so geschieht dies deshalb, weil die Frage, ob die Algen der Gesteinsoberfläche kalklösende Wirkung und damit an der Verwitterung wesentlichen Anteil haben, ohne exakte experimentelle Beweisführung nur sehr schwierig und überhaupt nicht sicher zu beantworten ist. Auch wir können mit Ergebnissen solcher Experimentaluntersuchungen vorläufig nicht aufwarten und möchten darum mit einem abschließenden Urteil über den Anteil der Algen an der Gesteinsverwitterung zuwarten. Die Untersuchungen am Wuchsor t aber erweckten uns durchaus den Eindruck, daß die Bedeutung der Algen in dieser Hinsicht im allgemeinen überschätzt werde. Dabei mag die Erklärung gleich vorweggenommen sein, daß wir nur wenige Fälle kennenlernten, in denen die kalklösende und damit gesteinzer setzende Wirkung einer freien (nicht lichenisierten) Alge einigermaßen klar in Erscheinung trat.

Im Folgenden möchten wir die diesbezüglichen Beobachtungen, die bei der Beschreibung der Algenvegetation der einzelnen Untersuchungsgebiete erwähnt wurden, kurz zusammenfassen und auf dieser Grundlage alsdann an Hand der Besprechung dreier grundlegender Arbeiten über die Algenvegetation des Gesteins und deren Bedeutung für den Gesteinsabbau unsere eigenen Auffassungen präzisieren.

Einer Alge darf nur dann die Fähigkeit, Gestein chemisch aufzulösen, zugeschrieben werden, wenn der Nachweis erbracht werden kann, daß sie auf ihrer Unterlage Spuren einer Korrasion hinterläßt oder die Höhlung, in der sie

auf oder im Gestein eingebettet liegt, selbst geschaffen hat.

*a) Im Gebiet des Silikatgesteins*

An kristallinen Gesteinen haben wir auf der glatten Fläche von Einzelkristallen oder der Konstituenten gemengter Gesteine (Feldspat, Quarz, Glimmer in Graniten, Gneisen usw.) oder auf sonstigen glatten Oberflächen solche Spuren nirgends nachweisen können, obschon sie mit Blau- und Grünalgen oft dicht bedeckt waren; wir beobachteten sie auch nicht auf Diabasen, deren Oberfläche spiegelglatt geschliffen und während 50—80 Jahren der freien Luft ausgesetzt war. Der das Silikatgestein in oft so dichten Beständen bedeckenden Algenschicht kommt demnach keine direkte gesteinsauflösende Wirkung zu.

Zerschlägt man nun mit dem Hammer einen Stein, so zeigt sich sehr oft auf den Bruchflächen ein dünner Belag von Algen, hauptsächlich *Gloeocapsa*, *Pleurococcus* u. dgl. Diese Vegetation durchsetzt nicht, wie es auf den ersten Anblick hin scheinen möchte, den ganzen Stein, sondern folgt den vorgebildeten Spaltfugen und feinsten Haarrissen. An ihrer Bildung waren die Algen ursprünglich nicht beteiligt, sondern drangen in sie ein, weil dort geringe Wasserreserven kapillar zurückgehalten werden. In und zwischen den Algenzellen hält sich Wasser durch Imbibitions- und Kapillarkräfte fest, und dadurch können die Algen, z. B. durch Eisbildung, indirekt zur Erweiterung der Spalten und Risse beitragen. Mit Gesteinsauflösung aber hat diese Erscheinung nichts zu tun. Andere Gesteinssplitter, die mit dem Hammer zerschlagen werden, zeigen ähnliche Risse und Fugen; Algen sind aber darin nicht enthalten; sie sind vegetationsfrei. In einem dritten Falle können sie von Flechtenlagern ganz oder teilweise ausgefüllt sein. Diese letzteren sind mit ihrem kompakteren Thallus in vermehrtem Maße zur Ausweitung der Spalten befähigt. *Lecidea confluens*, *Rhizocarpon geographicum*, *Candelariella concolor*, *Caloplaca elegans*, die zu den auffallendsten Silikatflechten des Hochgebirges gehören, zeigen sehr deutlich die Fähigkeit, in die allerfeinsten Spalten des Gesteins und seiner Kristalle einzudringen, dieses aufzublätttern und dadurch zu zerstören. Das ist aber eine rein physikalische Zertrümmerung und hat mit der chemischen Auflösung des Substrats wiederum nichts zu tun. Zusammenfassend können wir also sagen, daß wir im Rahmen unserer Untersuchung keine Anzeichen beobachteten, die auf die chemische Auflösung des Silikatgesteins durch Algen hindeuten. Daß die in Feinspalten und kleinsten Rissen lebenden Algen seinen Zerfall auf mechanischem Wege zu unterstützen imstande sind, erscheint uns möglich oder sogar wahrscheinlich. Doch haben wir

vorläufig kein Mittel in der Hand, um diese Beeinflussung mengenmäßig abzuschätzen.

Was den Angriff des Silikatgesteins durch Flechten anbetrifft, so scheinen die Untersuchungen von Bachmann zu zeigen, daß Glimmer chemisch aufgelöst werden kann und daß Granitkristalle durch Flechten vom *Placodium*-Typus verhältnismäßig schnell zu einer lehmähnlich ausschenden, gelben, feinkörnigen Masse zersetzt werden. Quarz dagegen erwies sich nach Bachmann für die untersuchten Flechten als völlig unangreifbar. Die Untersuchungen von Friedrich (1904) und von Stahleck (1905) scheinen dagegen zu beweisen, daß manche Flechten auch den reinen Quarz anzugreifen vermögen. Diese Befunde stimmen mit denjenigen überein, die von Buchet mitgeteilt werden und nach denen gewisse Flechten kleine Grübchen ins Glas hineinzufressen vermöchten. Ohne diese Ansichten anzweifeln zu wollen (wir haben keine diesbezüglichen Untersuchungen durchgeführt), sei es uns doch erlaubt, mit Nachdruck darauf hinzuweisen, wie schwierig es ist, zu unterscheiden, ob eine Flechte oder Alge ein Substrat selbst angegriffen oder aber sich in einem Grübchen eingenistet habe, das bereits vorgebildet war. Flechten benötigen ja im allgemeinen Vertiefungen im Substrat, um sich darauf anzusiedeln; sie fehlen auf geneigten, glatt geschliffenen Flächen. Vielfach waren wir im Laufe unserer Untersuchungen anfänglich geneigt, anzunehmen, daß Flechten, die am Grunde von Vertiefungen im Gestein saßen und deren Grund völlig ausfüllten, sich ihre Höhlung selbst geschaffen hätten. Bei genauerem Zusehen aber erwiesen sich diese als von dem aus der Baumtraufe niederfallenden Tropfwasser ausgelaugt. Ob, wie Stahleck dies für den Angriff von Quarz glauben machen will, von der Flechte Fluor ausgeschieden werde, müßte doch wohl zuerst durch Experimente einwandfrei nachgewiesen werden.

