

**Zeitschrift:** Mycologia Helvetica  
**Herausgeber:** Swiss Mycological Society  
**Band:** 8 (1996)  
**Heft:** 2

**Artikel:** Intraspezifische Variabilität : ein Thema in der Systematik der Süsswasser-Verrucarien (Verrucariales, Ascomycotina)  
**Autor:** Keller, Christine  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1036433>

### **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:** 18.02.2026

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

# Infraspezifische Variabilität – ein Thema in der Systematik der Süßwasser-Verrucarien (*Verrucariales, Ascomycotina*)

Christine Keller

Geobotanisches Institut der Universität Bern, Altenbergrain 21, 3013 Bern

**Zusammenfassung** – Die systematischen Untersuchungen von *Verrucaria*-Arten des Süßwassers haben eine hohe infraspezifische Variabilität der einzelnen Arten ergeben. Bis anhin war die Systematik dieser Flechtengruppe durch ein enges Artkonzept geprägt. Die ausgewählten Merkmale, Grundschicht, Involucrellum und halonate Sporen, dienen als Grundlage für die Diskussion infraspezifischer Variabilität und ihrer möglichen Ursachen.

**Summary** – Great infraspecific variability of morphological and anatomical characters of freshwater-species of *Verrucaria* was found during the investigations of this group of lichens. Up to now the taxonomy of these lichens was based on an narrow species concept. The selected characters basal layer, involucrellum and halonated spores, serve as the basis for the discussion of infraspecific variability and its possible causes.

## Einleitung

Flechten, insbesondere Krustenflechten, sind kaum unter dem Aspekt morphologischer und anatomischer Variabilität betrachtet worden (Weber 1962). Aufgrund kleinster Abweichungen in einem oder wenigen Merkmalen sind oft neue Taxa (meist neue Arten) beschrieben worden. Andererseits sind Taxa gerne in ihrer optimalen Ausprägung beschrieben worden, obwohl dieser Phänotyp (fast) nie gefunden wird und eigentlich nur der Zusammensetzung optimal ausgebildeter Merkmale entspricht (Poelt mündlich).

Die süßwasserbewohnenden *Verrucaria*-Arten – im folgenden Hydro-Verrucarien genannt – sind eine Gruppe von Flechten, die wegen ihrer ökologischen Ansprüche zusammengefasst werden. Ihre Systematik ist durch ein sehr enges Artkonzept geprägt. Die beiden Monographien über die Familie *Verrucariaceae* (Zschacke 1934 und Servit 1954) haben für die Hydro-Verrucarien, genauso wie für die übrigen Teile der Familie, zu einer starken Zunahme an Arten, nicht aber zu einer klareren Systematik geführt. Viele Arten sind auf-

grund minimier Abweichungen in systematisch oft unbedeutenden Merkmalen beschrieben worden. So gesehen erstaunt es nicht, dass viele Arten nur von einer Lokalität angegeben werden. Dass mehr Klarheit in der Systematik der Hydro-Verrucarien nur unter Berücksichtigung infraspezifischer Variabilität erreicht werden kann, haben bereits verschiedene Lichenologen erwähnt (Santesson 1939 p. 5, Swinscow 1968 p. 34 / 35 Wirth 1980 p. 509).

Am Beispiel ausgewählter Merkmale soll die Problematik von Variabilität, ihren Ursachen und ihrer Bedeutung für die Systematik der Hydro-Verrucarien diskutiert werden.

## Material und Methoden

Für die anatomischen und morphologischen Untersuchungen standen eine Stereolupe Wild M 5 und ein Mikroskop Leitz Dialux 20 mit Zeichentubus zur Verfügung. Für die Mikrophotographie konnte ein Mikroskop Leitz Orthoplan mit einer Leitz-Systemkamera Combiphot-Automatic gebraucht werden. Die mikroskopischen Untersuchungen wurden an Hand- und an Kryotomschnitten durchgeführt. Die Mikrotomschnitte wurden an einem Leitz-Gefriermikrotom Typ 1310 mit Kryomat gefertigt, Schnittdicke war 10 µm. Mikroskopische Merkmale wurden in Wasser gemessen. Für die Untersuchung des Perisporis wurde zusätzlich Lugol (Jod-Jodkali-Lösung) verwendet.

