

Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten

(I. Abhandlung)

von

H. Zukal.

(Mit 3 Tafeln.)

Einleitung.

Im Nachfolgenden wird zum ersten Male der Versuch gemacht, den Thallus der Flechten auf das Pilzmycel zurückzuführen, und zwar den Thallus der Krusten- und Blattflechten speciell auf das gewöhnliche, sich kreisförmig ausbreitende Mycel der Ascomyceten, den Thallus der meisten Strauchflechten dagegen auf die verschiedenen Formen der Mycelstränge.

Da sich die alte Wallroth'sche Eintheilung des Flechten-thallus in einen homöomeren und heteromeren als unhaltbar erwiesen hat, so habe ich dieselbe aufgegeben und durch die Eintheilung des Thallus in einen endogenen und exogenen ersetzt. Letztere Eintheilung basirt auf dem Umstande, ob sich die Hyphen des Flechtenpilzes auf der Aussenseite der Nähralge oder im Inneren derselben entwickeln. Auch die detaillirtere Gruppierung der zahlreichen Thallusformen erfolgt fast durchgehends aus neuen Gesichtspunkten, aber immer auf der Grundlage leicht nachweisbarer, morphologischer Befunde. Die Begriffe »Prothallus«, »myceliarer Rand«, »Flechtenmycel« und »hypothallinische Anhangsorgane« werden streng präcisirt und auf der Grundlage des Befundes, dass unter Umständen aus all diesen Gebilden neue Thallusanlagen hervorgehen können, unter dem Namen Hypothallus zusammengefasst.

Im Gegensatz zu letzteren führe ich dann einen neuen Begriff in die Flechtenmorphologie ein, nämlich den »Epithallus«. Unter letzterem Terminus fasse ich all die Umbildungen und Umfärbungen zusammen, welche die Rindenhyphen am Rande oder an den Spitzen des Thallus oder auf der ganzen Oberseite desselben erleiden. Die nähere Untersuchung hat ergeben, dass dieser Epithallus als Schutzmittel für die jüngsten Gonidien, entweder nach Verletzungen des Thallus oder bei gar zu greller Beleuchtung nur von Fall zu Fall zur vollen Entwicklung gelangt.

Da bei den Flechten ebensowenig wie bei den echten Ascomyceten eine Sexualität nachgewiesen werden konnte, so fasse ich die Ascussporen als endogen gebildete Conidien auf, welche als Propagationsorgane denselben biologischen Werth besitzen, wie z. B. die Stylasporen der Pykniden.

Die Sporenschläuche wurden nämlich ursprünglich einzeln zwischen vereinzelt Conidienträgern an demselben Mycel entwickelt (*Endomyces decipiens*). Später erst entwickelten sich viele Sporenschläuche dicht neben einander und traten ähnlich wie die Conidienträger zu gesonderten Gruppen zusammen, welche dann gewöhnlich noch vom Mycel aus besonders umhüllt wurden. So entstanden die Ascusbehälter einerseits und die conidientragenden Stromata und Pykniden anderseits. Die Mycelhülle der Ascusbehälter erfuhr später sehr weitgehende Differenzirungen, welche sich aber alle leicht auf das Schutz- und Ernährungsbedürfniss zurückführen lassen, oder welche als specielle Anpassungen für die Sporenausbreitung etc. erscheinen. Bei den Flechten tritt häufig zu der Mycelhülle der Ascomata, dem *Excipulum proprium*, noch eine zweite thallodische Hülle, das *Excipulum thallodes* hinzu, aber nur dann, wenn dem Ascusbehälter durch diesen thallodischen Überzug ein bestimmter Nutzen erwächst. Worin dieser Nutzen besteht, wird an der betreffenden Stelle eingehend erörtert.