### *b) Im Gebiet des basischen Gesteins*

Ist im Gebiet des Kalks oder des Dolomits eine Gesteinoberfläche während längerer Zeit (viele Jahrzehnte) der freien Atmosphäre ausgesetzt, so bleibt sie nicht glatt, sondern wird rauh, aufgelöst in kleine und kleinste Erhebungen und Vertiefungen. Diese können Höhen von Bruchteilen eines Millimeters oder von mehreren Millimetern erreichen, und, mit starker Vergrößerung betrachtet, gleicht eine solche Oberfläche einem Gebirge mit Gipfeln, Kuppen, Zinken und Kämmen und dazwischen verlaufenden Tälern, Höhlen und Gängen.

Eine solche Oberfläche kann mit Algen dicht besetzt sein, und es liegt dann nahe, diese als die Ursache für die Aufrauhung, die Korrosion

des Gesteins, verantwortlich zu machen. Sehen wir uns aber auf der gleichen Felswand eine große Zahl von Stellen genau an, so finden wir meist ähnlich rauh aussehende Flächen von mitunter großer Ausdehnung, auf denen jede Vegetation fehlt. (Wie weit Bakterien darauf vorhanden sind, müßte eine eingehende Untersuchung des einzelnen Falles ergeben.) Solche Verhältnisse beobachteten wir in vielen Fällen, namentlich im Gebiete des Säntis, der Churfürsten, des Creux-du-Van u. a. a. O. Stark korrodierte Felsflächen, die demselben Makroklima ausgesetzt sind, können also mit Algen bedeckt oder völlig algen-, flechten- und moosfrei sein. An der Aufrauhung einer Gesteinoberfläche sind eben zahlreiche Kräfte beteiligt. Durch kohlensäurehaltiges Riesel- und Sickerwasser kann der Kalk aufgelöst werden. Periodische Temperaturschwankungen können die physikalische Erosion, insbesondere die Abschuppung und Abschalung, befördern; dazu kommt Winderosion usw. Algen setzen sich auf einer rauen oder glatten Oberfläche fest, sobald sie dort ihr Auskommen finden, und es wäre sicher unrichtig, aus dem bloßen Vorhandensein auf einer mehr oder weniger stark verwitternden Fläche ohne den exakten Beweis einer Korrosionstätigkeit der Algen, diese letzteren für die Zerstörung der Oberfläche verantwortlich zu machen.

Nun ist in der Literatur viel die Rede von endolithischen Algen. Wenn sie sich selbst den Weg ins Innere des Gesteins gegraben haben, so müssen sie die Fähigkeit der Kalklösung tatsächlich besitzen.

Im vorausgehenden Kapitel haben wir den «grünen» Fleck Oettli erklärt und gezeigt, daß er erstens keine allgemeine Erscheinung auf dem Gestein darstellt, und zweitens, daß es sich dabei nicht um endolithische Algen, sondern um endolithische Flechten handelt, also grüne Algenzellen, denen als Wegbereiter Pilze zur Verfügung stehen.

Die äußerst dünne Algenschicht auf Bruchflächen, die wir im Silikatgestein beobachteten, tritt auch im basischen Gestein zutage; sie muß aber auch hier als eine Spaltenvegetation betrachtet werden und fällt also nicht unter den Begriff der eigentlichen Endolithen im oben umschriebenen Sinne. Was bleibt also an wirklichen endolithischen Algen noch übrig?

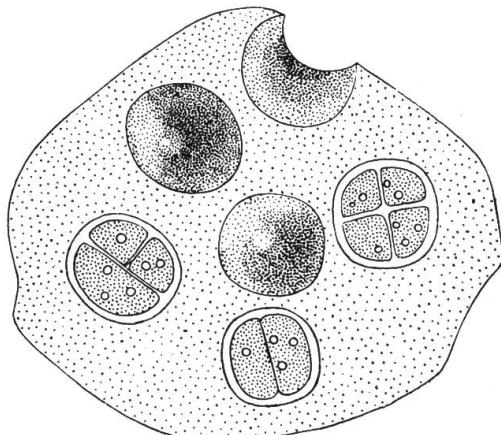
Anfänglich glaubten wir, sie gefunden zu haben im Innern weißer Kalzitadern, die quer durch den dunklen Alpenkalk verlaufen. Ihre Oberfläche zeigte sich von bloßem Auge von kleinen und kleinsten schwarzen Punkten dicht besetzt. Unter der starken Stativlupe und im Auflichtmikroskop erschien diese Oberfläche aufgelöst in eine große Zahl eng aneinanderliegender, nach der Tiefe zu sich verjüngender Krater, deren Grund mit einem kleinen Lager verpilzter Algenzellen bedeckt war. Wir fanden darin die uns so wohl bekannten großen, dickwandigen,

gelbhülligen Dauerzellen der *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*); Abb. 44.

Die unter starker Vergrößerung betrachtete Oberfläche dieses Gesteins sah ein wenig aus wie diejenige eines Gletschers, auf dem viele dunkle Gesteinssplitter von verschiedener Größe unter der Wirkung ihrer Erwärmung im Sonnenlicht verschieden tief ins Eis eingedrungen sind. So wie die Steine durch ihre eigene Strahlenabsorption unter sich das Eis zum Schmelzen brachten und sich «aus eigenen Mitteln» den Weg in die Tiefe des Eises bahnten, so müssen wir uns das Eindringen der verpilzten Algenzellen in die Tiefe des Kalzitsubstrates denken. Sie gruben sich den Krater, in dem sie leben, selbst, sei es durch die bloße Wirkung der abgegebenen Atmungskohlensäure oder sei es durch die Ausscheidung organischer Säuren. Es liegt hier zweifellos ein Fall vor, wo epolithische Algen im Verein mit Pilzfäden das Gestein wirklich auflösen.

Abb. 44

Ausschnitt aus der Oberfläche eines Calcit-Bandes im Kalk mit korrodierenden Lagern von *Gloeocapsa Kützingiana*, st. *pleurocapsoides*. Vergr. ca. 800



Verlaufen in der äußersten Gesteinsschicht die Krater in ziemlich senkrechter Richtung zur Gesteinoberfläche, so können sie sich nach der Tiefe zu verzweigen und schräg verlaufen, und unter der Einwirkung des vordringenden Algen-Pilz-Konsortiums entstehen Quergänge und Höhlungen, an deren tiefsten Stellen die verpilzten Algen sitzen. Durch die Vereinigung von Gängen und Höhlungen wird das Gestein tiefgreifend zernagt. Die Spannungen, die infolge von Temperaturschwankungen entstehen, führen zum Einsturz solcher fast mikroskopisch kleiner Gewölbe und Gesteinsbrücken. Ausweitungen durch Quellung der Pilz- und Algenzellen tragen das ihrige bei, und so schreitet der Zerfall des Gesteins vorwärts, sicherlich eine Folge der Zernagung durch verpilzte Algen.