Neben eigenen Flechtenproben stand für die vorliegenden Untersuchungen Material aus folgenden Herbarien zur Verfügung (Abkürzungen nach Holmgren et al. 1990): B, BERN, BM, G, H, L, M, NMW, PAV, PRM, TUR-V. Zusätzlich standen Flechten aus den Privatherbarien von Oliver Gilbert (Sheffield), Thorsten Lumbsch (Marburg), Christoph Scheidegger (Rifferswil), Hans Ullrich (Goslar), Volkmar Wirth (Stuttgart) und Klaus Zimmermann (Schwarzenburg) zur Verfügung. Den Kuratoren und Leitern der genannten Herbarien und den erwähnten Besitzern der privaten Sammlungen sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

## Die Merkmale und ihre Variabilität

### Grundsicht

Von einer schwarzen oder verkohlten Grundsicht wird gesprochen, wenn die Zellwände der untersten Zellreihen des Lagers schwarzbraun («verkohlt») sind. Meist waren die Zellen der obersten gefärbten Zellreihen völlig dunkel.

Keine der untersuchten Arten hatte eine durchgehende schwarze Grundschicht. Thalli mit einer stellenweise entwickelten schwarzen Grundschicht wurden vor allem bei Arten mit dimidiat-abstehendem Involucrellum (vgl. unten) gefunden, so zum Beispiel bei der Artengruppe um *Verrucaria elaeomelaeana* und *Verrucaria praetermissa* (Trevisan) Anzi. Über grosse Teile ihres Lagers stehen die Perithechien so dicht, dass die abstehenden Involucrella zusammenstossen und dadurch das Bild einer schwarzen Grundschicht ergeben. Bei solchen Belegen waren immer Stellen des Lagers zu finden, wo die schwarze Grundschicht nicht ausgebildet war – und dies nicht nur an den (wachsenden) Thallusrändern. Nicht bei allen Arten mit dimidiat-abstehendem Involucrellum findet sich, zumindest stellenweise, eine schwarze Grundschicht. Bei der dünnlagerigen *Verrucaria margacea* (Wahlenb. in Ach.) Wahlenb. mit ihren locker stehenden Perithechien, zum Beispiel, reichte die Algenschicht immer bis zum Substrat.

*Verrucaria latebrosa* Körber ist ein Beispiel für eine Art, die unter der Algenschicht eine algenfreie Schicht ausbildet, deren Zellen aber helle Wände haben. In diesem Fall wird von einer farblosen Grundschicht gesprochen.

Manchmal wurde eine mehrschichtige schwarze Grundschicht beobachtet, das heisst, es folgten sich übereinander mehrere Einheiten aus dunklen, deutlich zelligen Bereichen mit einer völlig dunklen obersten Zellreihe. Dabei handelt es sich um übereinander wachsende Grundschichten (rsp. Involucrella), eine Folge wiederholter Regeneration einer mehrfach beschädigten Lagerstelle.

Bereits Poulton (1914) beschreibt das Entstehen einer unterbrochenen dunklen Grundschicht durch Zusammenstossen der Involucrella (dunkle Gewebe der Fruchtkörper) nahestehender Perithechien. Trotzdem tritt die schwarze Grundschicht in den Schlüsseln rsp. beschreibenden Arbeiten als  $\pm$  wichtiges Merkmal auf, wobei sie vor allem als Merkmal von Arten mit dimidiat-abstehendem Involucrellum dient. Im Gegensatz zu Servit (1954) verwendet Zschacke (1934) die schwarze Grundschicht im Schlüssel nie als allein trennendes Merkmal, gewichtet es aber in den Beschreibungen der Arten stark.

Swinscow (1968, p. 37) weist auf die Inkonstanz der schwarzen Grundschicht hin. Nach ihm kann sie bei allen in seiner Arbeit behandelten Arten ausgebildet sein oder fehlen. Nach meinen Erfahrungen sehe ich die Situation etwas anders: Auf der einen Seite bildet *Verrucaria latebrosa* Körber, wenn einigermaßen gut entwickelt, nie eine dunkle Grundschicht aus, für diese Art ist eine farblose Grundschicht typisch. Andererseits war bei *Verrucaria margacea* (Wahlenb. in Ach.) Wahlenb. einer Art mit dimidiatem, abstehendem Involucrellum und zerstreut stehenden Perithechien, nie eine schwarze Grundschicht durch zusammenstossende Involucrella vorgetäuscht. Umgekehrt stimme ich

Swinscow zu, wenn er festhält, dass keine der Süßwasser-Verrucarien immer eine durchgehende schwarze Grundschrift ausbildet.

### Involucrellum<sup>1</sup>

Die Form des Involucrellums erwies sich als gutes Merkmal, um Arten zu charakterisieren.