Eine besondere Mannigfaltigkeit in Bezug auf Dicke und morphologischen Bau, auf Behaarung und mechanische Festigkeit, auf Durchlässigkeit für Licht, Luft und Wasser, auf Quellungsfähigkeit, auf das Secretionsvermögen und auf die Färbung zeigt die Rinde der Flechten. Ihr Bau kann auch

niemals auf eine einzige Ursache zurückgeführt werden, sondern ist stets der Ausdruck des harmonischen Zusammenwirkens mehrerer Factoren (Wiesner's¹ Gesetz von der mechanischen Coincidenz im Organismus).

Da die Flechten meistens sehr langlebige Organismen sind und im allgemeinen nur wenig unter dem Thierfrass zu leiden haben, so war a priori anzunehmen, dass sie in irgend einer Weise vor den Angriffen der Thiere geschützt werden. Durch eine Reihe von Fütterungsversuchen konnte ich auch in der That solche Schutzmittel nachweisen. Dieselben sind vorwiegend chemischer Natur (Flechtensäuren, Kalkoxalat etc.), doch kommen auch mechanische Schutzmittel (spitze Thallustheile, stachelige Trichome, sehr harte und zähe Gewebe) und Schutzmittel der Lage vor (hypophlödische und hypocalcide Flechten).

In Bezug auf die Durchlüftung und Wasserversorgung des Flechtenthallus konnte ich eine Menge von besonderen Einrichtungen nachweisen, deren Mannigfaltigkeit, in Anbetracht des niedrigen Ranges der Flechten im natürlichen Pflanzensysteme, geradezu erstaunlich ist.

In dem Capitel »Die Flechten als lichtbedürftige Organismen« wird die Bedeutung der Lichtintensität für das Vorkommen bestimmter Species an bestimmten Orten, für die Entstehung der allseitig berindeten Flechten, für die fixe Lichtlage der Apothecien etc. erörtert werden, wobei ich hervorheben muss, dass sich bei diesen Untersuchungen die Wiesner'sche² Lichtmessungsmethode in einem hohen Grade fruchtbringend erwiesen hat. In demselben Capitel soll auch die biologische Bedeutung des Epithallus und die der Flechtenfarben einer eingehenden Discussion unterzogen werden.³

¹ Wiesner, Biologie der Pflanzen. Wien 1889, S. 8.

² Derselbe, Photometrische Untersuchungen auf pflanzenphysiologischem Gebiete. I. Abhandlung. Orientirende Versuche über den Einfluss der sogenannten chemischen Lichtintensität auf den Gestaltungsprocess der Pflanzenorgane. Diese Sitzungsber., Bd. 102, 1893.

Derselbe, Pflanzenphysiologische Mittheilungen aus Buitenzorg. Diese Sitzungsber., Bd. 103, Abth. I (Jänner 1894).

³ Das bezügliche Capitel konnte übrigens bis jetzt gar nicht abgeschlossen werden, weil das Erscheinen einer Abhandlung Wiesner's »Über den factischen

Was den Bau der Flechten in Bezug auf den mechanischen Standpunkt anbelangt, so hat die Untersuchung ergeben, dass weitaus der grösste Theil der Laub- und Strauchflechten »biegungsfest« (im Sinne Schwendener's) und nur ein geringer Bruchtheil derselben »zugfest« construiert ist.

Aus dem Capitel »Über das Ernährungs-, Speicherungs- und Excretionssystem« soll hier hervorgehoben werden, dass es mir gelungen ist, die bisher nur für Kalkflechten bekannt gewordenen Sphäroidzellen (Reservestoffbehälter) auch für *Bacomyces roseus* Pers., *Sphyridium fungiforme* Kbr., *Catolechia pulchella* (Schr.) Th. Fr. und *Sticta flavissima* Müller nachzuweisen.

Die übrigen Abschnitte behandeln das Reproductions-system, sowie das Wachsthum, Alter und die Verbreitung der Flechten und ihre Abhängigkeit von Klima und Substrat, sowie die Flechtenkrankheiten.

Aus dieser Inhaltsangabe erhellt, dass durch die vorliegende Arbeit¹ die Skizzirung der gesammten Flechtenbiologie beabsichtigt wird.