Da derartigen Beobachtungen für die Beurteilung der Algen als gesteinsauflösenden Pflanzen entscheidende Bedeutung zukommt, prüften wir in den Friedhöfen von Schaffhausen die Grabsteine, die während

verschieden langer Zeit und bis zu hundert Jahren im Freien gestanden hatten, genau auf die eventuelle Besiedelung durch endolithische Algen. Dabei beobachteten wir, daß im Laufe von fünf bis zehn Jahrzehnten die ursprünglich glatt geschliffene Oberfläche des feinkörnigen weißen Marmors leicht aufgerauht worden war. Da in den meisten Fällen jede Vegetation darauf fehlte (den Flechten war offenbar die Oberfläche noch nicht rauh genug), so muß die Wirkung ganz den Atmosphärlinen, insbesondere der Kalklösung durch CO<sub>2</sub>-haltiges Regenwasser zugeschrieben werden. Auf manchen südexponierten Flächen der ältesten (80—100 Jahre alten) Grabmäler aus weißem Marmor waren aber mit starker Lupe auch bereits jene dicht gedrängten, kraterförmigen Vertiefungen (bis zu 1 Millimeter tief), wie wir sie im Kalzit beobachteten und beschrieben, sichtbar, und wiederum war ihr Grund mit den verpilzten Zellen der Alge *Gloeocapsa Kützingiana* und dann und wann auch grüner *Cystococcus*-Zellen bedeckt; pilzfreie Algen fanden wir in solchen Vertiefungen nicht. Der stark besonnte Standort, wie ihn die nach Süden exponierte Seite eines freistehenden Blocks weißen Marmors im Emmersberg-Friedhof zu Schaffhausen darstellt, ist ja ganz allgemein nicht der Wuchsraum freier Algen, sondern kann nur von Flechten besiedelt werden. So führten uns die diesbezüglichen Beobachtungen am weißen Marmor, gesamthaft betrachtet, zu der Auffassung, daß die Gesteinsalgen, von denen in der vorliegenden Arbeit die Rede ist, nicht imstande sind, das Gestein chemisch aufzulösen. Da sie aber im Verein mit Flechtenpilzen den Fels anzugreifen vermögen, so muß diese Wirkung auf den Pilzbefall zurückgeführt werden.

Daß Flechten an der Zerstörung der Oberfläche des Kalkgesteins regen Anteil haben, steht wohl außer jedem Zweifel. Wir kennen die hohlkugeligen Grübchen, die im Gestein entstehen, wenn zum Beispiel *Verrucaria*-Flechten zerfallen und die Fruchtkörper aus ihren Höhlungen herausfallen. Auch haben wir gesehen, daß die Gonidienschicht solcher Flechten ins Innere des Substrates verlegt wird. Sie ist es, die beim Aufschlag mit dem Hammer auf dem Gestein jenen lebhaft grünen Fleck hervorbringt, den Oettli beschrieb und der in der Literatur immer wieder zitiert wird. Noch tiefer im Substrat als die Gonidienschicht liegt die Rhizoidenzone, die aus Pilzhypfen besteht und die offenbar durch Auflösung des Kalks der Flechte den Weg ins Innere des Gesteins schafft.

Wir widmeten der Frage, ob auch freie *Gloeocapsa Kützingiana* diese Gesteinszerstörung herbeiführen könne, viel Aufmerksamkeit, und in einigen Fällen, insbesondere in den Materialien vom Creux-du-Van, von St-Cergue (La Dôle), von Beringen und von Felsberg (Kt. Graubünden), glaubten wir tatsächlich, in den beschriebenen kleinen Vertiefun-

gen im Kalk, insbesondere in reinen Kalzit-Bändern, pilzfreie Lager der *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoides*) gefunden zu haben. Damit ist freilich der Beweis, daß diese Alge für sich allein den Kalkstein zu korrodieren vermöge, noch nicht erbracht. Diese Beobachtung mag aber dazu anregen, dieser Frage vertiefte Aufmerksamkeit zu schenken.

### c) Im Gebiet des Molassesandsteins

An der Oberfläche des Molassesandsteins zeigen die Algen bald zerstörende, bald konservierende Wirkung. Die abbauende Tätigkeit läßt sich namentlich an Stellen nachweisen, wo der Stein mit schleimigen, an der Unterlage festgeklebten Lagern von fädigen Blaualgen (Nostocaceen, Scytonemataceen, Oscillariaceen usw.) bedeckt ist. Versiegt am Standort das Wasser, so vertrocknen die Algenlager, lösen sich an ihrem Rande von der Unterlage, rollen sich über ihrem mittleren Lagerteil zusammen und fallen schließlich ab. Da nun die Klebkraft der Einzelfäden untereinander und an der Gesteinoberfläche größer ist als die Kohäsion der verkitteten Sandpartikel im Gestein, so wird bei der Loslösung eines jeden Algenlagers auch gleichzeitig eine mehr oder weniger dicke Schicht des Sandsteins abgehoben. In der darauffolgenden Regenperiode bedeckt sich der Fels aufs neue mit Blaualgen, und so folgen sich Neubesiedelung und Ablösung in regelmäßiger Folge, und jedesmal, wenn die gebildete Algendecke abfällt, wird auch eine oberflächliche Schicht des Substrats mitgenommen.

Eine gegenteilige Wirkung zeigen namentlich die kalkspeichernden Rivulariaceen *Rivularia*, *Dichothrix* usw. Sie werden durch den zwischen ihren Fäden gefällten Kalk solid an die Unterlage festgekittet und können, wenn sie in dichtem Bestand eine Felsfläche bedecken, darauf eine geschlossene Kalkkruste ausbilden, die kompakter und härter ist als die Sandsteinunterlage. Diese kann dadurch der zerstörenden Einwirkung der Atmosphärilien entzogen, d. h. gegen den Zerfall geschützt sein. Das Bett des Schwarzwassers und der Sense im Gebiet von Schwarzenburg ist an manchen Stellen mit einem solchen, durch *Rivularia Biasolettiana* hervorgebrachten Kalkpanzer ausgekleidet, der so hart und mit der Unterlage so fest verbunden ist, daß man Mühe hat, ihn mit Hammer und Meißel vom Sandstein loszubekommen.

Auf besonders weichem Molassesandstein, wie er vielerorts, z. B. an den Ufern der Sense, des Schwarzwassers, der Limmat (Wettingen) und des Rheins (Buchhalde bei Flurlingen, Eglisau) ansteht, kann schon das Geflecht unverkalkter Fadenalgen (*Trentepohlia* und viele Blaualgen) der Gesteinoberfläche einen Schutz vor Absandung gewähren. Solche von Algen bewachsene Stellen können dann (z. B. auf einer

geneigten Wand) etwas erhöhte Inseln darstellen, an deren Rand ringsum der Stein fortwährend abblättert.

Daß Flechten auf den Sandstein zerstörend einwirken können, kann vielfach sowohl am natürlich anstehenden Fels wie auch an Kunstbauten, Grabmälern usw. mit aller Deutlichkeit festgestellt werden. Im Waldfriedhof Schaffhausen stehen Sandsteingrabmäler, auf deren Oberfläche sich im Laufe von 22 Jahren lepröse Lager endolithischer Flechten von einer Größe bis zu 6 cm im Durchmesser entwickelten. Während rings um sie herum der Stein hart und unverwittert erhalten ist, zeigt er sich unter dem Flechtenlager bis in eine Tiefe von 2—3 mm derart aufgeweicht, daß das lockere Material der Gesteinskörnchen, zwischen denen das Bindemittel aufgelöst ist, mit dem Fingernagel oder einem Pinsel abgelöst werden kann. An einem andern Grabstein auf dem Steig-Friedhof in Schaffhausen beobachteten wir ganze Höhlungen von einer Tiefe bis zu 8 mm, die von dem zentralen Teil des Flechtenlagers überwölbt waren. Am Grunde der Höhlung lag der Staub der aus dem Gesteinsverbande gelösten Sandkörnchen.