Die meisten der untersuchten Arten hatten ein dimidiat-abstehendes Involucrellum (Abb. 1c): *Verrucaria aquatilis* (Mudd), *Verrucaria margacea* (Wahlenb. in Ach.) Wahlenb. und die Artengruppe um *Verrucaria elaeomelaena*. Bei *Verrucaria aethiobola* Wahlenb. in Ach. wurde ein dimidiat-anliegendes Involucrellum beobachtet.

*Verrucaria latebrosa* Körber unterschied sich von den anderen Arten durch ein apikal-anliegendes Involucrellum (Abb. 1a). Apikal-abstehende Involucrella wurden bei den untersuchten Arten nicht gefunden, sie kommen in der Gattung *Verrucaria* vor allem bei endolithischen Arten vor.

Während die meisten Belege von *Verrucaria latebrosa* Körber ein eindeutig apikales Involucrellum zeigten, war ausgerechnet die Ausbildung des Involucrellums des Typusbelegs völlig atypisch ausgebildet (Abb. 1b). Das Involucrellum erschien  $\pm$  dimidiat, war nicht deutlich abstehend, aber auch nicht schön anliegend. Die Dicke des ausgebildeten Involucrellums stützte die Vermutung, dass es sich um eine Schadform handeln muss.

Schwierig charakterisierbar ist das Involucrellum von *Verrucaria rheitrophila* Zschacke, die durch  $\pm$  dichtstehende, dunkle («verkohlte») Flecken im Lager charakterisiert ist. Ihr Involucrellum ist nur undeutlich entwickelt. Je nachdem wie dicht die Flecken im Lager sind, kann im mikroskopischen Schnitt das Bild eines apikalen oder eines dimidiaten Involucrellums entstehen. Dann nämlich, wenn sich mehrere solcher Flecken im Bereich des Fruchtkörpers so eng aneinanderreihen, dass sich das Bild einer zusammenhängenden Struktur ergibt.

<sup>1</sup> Das Involucrellum ist das dem Eigengehäuse vieler Perithezien-Flechten aufgelagerte schwarzbraune («verkohlte») Aussengehäuse. Das Involucrellum wird apikal genannt, wenn es von der Mündung bis maximal in die Hälfte des Fruchtkörpers reicht. Ist es bis in die untere Perithezienhälfte ausgebildet, wird es dimidiat genannt. Ist das Involucrellum in seiner ganzen vertikalen Ausdehnung mit dem Eigengehäuse verbunden, wird es als anliegend bezeichnet. Liegt das Involucrellum in seinem unteren Bereich nicht direkt dem Eigengehäuse an, wird es als abstehend bezeichnet.

## Sporen

Besondere Bedeutung verdiente die Ausbildung des Perispor, das sich bei einzelnen Arten zu einem Halo entwickelt. Am auffälligsten war dieses Halo bei *Verrucaria latebrosa* Körber entwickelt, aber auch *V. pachyderma* Arnold und Vertreter aus der *V. elaeomelaena*-Verwandtschaft zeigten ein deutliches Halo. In Wasser war es ca. 1–1.5 (–2)  $\mu\text{m}$  dick und quoll bei Zugabe von Lugol auf ca. 2–3  $\mu\text{m}$  an. In *V. praetermissa* (Trevisan) Anzi wurde nur ein dünnes Halo gefunden. Da es nicht dicker als 0.5  $\mu\text{m}$  war und auch bei Zugabe von Lugol nicht aufquoll, war es nur schlecht erkennbar. In alten Herbarbelegen wie in schlecht entwickelten Flechten überhaupt waren Halos nicht oder nur schlecht erkennbar.