Dieses Unternehmen dürfte bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse so manchem Botaniker sehr gewagt erscheinen, allein, wenn Niemand den Muth zu einem Anfange besässe, so würde das ganze Gebiet der Kryptogamenbiologie noch für lange Zeit eine terra incognita bleiben.

Überdies stand mir bei der Schlussredaction dieser Arbeit der bewährte Rath zweier sehr hervorragender Fachmänner zur Seite, nämlich der des Herrn geheimen Regierungsrathes Prof. Dr. Schwendener und der des Herrn Hofrathes Prof. Dr. Wiesner. Diesen beiden Herren bin ich daher tief verpflichtet

Lichtgenuss der Pflanzen« abgewartet werden muss, ehe die Arbeit über den Einfluss des Lichtes auf die Flechten beendet werden kann. Eine vorläufige Mittheilung über die eben erwähnte Arbeit Wiesner's ist bereits in den Berichten der deutschen botan. Gesellschaft (Generalversammlungs-Heft 1894) erschienen und die Abhandlung selbst dürfte noch im Laufe des nächsten Herbstes publicirt werden.

¹ Aus Zweckmässigkeitsgründen werden die »Morphologischen und biologischen Untersuchungen über die Flechten« in drei gesonderten Abhandlungen erscheinen.

und ergreife mit Begierde die Gelegenheit, denselben an dieser Stelle meinen wärmsten und innigsten Dank auszusprechen. Ich erfülle ferner nur eine angenehme Pflicht, wenn ich dem Herrn Hofrath Prof. Dr. Kerner v. Marilaun und Herrn Prof. Dr. Beck Ritter v. Managetta gleichfalls wärmstens für die grosse Liberalität danke, mit der sie mir behufs Förderung meiner Arbeit die reichen Mittel der unter ihrer Leitung stehenden Institute zur Verfügung gestellt haben.

Ich danke endlich auch den Herren Dr. Zahlbruckner und Prof. Dr. Steiner in Wien, sowie Prof. Schuler in Triest für so manche Anregung und Bestimmung, sowie für die Überlassung von werthvollem Untersuchungsmaterial. Der zuletzt Genannte insbesondere hat mir durch die fortwährende Beschaffung frischer und höchst instructiv gesammelter Flechten das schwierige Studium des Hypothallus in einem hohen Grade erleichtert.

1. Die Flechtenpilze.

Weitaus die überwiegende Menge der Flechtenpilze besteht aus Ascomyceten. Es gibt allerdings auch, wie bekannt, Hymenolichenen (*Cora*, *Laudatea*, *Dictyonema* und *Rhipidonema*¹), aber in einer fast verschwindenden Zahl.

¹ Bezüglich der Hymenolichenen siehe:

Johow, Die Gruppe der Hymenolichenen, Pringsheim's Jahrbuch XV, 1884.

Mattiolo, Contr. Cora (Nuov. Giorn. Bot. Ital., XIII, 1881.

Möller, Über die eine Thelephoree, welche die Hymenolichenen *Cora*, *Dictyonema* und *Laudatea* bildet, Flora, 77. Bd., 1893, S. 254.

Sehr eine eigenthümliche Auffassung bringt Wainio den Hymenolichenen entgegen, welche wir hier, wegen der grossen Bedeutung dieses Autors als Flechtenforscher, nicht übergehen können.

Er hält nämlich das Hymenium der Hymenolichenen für ein Conidienlager und constatirt ausdrücklich den vorläufigen Mangel eines Apotheciums. Deshalb stellt er die *Hymenolichenes* auch auf die gleiche Linie mit *Coriscium viride* (Ach) Wainio mit *Leproloma lanuginosum* Ach, mit *Leprocaulon nanum*, mit *Siphula* etc., also unter die »lichenes in statu imperfecto«.