Wie weit in einem solchen Fall die Flechte durch die Ausscheidung von Säure das Bindemittel auflöste und wie weit dem in und unter dem Thallus zurückgehaltenen Wasser die Auflockerung des Gesteins zugeschrieben werden muß, ist schwer abzuschätzen. Jedenfalls reicht die auflösende Wirkung viel tiefer, als die Rhizoidenschicht der Flechte ins Gestein eindringt. Wir möchten darum in erster Linie die vermehrte Wasserspeicherung, d. h. die Verlangsamung bzw. Verhinderung der Austrocknung des Substrates für diese Wirkung verantwortlich machen. Daß der von der Flechte durchwucherte Standort tatsächlich feuchter ist als die flechtenfreie Gesteinoberfläche, kommt auch darin zum Ausdruck, daß die Flechte in ihrem zentralen Teile rascher wächst als im trockeneren Gebiete ihrer Ränder. Dies hat zur Folge, daß sich der Thallus in seiner Mitte staucht und hochwölbt, wie dies auf Tafel 19 b deutlich zu sehen ist.

Tatsächlich hat das CO<sub>2</sub>-reiche Wasser der Niederschläge, das an der Oberfläche des Sandsteins abfließt, für sich allein eine starke steinsauflösende Wirkung. Das zeigt sich wiederum sehr eindrucksvoll an Grabmälern im Waldfriedhof. Ist ihre Oberfläche dem reichlich abtropfenden Wasser der Baumtraufe ausgesetzt, so kann schon nach zwanzig Jahren die oberflächliche Schicht eines Steins bis in die Tiefe von mehreren Zentimetern aufgeweicht, abgeblättert und weggewaschen sein, ohne daß Algen, Flechten oder Moose sich darauf anzusiedeln Gelegenheit gehabt hätten. Aber eine derart rasche Verwitterung tritt auch zutage an Gedenksteinen, die nicht im Bereich der Baumtraufe, sondern frei stehen, deren Kopfstück aber durch spezielle Linienführung

und Verzierungen vom Künstler so geformt wurde, daß das Regenwasser sich an bestimmten Stellen ansammelt und abfließt. Solche Steine zeigen schon nach 10—15 Jahren deutliche Schadenwirkung, die ausschließlich dem abfließenden Wasser zuzuschreiben ist.

Auf die « Schalenbildung », eine häufige Erscheinung namentlich bei Molassegesteinen, in geringerem Maße aber auch bei Graniten und Gneisen, weist De Quervain (1938) hin. Unter einer völlig intakt bleibenden Außenschicht bilden sich parallel zur Außenfläche wenige millimeter- oder zentimetertiefe Zonen mit starker Auflockerung des Gesteins, die so weit gehen kann, daß die äußere Schale den Zusammenhang mit dem innern, intakt bleibenden Gestein verliert, so daß größere oder kleinere Flächen abgehoben werden können oder von selbst abfallen. Von außen sieht der Stein völlig intakt aus, bis sich dann plötzlich der im Innern weit fortgeschrittene Schaden zeigt. Solche Erscheinungen treten namentlich an Molassesandsteinen, vor allem an der granitischen Molasse des Alpenrandes auf. Nicht selten bilden sich dort mehrere Schalen, durch lockere Zwischenschichten getrennt, untereinander aus, so daß kurz nach dem Ausbrechen der ersten eine zweite oder gar dritte Abschalung eintritt. Nach De Quervain macht sich die Abschalung bei granitischen Sandsteinen nach 20—40 Jahren, manchmal schon früher, bemerkbar. Auslaugung des Kalkbindemittels und Salze, die aus Rauchgasen gebildet werden, wie Sulfate von Kalzium, Magnesium und Natrium mit Veränderung des Volumens bei wechselnder Feuchtigkeit sind an der Schalenbildung in erster Linie beteiligt. Frostwirkung soll dagegen nach De Quervain nur von untergeordneter Bedeutung sein. Wir haben die dunkeln Streifen, die an Felswänden herablaufen und durch den dichten Bestand von Blaualgen hervorgebracht werden, als Tintenstriche bezeichnet. Solche treten, wie wir weiter oben gesehen haben, auch an Grabsteinen, Denkmälern, Staumauern und Gebäulichkeiten auf.

Nun soll man sich aber hüten, alles, was an dunkeln Streifen auf dem Gestein sichtbar ist, als Tintenstriche zu deuten. Im Gebiete der Städte, in Industriezentren und in der Umgebung von Unternehmungen der chemischen Industrie können sich auf den Außenmauern von Kalk- und Kunststeinbauten dunkle, fast schwarze, scharf umgrenzte Bänder, Streifen und unregelmäßige Flächen innert weniger Jahre einstellen, ohne daß an ihrer Bildung irgendwelche Vegetation beteiligt wäre. Bei genauem Zusehen erkennen wir alsdann, daß es, wie im Gebirge, die Abflußbahnen des Rieselwassers sind, die die dunkle Färbung zeigen, während die dem Regen, namentlich dem Schlagregen ausgesetzten Flächen « sauber » bleiben und die natürliche, gelbgraue Farbe des

frischgebrochenen Kalks beibehalten. An den Rieselwasserbahnen setzt sich beim Verdunsten des Wassers ein Teil des gelösten Kalks nieder und bildet eine Kruste (Zäpfchensinter). Da an solchen Stellen vielfach Staub und Ruß angeweht werden, setzen solche Partikel sich auf der nassen Oberfläche fest, und diese nimmt ein rußiges, schmutziges Aussehen an. An den regengewaschenen Stellen solcher Mauern dagegen fehlt nicht nur die Krustenbildung, sondern durch den Gehalt an Kohlen- und schwefliger Säure (in Industriegebieten) wird die oberflächliche Schicht chemisch angegriffen und mit ihr der Flugstaub immer aufs neue abgewaschen. Solche Verhältnisse treten in auffallend deutlicher Ausbildung zutage, z. B. am Land- und Forstwirtschaftsgebäude der Eidgen. Technischen Hochschule in Zürich, in dessen Nähe das Fernheizwerk und das Chemiegebäude der ETH stehen.

Fassen wir der Übersicht halber die Erscheinungen zusammen, auf Grund derer wir den Einfluß von Algen und Flechten auf die Gesteinszerstörung zu beurteilen haben, so sehen wir :

a) Auf dem Silikatgestein :

1. Die Untersuchung der epilithischen Algen gab keinerlei Anhaltpunkte, die auf einen chemischen Angriff auf die Gesteinsunterlage schließen ließen.
2. Die Algen, die Feinspalten und Risse im Gestein in dünner Schicht ausfüllen, wirken nicht gesteinsauflösend, können aber dadurch, daß sie in und zwischen ihren Zellen Wasser mit starken Kräften zurückhalten, auf indirektem Wege (Quellung und Eisbildung) zu einer Erweiterung der bewohnten Feinspalten beitragen.
3. Flechten dringen in die feinsten Risse und Spaltfugen des Gesteins und in einzelne der dasselbe konstituierenden Kristalle ein und befördern durch das Heranwachsen ihres Lagers, ferner durch Quellung und eventuelle Eisbildung, also auf mechanischem Wege, in sehr wirksamer Weise die Zerstörung (Aufblätterung) der Unterlage.

b) Auf dem basischen Gestein :

4. Die glatte Oberfläche des Kalkgestein kann durch die ausschließliche Wirkung atmosphärischer Kräfte, insbesondere durch die Auflösung durch CO<sub>2</sub>-haltiges Wasser, durch Abschuppung und Abschalung infolge von Temperaturschwankungen und damit verbundener oberflächlicher Sprengung, sodann durch Winderosion usw. aufgerauht werden, d. h. zu einer in kleine und kleinste Erhebungen und Vertiefungen aufgelösten Fläche werden. Pflanzen sind dabei nicht wesentlich beteiligt. (Diese Oberflächenzerstörung geht im allgemeinen zu rasch vor sich, als daß

man eine Bakterientätigkeit dafür in wesentlichem Maße verantwortlich machen könnte.)