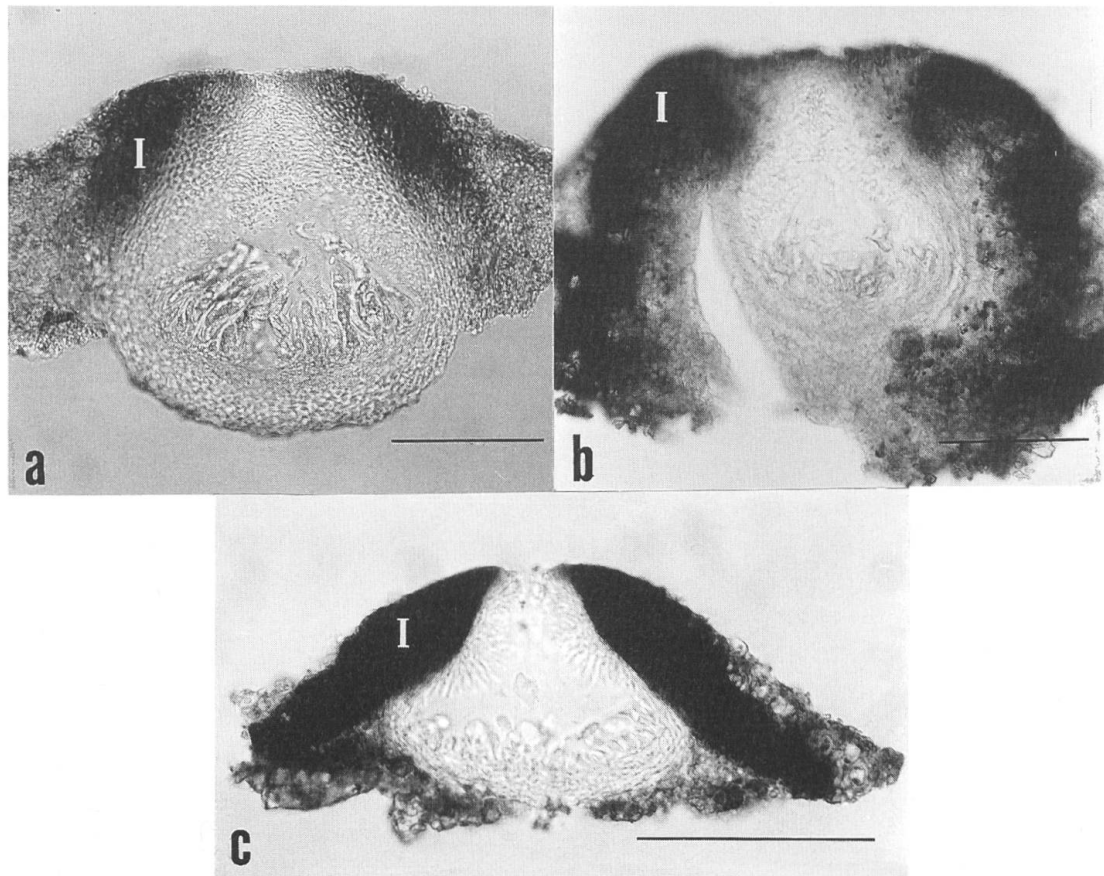


Abb. 1: Verschiedene Ausbildungsformen des Involucrellums von Hydro-Verrucarien. a: gut entwickeltes, apikal-anliegendes Involucrellum von *Verrucaria latebrosa* Körber; b: atypisch entwickeltes Involucrellum des Typus von *Verrucaria latebrosa* Körber; c: dimidiat-abstehendes Involucrellum von *Verrucaria aquatilis* Mudd. I = Involucrellum; Strich = 0.1 mm.



Dass Halos in Abhängigkeit vom Entwicklungszustand, -stadium, aber auch vom Alter der Belege, nicht immer (gut) erkennbar sind, gilt auch für andere Flechtengruppen mit halonaten Sporen (Aptroot 1991, Feurer 1991).

## Diskussion

Die Variabilität der ausgewählten Merkmale hat unterschiedliche Hauptursachen. Im Falle der Grundschrift spielt einerseits die Definition resp. die Entwicklung des Merkmals eine entscheidende Rolle. Die im mikroskopischen Präparat beobachtbare schwarze Grundschrift entspricht oft nicht einer zusammenhängenden Schicht, sondern vielmehr dem Ergebnis des Zusammenstossens der Involucrelli zweier unabhängig entstandener Perithezien. Es kann sich aber auch um eine Schadform handeln, wenn nach Beschädigung, zum Beispiel eines Fruchtkörpers, basale Teile des robusten Involucrellums erhalten bleiben und im Zuge der Regeneration der Flechte sich über diesem Involucrellumrest wieder ein Flechtenlager oder ein neuer Fruchtkörper entwickelt. Bei wiederholtem Wechsel von Schädigung und Regeneration führt dies zu einer Abfolge mehrerer Involucrelli, was im Schnitt das Bild einer mehrschichtigen Grundschrift ergibt.