Meiner Ansicht nach müsste aber Wainio consequenterweise dann auch die Hymenomyceten-Gattung *Stereum* in die fungi imperfecti versetzen. Wainio, Étude sur la classification des lichens du Brésil. Helsingfors, 1890.

Lässt man die Spore eines Ascomyceten, z. B. die von *Penicillium crustaceum* Lk. in einer geeigneten Nährlösung keimen, so entwickelt sie 1—3 Keimschläuche. Die Spitze jedes Keimschlauches sondert sich dann durch eine Querwand von dem übrigen Faden ab und wächst weiter, um nach einiger Zeit abermals wieder eine neue Querwand zu bilden. Die Verästelung erfolgt bekanntlich so, dass die Binnenzellen in basifugaler Folge seitliche Ausstülpungen treiben, die nun ihrerseits wieder unter fortwährender Querwandbildung ebenso weiter wachsen wie der Hauptfaden, d. h. durch Vermittlung der Fadenspitze (Scheitelzelle). Nach wiederholter Zweigbildung entsteht so ein kreisförmiges Mycel, welches für den Fall, dass es in das Substrat nicht einzudringen vermag, sich enge an dasselbe anschmiegt. Dieses unmittelbar aus der Spore hervorgegangene, sich in einer Ebene ausbreitende Mycel ist der Prothallus oder Protothallus der Mykologen. Sobald dieses Mycel aber älter wird, bilden sich die Seitenzweige nicht mehr in einer und derselben Ebene, sondern sie werden in verschiedenen Winkeln aufgerichtet. Die weitere Entwicklung des Mycels hängt hauptsächlich von der Ernährung und von äusseren Umständen ab. Ist die Ernährung sehr üppig, so können die Verzweigungen so dicht werden, dass haut- oder tuchartige Gebilde entstehen. Im entgegengesetzten Falle wird die Verzweigung ärmlich und locker ausfallen. Was uns hier interessirt, ist die Thatsache, dass die Mycelien der Ascomyceten im Grossen und Ganzen in radialer Richtung durch fortwährende Verlängerung ihrer Fadenspitzen wachsen und nach und nach eine kreisförmige Fläche bedecken. Dies ist deshalb wichtig, weil die kreisförmige Thallusform zahlreicher Krusten und Laubflechten hauptsächlich auf diesen Umstand, als letzte und eigentliche Ursache zurückgeführt werden muss. Allerdings besteht ein grosser Unterschied zwischen dem Wachsthum eines Ascomyceten-Myceles und dem Wachsthum eines Flechten-thallus. Bei den Ascomyceten ist nämlich das Spitzen- und Marginalwachsthum des Mycels gewissermassen unbegrenzt — auf jeden Fall sehr gross, das intercalare Wachsthum dagegen, insoferne man darunter die Theilung und Streckung der Binnenzellen versteht, sehr gering.

Bei den Flechten verhält es sich gerade umgekehrt. Denn hier ist das Spitzen- und Marginalwachsthum schon durch den Speciescharakter begrenzt und wird, wie Schwendener¹ nachgewiesen hat, von dem intercalaren Wachsthum oft um das Zehnfache übertroffen.

Diese Verschiedenheit bedingt jedoch nur einen secundären Charakter und keinen fundamentalen Unterschied und wird durch eine verschiedene Ernährungsweise und durch eine verschieden lange Lebensdauer hervorgerufen.

Wenn die kreisförmige Thallusform vieler Flechten in letzter Instanz auf die Wuchsform des betreffenden Mycel des Flechtenpilzes zurückgeführt werden kann, so basirt die bandförmige und cylindrische Form vieler Strauchflechten auf einem anderen Umstand.

Es kommt nämlich häufig, besonders in den älteren Mycelen vieler Ascomyceten vor, dass sich die Mycelfäden nicht gleichmässig in allen Radien der Kreisfläche ausbreiten; es werden vielmehr gewisse Hauptradien bevorzugt, und in diesen Hauptrichtungen wachsen dann die Fäden, oft parallel und dicht aneinander geschmiegt, weiter. Auf diese Weise entstehen die sogenannten Mycelstränge, welche bald eine band-, bald eine seilförmige Form und eine sehr verschiedene Dicke zur Schau tragen können.