5. Den Algen, die in unserm Untersuchungsgebiet die epilithische Vegetation bestimmen, kann im allgemeinen keine gesteinsauflösende Wirkung nachgewiesen werden.
6. Auch die in Feinspalten und Haarrissen vegetierenden Algen sind nicht imstande, das Gestein aufzulösen.
7. Den endolithischen Flechten (z. B. *Verrucaria*-Arten usw.) kommt starke gesteinslösende Wirkung zu.
8. Flechten, die in Feinspalten und Gesteinslamellen des Kalksubstrats hineinwachsen, können wie diejenigen des Silikatgestein durch Wachstum, Quellung und eventuell Eisbildung die bewohnten Spalten ausweiten und dadurch zum Zerfall des Gesteins wesentlich beitragen.
9. Algen, die (besonders schön sichtbar auf dem weißen Kalzit) kraterförmige Vertiefungen in die Unterlage hineingefressen haben, erwiesen sich in den meisten beobachteten Fällen als verpilzt. Obschon also die morphologische Konstituierung des Algen-Pilz-Konsortiums noch nicht vollzogen war (eine Rhizoidenschicht war noch nicht ausgebildet), so müssen solche Stadien doch zu den Flechtengebilden gerechnet werden, und die kalklösende Wirkung ist darum nicht den Algen, sondern dem Konsortium und in diesem in erster Linie dem Pilz zuzuschreiben.

Betrachten wir nun im Anschluß an diese eigenen Beobachtungen die Ergebnisse, zu denen andere Autoren in neueren Untersuchungen gelangten. Die erste grundlegende Arbeit, die sich mit der Vegetation des nackten Gesteins befaßt, ist diejenige von Diels (1914) über die Algenvegetation der Südtiroler Dolomitriffe. Sie behandelt hauptsächlich eine nach SSE exponierte kahle Felswand im Dolomit an der Westseite des Weißlahntales am Südfuß des Schlern auf einer Höhe von 1280 m ü. M. Über die Felsvegetation schreibt Diels (l. c., S. 507) : « Der Fels stellt sich dar als der Schauplatz eines reichen organischen Lebens und einer gesetzmäßig gegliederten Vegetation. Weitaus die Hauptmasse dieser Vegetation ist gebildet von echten „Lithophyten“ im Sinne von Oettli, von Pflanzen also, die den völlig nackten Fels zu besiedeln vermögen. Solche Lithophyten sind bei uns nur Kryptogamen. Ökologisch zerfallen sie im Gebiete — und wahrscheinlich auf der ganzen Erde — in zwei ganz verschiedene Gruppen. Die einen sind Epilithen : sie leben an der Oberfläche des Felsens und sind Luft und Licht voll ausgesetzt. Die andern sind Endolithen; sie wachsen unter der Ober-

fläche im Gesteine selbst und empfangen Luft und Licht nur in geringfügigen Quantitäten. Diese Unterschiede bedingen pflanzengeographisch die primäre Scheidung der Lithophyten in eine Formation der exolithen und eine der endolithen.»

Über diese «Formation der Endolithophyten» führt Diels alsdann weiter aus: «Man gewahrt an den senkrechten Dolomitwänden meist nur verhältnismäßig wenige breitere Spalten im Fels. Größer ist die Zahl der feinen Sprünge, die man mit der Lupe erkennt. Aber weit-aus die meisten Sprünge sind direkt überhaupt nicht zu sehen; sie werden erst wahrnehmbar, wenn man das Gestein mit kräftigem Hammer bearbeitet. Dann zeigen sich mancherlei feine und feinste Spältchen. Sie zerklüften den Fels nach allen Richtungen und kommunizieren schließlich mit den natürlichen Poren des Gesteins, das ein Aggregat von unzähligen kleinen Rhomboedern bildet, die sich nur an einzelnen Stellen berühren.

Sehr viele dieser feinsten Spalten sind in ihren unweit der Gesteins-aussenfläche gelegenen Partien bewohnt von Algen, welche eine als endolithisch zu bezeichnende Formation bilden. Der Endolithismus dieser Algen deckt sich nicht genau mit dem der endolithischen Flechten oder dem der Bohralgen, denn er ist entwicklungsgeschichtlich verschieden. Er geht nicht direkt von der Oberfläche des Gesteins aus, bleibt auch nicht damit in Verbindung wie bei jenen Flechten zur Zeit der Apothecien-Reife. Seine Emanzipation von der Oberfläche ist viel gründlicher. Ein Irrtum, wie der von Zukal, die Organismen seien das Primäre, die Kalkrinde darüber entstände als ihr Ausscheidungsprodukt, könnte hier gar nicht aufkommen. Es ist also kaum möglich, für diese Pflanzen eine andere Bezeichnung zu wählen wie eben „Endolithen“.

Die Erscheinung, die Diels in diesen Zeilen beschreibt, ist also sehr weitgehend dieselbe, die auch wir vielfach beobachteten, und auch die Erklärung ihres Entstehens stimmt mit der von uns gegebenen völlig überein. Wichtig ist dabei die Tatsache, daß es sich um eine Vegetation handelt, die sich den Weg in die Tiefe des Gesteins nicht selbst gebohrt hat, sondern die, einem feinen Wasserfilm folgend, durch bereits vorgebildete Risse und Ritzen nach der Tiefe vordrang. Wir möchten, im Gegensatz zu Diels, die Vegetation solcher Feinspalten und Haarrisse lieber abgetrennt wissen von der Vegetation der eigentlichen Endolithen, die sich die Höhlungen, in denen sie leben, selbst schufen. Vielleicht entspricht ihrer biologischen Eigenart die Bezeichnung «Mikrochasmophyten» am ehesten. Wir schließen uns damit Bachmann an, der Diels' «endolithische Formation» ebenfalls als Spaltenbewohner bezeichnet.

In dieser Vegetation feinster Spalten und Risse findet D i e l s als dominierendes Element eine kleinzellige *Gloeocapsa*, die er als dem Kreise der *Gloeocapsa punctata* angehörend betrachtet, sodann *Aphanothece*, *Trentepohlia aurea*, *Lyngbya cf. foveolarum* und *Nostoc* sp. In vielen von uns untersuchten Feinspalten lag eine ähnliche Artenzusammensetzung vor. In den meisten Fällen aber dominierte *Gloeocapsa sanguinea*. In geringer Tiefe unter der Gesteinoberfläche sind ihre Hülle noch verhältnismäßig intensiv rot bzw. violett gefärbt, je nach dem Substrat, in größerer Tiefe dagegen sind sie völlig farblos, vielfach auch kleinzelig, d. h. in einem nannozytösen Zustande, in dem sich die Alge von *Gloeocapsa punctata* kaum unterscheidet.