Ebenfalls im Zusammenhang mit Regeneration und Überlagerung von Regenerationsformen ist das atypisch entwickelte Involucrellum des Typus von *Verrucaria latebrosa* Körper zu sehen. Die Vergrößerung des apikalen Involucrellums zu einem dimidierten Involucrellum kann als Schutz des Eigenhäuses bei fehlendem Schutz durch das Lager interpretiert werden. Arten mit apikalem Involucrellum haben ihre Fruchtkörper mindestens so tief ins Lager eingesenkt, dass der vom Involucrellum nicht bedeckte Teil völlig im Lager liegt. Wird nun das Lager so stark geschädigt, dass der Fruchtkörper freigelegt wird, dass also im unteren Bereich des Fruchtkörpers das Eigenhäuse ungeschützt ist, kann die Flechte ihre Fruchtkörper, durch Vergrößerung des Involucrellums schützen. Dass die verkohlten Involucrella robuster sind als andere Teile der Flechten, kann man daraus schliessen, dass sich die mit der (Stereo-) Lupe beobachteten Fruchtkörper beim Schneiden als leere Involucrella erweisen.

Der Faktor der (mechanischen) Beschädigung bei Wasserflechten ist als sehr wichtig einzustufen. Neben Tierfrass kommen für die Wasserflechten auch Beschädigungen durch das Wasser selber und durch vom Wasser mitgeführtes Material wie Sand, Kies und Steine in Frage. Letztere sind Einflüsse, die, solange die Flechten vom Wasser bedeckt sind, ständig wirken. Daher dürften Schad- und Regenerationsformen bei diesen Flechten besonders häufig sein.

Das Beispiel des Perispors, ein systematisch bedeutendes, oft aber schlecht entwickeltes Merkmal, soll auf einen anderen Aspekt des Problems Variabilität und Systematik hinweisen. Schlecht oder gar nicht beobachtbar ist das Halo vor allem bei alten Herbarbelegen und bei schlecht entwickelten Flechten. Da taucht die Frage auf, ob sich das Halo während der Lagerung im Herbar, bzw. nach Absterben des Organismus noch am natürlichen Standort, wirklich nicht verändert. Diesen Themenkomplex hat Baral (1992) aufgeworfen. Er betont in dieser Arbeit, dass wir noch viel zu wenig darüber wissen, welche Strukturen sich in welcher Zeitspanne und in welchem Ausmass verändern können. Auch ist unklar, wie konstant solche Veränderungen sind. Bei gut entwickelten, frischen Hydro-Verrucarien fand ich immer viele gut entwickelte Sporen, bei der Analyse alter Herbarbelege dagegen musste ich um einzelne einigermaßen entwickelte Sporen froh sein. Das spricht dafür, dass dem von Baral aufgeworfenen Aspekt bei der Bearbeitung der Systematik der Hydro-Verrucarien Beachtung geschenkt werden muss.

### Literatur

- Aptroot, A. 1991: A Monograph of the *Pyrenulaceae* (excluding *Arthracotheicum* and *Pyrenula*) and the *Requienellaceae*, with notes on the *Pleomassariaceae*, the *Trypetheliaceae* and *Mycomicrothelia* (Lichenized and Non-Lichenized Ascomycetes). Bibliotheca Lichenologica 44: 178 pp.
- Baral, H.O. 1992: Vital versus herbarium taxonomy: morphological differences between living and dead cells of Ascomycetes, and their taxonomic implications. Mycotaxon 44 (2): 333–390.
- Feurer, T. 1991: Revision der europäischen Arten der Flechtengattung *Rhizocarpon* mit nichtgelbem Lager und vielzelligen Sporen. Bibliotheca Lichenologica 39: 218 pp.
- Poulton, E.T. 1914: The structure and life-history of *Verrucaria margacea* Wahl. an aquatic lichen. Annals of Botany 28: 241–249.
- Santesson, R. 1939. Über die Zonationsverhältnisse der lakustrinen Flechten einiger Seen im Anebodgebiet. Meddelanden från Lunds Universitets Limnologiska Institution 1: 1–70.
- Servit, M. 1954. Československé Lisejníky čeledi *Verrucariaceae*. Lichenes Familiae *Verrucariacearum*. Nakladatelství Československé Akademie Věd, Praha, 249 pp.
- Swinscow, T.D.V. 1968. Pyrenocarpous lichens: 13. Fresh-water species of *Verrucaria* in the British Isles. Lichenologist 4: 34–54.
- Weber, W.A. 1962: Environmental modification and the taxonomy of the crustose lichens. Svensk Botanisk Tidskrift 56 (2): 293–333.



- Wirth, V. 1980: Flechtenflora – ökologische Kennzeichnung und Bestimmung der Flechten Südwestdeutschlands und angrenzender Gebiete. Ulmer Verlag, Stuttgart, 552 pp.
- Zschacke, H. 1934. Epigloeaceae, Verrucariaceae und Dermatocarpaceae. In Rabenhorst's Kryptogamenflora Band 9, 1. Abteilung, 1. Teil, 695 pp.