Schon D i e l s (l. c., S. 517) fiel es auf, daß diese dünne Schicht der Feinspaltenalgen nach innen zu scharf begrenzt ist und daß sie im allgemeinen 6—8 mm unter der Oberfläche ihr Ende findet. Er deutet diese Tatsache durch die Begrenzung, welche durch die rasche Abnahme der Lichtstärke ausgeübt wird. Diese Überlegung ist gewiß richtig; doch scheint uns, daß die Reserve des in den Feinspalten zurückgehaltenen Wassers dabei wohl ebenso entscheidend ins Gewicht fällt. Auf Kalk, Dolomit und Silikatgestein beobachteten wir nicht selten Feinspalten, die bis in die Tiefe von mehreren Zentimetern von Blaualgen ausgekleidet waren. Wir erklären uns diese Tatsache durch das tiefere Eindringen des Wassers. Die außerordentliche Genügsamkeit, die diese Algen gegenüber dem Lichtklima ihres Standortes verraten, kommt dabei noch verstärkt zum Ausdruck, und dies ist um so erstaunlicher, als dieselben Arten, namentlich *Gloeocapsa sanguinea*, das ungeschwächte, direkte Sonnenlicht, das im Gebirge auf die Gesteinoberfläche fällt, ohne Schaden ertragen.

Hinsichtlich der Entstehungsgeschichte der « endolithischen Formation » (D i e l s), in unserer Sprache ausgedrückt, der Algenvegetation der Feinspalten, macht D i e l s (l. c., S. 520) folgende Überlegungen :

« Die Hauptfrage dabei betrifft die Rolle der Algen bei Bildung ihrer Wohnräume. Nach meinen Beobachtungen möchte ich annehmen, daß die Besiedelung ausgeht von den durch andere Kräfte, wie thermische Schwankungen, Frost usw., gebildeten feinen Spalten, daß dann aber die Algen selbständig diese Spalten sowohl in Länge und Breite ausdehnen wie auch mit seitlichen Verzweigungen versehen.

Ein Hineinfressen in die Kristalle jedoch, wie es B a c h m a n n von den Kalkflechten beschreibt und abbildet, habe ich bei diesen Algen nicht wahrgenommen. Die Algen entziehen durch ihre Gallerthülle hindurch der Bikarbonatlösung einen Teil der Kohlensäure, der einfach-kohlensaure Kalk fällt aus und häuft sich an. Ob auch Ausscheidungen

der Algen beteiligt sind, wie bei den perforierenden Arten, bedarf weiterer Untersuchung. Ich habe dafür keine Anzeichen. N a d s o n gibt an, bei *Gomontia*, *Ostreobium* und *Mastigocoleus* werde Oxalsäure ausgeschieden, die den kohlensauren Kalk des Substrates auflöse und einen Niederschlag des oxalsauren Kalksalzes liefere. Es wäre möglich, daß auch die Dolomit-Endolithen solche chemischen Umsetzungen zustande brächten.

Ob sie nun aber hauptsächlich physikalisch oder daneben auch chemisch ihre Wirkungen ausüben, jedenfalls greifen diese endolithen Algen wesentlich ein bei der allmählichen Zerstörung des Felsens. In dieser Hinsicht gilt auch von ihnen, was N a d s o n (l. c.) von den kalkbohrenden Algen sagt: „Ihre Rolle, obwohl auf den ersten Blick nicht sehr bemerkbar, ist doch in Wirklichkeit eine grandiose.“ Auch sie lockern langsam aber hartnäckig das Gefüge des Felsens und erleichtern so den atmosphärischen Kräften ihre zerstörende Arbeit, wobei sie zugleich das Calcium von neuem in seinen großen Kreislauf hineinziehen.»

Wie wir bereits weiter oben erwähnten, hangen solche Überlegungen ohne einwandfreie experimentelle Bestätigung in der Luft. Da wir Experimentalversuche dieser Art nicht durchführen konnten, so geben wir die Auffassung D i e l s, die wohl derjenigen der meisten Biologen entspricht, der Vollständigkeit halber, aber ohne weiteren Kommentar, wieder.

Auffallend ist, daß D i e l s nichts von einer Kalkinkrustation seiner epilithischen Algen erwähnt. Offenbar spielt sie auf dem Dolomitgestein seines Untersuchungsgebietes eine weit geringere Rolle als in den schweizerischen Kalkalpen, im Jura und auch im Mittelland. In unserm Gebiet (Arosa, Davos usw.) sind die « Graubänder » auch auf dem Dolomit der Ort starker Kalkfällung, verursacht namentlich durch *Gloeocapsa Küttzingiana* (st. *pleurocapsoides*). Diese Alge bringt, wie wir verschiedentlich zu erwähnen Gelegenheit hatten, algendurchsetzte Krusten von einer Mächtigkeit bis zu mehreren Zentimetern zur Ausscheidung.

Eine ganz ähnliche Vegetation, wie sie D i e l s und uns vorlag, beschreibt B a c h m a n n (1915) auf das genaueste. Er kommt aber im Gegensatz zu uns zu dem Schluß, daß die von ihm untersuchten Algen eine « ungemein lebhafte Bohrwirkung » auf das Kalkgestein ausübten. Da es sich, wie wir sehen werden, in B a c h m a n n s Untersuchungen um dieselben Algen handelt, die auch uns in der vorangehenden Beschreibung vorlagen, und da überdies seine Gesteinsproben z. T. in den gleichen Gebieten gesammelt wurden wie die unsrigen, so erscheint uns ein Eintreten auf die grundlegende Arbeit B a c h m a n n s notwendig.

Die Materialien, die B a c h m a n n untersuchte, stammten aus den oberdevonischen Kalken von Plauen, aus den Kalken der Aareschlucht

bei Meiringen und der Tobelschlucht unterhalb des Dorfes Amden am Nordrande des Walensees, schließlich aus Oesterreichisch-Kroatien. Bachmann schreibt dazu (l. c., S. 46) : « Die devonischen Kalkklippen bei Reusa und der als „Weißen Stein“ bezeichnete Kalkfels am linken Elsterufer bei Plauen sind meist mit epi- und endolithischen Kalkflechten bewachsen. Aber manche bis quadratmetergroße Flächen erscheinen dem unbewaffneten Auge völlig nackt und erst bei Lupenbetrachtung stellenweise wie mit kleinen, schwarzen Pünktchen überstreut. Weil ich diese für Flechtenanfänge hielt, stellte ich Dünnschliffe her und untersuchte die Pünktchen nach Auflösung des Kalkes in Salzsäure mikroskopisch. Dabei zeigte sich die auffallende Tatsache, daß die mächtigste Zone aller Kalkflechten, die sog. Rhizoidenzone, völlig fehlte, daß die schwarzen Körperchen dem Kalk nur anklebten, nicht aber durch Hyphen in ihm tief verankert waren. Wie winzig sie sind, geht aus der Tatsache hervor, daß auf einem Flächenschliff von  $3 \text{ mm}^2$  Flächeninhalt 12 derselben mit einem ungefähren Durchmesser von  $40 \mu$ , höchsten  $40 : 80 \mu$  und außerdem noch zahlreiche kleine schwarze Pünktchen von  $6—12 \mu$  Durchmesser gleichmäßig verteilt waren. Die kleinsten sind einfache Kugeln, dann folgen Vierer- und Achterpakete von würfelförmiger Gestalt: die meisten sind vielzellige, kegel-, schalen- oder walzenförmige Körper von gelbbrauner Färbung und so dunklem Ton, daß die einzelnen Zellen nur bei weitgeöffneter Blende einigermaßen, ganz deutlich erst nach Behandlung mit Chlorkalklösung und Salzsäure erkennbar sind. In stark alkalischem Kaliumhypochlorit erfolgt ebenfalls Aufhellung, außerdem aber auch Quellung der Zellwände, die dann, wenn auch nicht an allen Stellen, Schichtung erkennen lassen. Die knorpelartig harten Zellkomplexe, wohl zur Sektion *Xanthocapsa* Nägeli der Gattung *Gloeocapsa* Kützing gehörig, bilden in Feuchtigkeitsperioden Auswüchse mit fast farblosen Wänden, gelblichem Inhalt und deutlich erkennbarem Zellaufbau.»

Aus dieser Beschreibung Bachmanns und den dazugehörigen Abbildungen geht eindeutig hervor, daß es sich dabei um *Gloeocapsa Kützingiana* im st. *pleurocapsoides* und in wenigzelligen vegetativen Zuständen handelt, also um dieselbe Alge, die uns in so vielen Proben vorlag und auch von uns (freilich hauptsächlich in verpilztem Zustande) als kalkbohrend erkannt wurde.

In einem weiteren Material, das aus dem Kalk der Aareschlucht stammte, lagen andere Algen vor, nämlich (l. c., S. 50) « eine *Gloeocapsa*, deren farblose Gallerthüllen durch Salzsäure rot gefärbt werden. Sie ähnelt der *Gl. atrata* (Turp.) Kütz., durch die rote Färbung ihrer Gallert-hüllen aber auch *Gl. sanguinea* (Ag.) Kütz., die freilich von Natur rot

aussieht. Außerdem konnte Prof. Schorler, der die Algen bestimmte, Fadenstücke von *Scytonema*, wahrscheinlich *myochrous* (Dillw.) Ag. und von *Petalonema crustaceum* (Ag.) Kirchn. auf der dunkelgrauen Oberfläche des Kalkes nachweisen — und in der eingesandten Auflösung einer Kalkprobe ganz vereinzelt zwei weitere interessante Vertreter der Kalkalgen, nämlich einen Faden von *Foreliella perforans* Chodat und von *Gongrosira codiolifera* Chod. ».

In der der *Gloeocapsa atrata* ähnlichen Alge liegt zweifellos eine *Gloeocapsa sanguinea* vor, deren Hülle infolge geringer Belichtung nur sehr schwach gefärbt waren, immerhin so stark, daß sich bei Behandlung mit Salzsäure der Umschlag nach Rot deutlich einstellte. Die genannten Algen sind dieselben, die wir an ökologisch ähnlichen Stellen immer wieder beobachteten — ausgenommen die beiden Grünalgen *Foreliella perforans* und *Gongrosira codiolifera*, die in Bachmanns Material in je einem Faden vorlagen. (Die Verantwortung für die Richtigkeit der Bestimmung so hochkritischer Arten, auf Grund eines einzigen, durch Auflösung des Kalks gewonnenen Zellfadens, überlassen wir gerne dem Autor!) Auch in den bei Amden gesammelten Materialien sollen nach Bachmann dieselben Arten vorgelegen haben. Sie stammen zum Teil von denselben Stellen, an denen auch wir unsere im Kapitel « Churfürsten » beschriebenen Proben gewonnen hatten, nämlich aus der Gegend von Betlis und des Beerenbaches (Serenbachfall). Wir gelangten aber zu Untersuchungsergebnissen, die zu denjenigen Bachmanns in scharfem Gegensatz stehen.

Bachmann (l. c., S. 51) schreibt: « Die Oberfläche des Kalks wird bis in eine Tiefe von 1,5 mm kreideweiß, porös und so weich, daß es nicht schwer fällt, kleine Stückchen mit der Spitze des Skalpells abzubrechen. Zweitens nimmt die Oberfläche zahlreiche kleine und große Rauhigkeiten an, so daß sie eine gewisse Ähnlichkeit mit der Diels-schen Abbildung Nr. 5 hat. Durch Klüfte, die bis auf den rauhen Kalk hinabreichen, wird die weiße Schicht in Wülste und blumenkohlartige Gebilde zerlegt, die aber doch so eng aneinanderhängen, daß sie eine einzige Platte bilden. An manchen quadratzentimetergroßen Stellen ist diese jedoch bis auf einzelne stehengebliebene Pfeiler oder Säulchen abgetragen, offenbar durch die Tätigkeit des Wassers. Bewohnt wird diese poröse Kalkschicht vorherrschend von einzeln liegenden oder zu zweit oder dritt verwachsenen *Chroococcus*-Zellen. Sie sind olivenbraun gefärbt, kugelrund und haben einen Durchmesser von ungefähr 8—10  $\mu$ . Wohl ebenso häufig kommt eine *Gloeocapsa*-Art vor, deren Gallertwände von Salzsäure rot gefärbt werden. Viel seltener ist eine *Aphanothece*, daran kenntlich, daß ihre kleinen, länglichen Zellen in eine strukturierte

Gallerte eingebettet sind. Der Zellgröße nach steht sie der *A. caldarium*-nahe. Von Fadenalgen habe ich nur dieselbe *Scytonema*- und *Petalonema*-Art wie im Kalk der Aareklamm und außerdem eine *Trentepohlia* beobachtet, diese aber nicht für sich allein, sondern immer in Gesellschaft von Hyphen. Hier handelt es sich demnach um einen Flechtenanfang, nicht um reine Algenbesiedelung. Wie diese Algen auf den Kalk einwirken, zeigen Dünnschliffe senkrecht zur Oberfläche des Kalkes am deutlichsten. »

Bachmann beschreibt dann die Höhlungen, Klüfte und Krater in der oberflächlichen, porösen, weißen, von Algen durchsetzten Kruste, und diese Beschreibung stimmt in allen wesentlichen Punkten überein mit derjenigen, die wir von unserm eigenen Material aus dem Gebiete der Churfürsten gaben. Nur die Deutung ist eine andere.

Bachmann nimmt ohne weiteres an, daß die genannten Algen, die er im Innern des porösen Mantels der Gesteinoberfläche beobachtete, die Höhlungen selbst geschaffen, das Gestein also aufgelöst hätten. In unserm Material dagegen ließ sich nachweisen, daß der poröse Kalkmantel nicht eine von den endolithischen Algen ausgehöhlte Kruste darstelle, sondern daß umgekehrt solche Höhlen entstehen, wenn die durch Kalkfällung entstandenen Pusteln der Algenlager im Laufe ihres Wachstums zusammenfließen. Die Kruste gleicht derjenigen eines hart gewordenen, porösen Mörtels. Die Sandkörner in ihm würden den verkalkten Algenlagern der biogen gefällten Kruste entsprechen. Daß sich in diesen Höhlungen sekundär wiederum Algen ansiedeln und sie mehr oder weniger vollständig auskleiden, ist durchaus natürlich; denn dort wird ja Wasser während einer längeren Zeit kapillar festgehalten als an der stark besonnten Gesteinoberfläche.

Wir dürfen eine oberflächliche Verwitterungsschicht, in der Algen vegetieren, nicht ohne weiteres auf die Tätigkeit dieser letzteren zurückführen; denn meist finden wir unweit neben solchen Stellen auch Verwitterungsschichten, die gleich aussehen, nur mit dem Unterschied, daß Algen und jede andere, von bloßem Auge sichtbare Vegetation darauf vollständig fehlen. Dies ist der Fall sowohl im Gebiet der Churfürsten als auch in vielen anderen Untersuchungsgebieten. Eine solche Verwitterungsschicht ist auf die rein physikalisch-chemische Einwirkung der atmosphärischen Kräfte zurückzuführen.

Bachmanns Ausführungen treffen sich indes mit den unsrigen in einem wichtigen Punkte. Wir zeigten am Beispiel einer Vegetation endolithischer Algen in Kalzitadern, daß verpilzte Zellen von *Gloeocapsa Kützingiana* (st. *pleurocapsoidea*) tatsächlich kalkbohrende Fähigkeit zukommt. Sie kommt höchstwahrscheinlich vielen anderen verpilzten

Algen, z. B. *Gloeocapsa sanguinea* u. a. ebenfalls zu. Nun ist in Bachmanns Beschreibung auch die Rede von solchen Lichenisierungen. Der Autor schreibt (l. c., S. 56): « Ein kleiner Teil der Amdener Kalkalgen (etwa ein Drittel der Oberfläche) ist bereits verpilzt, d. h. von einem kurzgliedrigen, dünnwandigen Hyphengeflecht befallen, mit dem zusammen es Flechtenanfänge darstellt. In viel höherem Grade habe ich dies an den kalklösenden Algen meines dritten Fundortes, des Karsts in Österreichisch-Kroatien, gefunden ».

Solche Flechtenanfänge können tatsächlich für die Bohrung von Kratern und Höhlen verantwortlich gemacht werden. Wesentlich ist aber dabei nach unsren Erfahrungen, daß es sich eben um Flechten und nicht um freie Algen handelt, wenn auch in diesem frühen Stadium die Morphologie der fertigen Flechte noch nicht in Erscheinung tritt und eine Rhizoidenschicht noch fehlt.

Es ist überraschend, daß in Bachmanns Artenliste des Amdener Kalks gerade die für den beschriebenen Standort am meisten charakteristische Alge *Gloeocapsa Kützingiana* st. *pleurocapsoides* fehlt. Dagegen will der erwähnte *Chroococcus* nicht recht in die Liste passen; denn keine Art dieser Gattung gehört auf ein Gestein, das « nie von fließendem Wasser benetzt » wird. Das ganze Bild klärt sich aber sowohl hinsichtlich der Assoziation als auch der kalkbohrenden Wirkung auf, sobald wir die Bezeichnung *Chroococcus* durch *Gloeocapsa Kützingiana* st. *pleurocapsoides* ersetzen. Wir sind dazu gewiß berechtigt, denn diese Alge hat im Zustande der Dauerzellen tatsächlich ein Aussehen, das mit den Gattungsmerkmalen von *Chroococcus* weitgehend übereinstimmt. Die Durchsicht mehrerer Herbarien lehrte uns, daß Dauerzellen verschiedener *Gloeocapsa*-Arten vielfach mit *Chroococcus*-Arten irrtümlich identifiziert wurden. Die in Frage stehende Alge fehlt überdies allen von uns durchgesehenen Herbarien, und erst Nováček hat auf sie aufmerksam gemacht. Während dieser Forscher in ihr aber eine distinkte Art sah, sahen wir, wie bereits oben erwähnt wurde, uns genötigt, sie als die Standortsform extrem trockener und stark besonnter Stellen der Art *Gloeocapsa Kützingiana* zuzuordnen.

Auf eine bedeutsame Vegetation endolithischer Algen macht Eregević (1932) in seiner Beschreibung der Algenvegetation der dalmatinischen Meeresküsten aufmerksam. Nach diesem Autor bergen die Kalkfelsen des adriatischen Küstengebietes eine reiche Algenvegetation. In ihr lassen sich drei Gürtel unterscheiden, eine zutiefst gelegene, der stärksten Brandung ausgesetzte Zone von Endolithen, darüber eine zweite, in der die hemiendolithischen Formen vorherrschen und schließlich auf den mehr landeinwärts gelegenen Felsen eine Algenvegetation, in der die Epilithen weit vorherrschen.

In der in unserm Zusammenhang interessantesten erstgenannten Zone der endolithischen Algen liegen ganz andere Formen vor als in unserm eigenen Untersuchungsgebiet, auch sind die ökologischen Verhältnisse ganz andere. Ein Vergleich der Untersuchungsergebnisse Ercégovics mit den unsrigen erübrigts sich daher. Doch werden wir auf die interessanten Beobachtungen dieses Autors an anderer Stelle mehrfach zurückzukommen Gelegenheit haben.

#### 10. Kapitel

### Was sind Lithophyten?

Max Oettli (1905) der u. W. als einer der ersten Botaniker die Felsvegetation einer grundlegenden Betrachtung unterzog, bezeichnet als «Felspflanzen» oder «Petrophyten»: «alle diejenigen auf Felswänden oder Blöcken wachsenden Pflanzen, welche imstande sind, als erste unter ihresgleichen den Fels dauernd zu besiedeln und in Verbreitung oder Bau eine mehr oder weniger ausgeprägte Abhängigkeit von dem Fels als Unterlage erkennen lassen». Sie lassen sich gliedern in «Lithophyten» und «Chomophyten». Die erstenen leben auf dem nackten Fels und rekrutieren sich ausschließlich aus dem Reiche der Kryptogamen, die letzteren, die Chomophyten, bedürfen eines Felsstandortes, auf dem sich anorganischer oder organischer Detritus angesammelt hat. Solches Feinmaterial kann auf dem Fels liegen, und die darauf hochkommenden Pflanzen sind dann «Exochomophyten», oder es kann Vertiefungen, Risse und Spalten erfüllen, und die dort wachsenden Pflanzen werden dann «Chasmophyten» genannt. Unter den Exochomophyten und den Chasmophyten sind neben Kryptogamen viele Phanerogamen vertreten.

Mit Recht schließt Oettli (l. c., S. 19) ausdrücklich vom Begriff «Felspflanzen» aus: «alle Arten, die wohl auf der Felswand vorkommen, aber nicht unter den oben umschriebenen Begriff fallen. *Parnassia palustris* z. B., die sich hie und da vereinzelt in Spalten findet, wird wohl niemand zu den Felsenpflanzen zählen wollen; denn ihr eigentlicher Standort ist der geschlossene Raum feuchter, sumpfiger Wiesen.»

Oettli schloß nur die Chomophyten und Chasmophyten und unter ihnen wiederum nur die Blütenpflanzen in seine Untersuchungen ein. Die von uns durchgeführten Erhebungen über die Algen, also einen wesentlichen Teil der Lithophytenvegetation, sind darum geeignet, Oettlis Studie zu ergänzen, und dies ist von besonderem Interesse, weil die