Der Thallus von *Usnea*, *Bryopogon*, *Cornicularia*, *Evernia* und *Ramalina*, sowie die Podetien von *Cladonia* und *Stereocaulon* lassen sich nun in einer ähnlichen Weise auf die strangförmige Wuchsform ihrer Flechtenpilze zurückführen, wie der kreisrunde Thallus vieler Laub- und Krustenflechten auf die gleichmässig dichte, radiale Wuchsform der Mycelien ihrer Flechtenpilze.

Allerdings werden bei den Strauchflechten die ursprünglich vorhandenen Thallusstränge durch mechanische und andere Kräfte noch in einer sehr mannigfaltigen Weise differenzirt, allein die physiologische Arbeitstheilung schafft keine neue Thallusform, sie bewegt sich vielmehr nur innerhalb der

¹ Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus, 1. Theil, S. 11—14; 2. Theil, S. 4—6.

durch die ursprüngliche Hyphenlagerung gegebenen Hauptrichtung.

Die kreisförmige Mycelfläche und der Mycelstrang bilden die Bauelemente des Flechtenthallus und bedingen den Stil der ganzen Flechtenarchitektur; wir werden immer wieder auf diese beiden Grundelemente zurückkommen müssen.

Behufs Erklärung der feineren Thallusconfiguration, der Ganzrandigkeit, der Lappen- und Zweigbildung etc. muss allerdings ein anderes Moment herangezogen werden, nämlich das Verhältniss zwischen dem tangentialen und dem radialen Wachsthum. In dieser Beziehung ist übrigens bereits von Schwendener¹ die Hauptarbeit geleistet worden.

Bei vielen echten Ascomyceten erhebt sich das Mycel zu einer ausdauernden und bestimmten Form, dem sogenannten Stroma. Diese Umwandlung des Mycels zum Stroma geht häufig mit einer beträchtlichen Verdickung der Hyphen, mit der Ausbildung einer Rinde und sonstigen Anpassungen, die hauptsächlich mit der längeren Lebensdauer in Beziehung stehen, Hand in Hand. Die Gestalt des Stromas ist sehr mannigfaltig und man unterscheidet tuch-, teller-, kugel-, keulen- und geweihartige Formen. Auf den ersten Blick hin könnte es scheinen, dass sich ein grosser Theil der Flechten auf solche stromabesitzende Ascomyceten zurückführen lassen müsse. Allein dem ist nicht so. Die nähere Untersuchung zeigt vielmehr, dass die nächsten Verwandten der stattlichsten Laub- oder Strauchflechten als Pilze nur ein schwaches Mycel entwickeln und dass die Entstehung und Ausgestaltung des Flechtenthallus, aus einem mehr oder minder spärlich entwickelten Mycel, einzig und allein auf Rechnung des Conviviums mit den Algen gesetzt werden muss.

Allerdings bildet der Flechtenthallus selbst, vom rein morphologischen Standpunkt aus, auch eine Art von Stroma; allein dieses Stroma wurde von den Flechtenpilzen nicht als ein Erbtheil aus der Ascomycetenzeit mit in das Flechtenleben herübergenommen, sondern es wurde erst durch das Zusammenleben mit den Algen erworben und dann nach und nach im

¹ Schwendener, Ibidem, 2. Theil, S. 5.

Laufe der phylogenetischen Entwicklung auf das mannigfaltigste ausgestaltet.

An den Mycelien der Ascomyceten entstehen gewöhnlich sehr verschiedenartige Fortpflanzungs- und Propagationsorgane: Chlamydosporen, Conidien, Conidienstroma, Pykniden und Ascusbehälter. Die Conidien werden entweder auf einzelnen Trägern gebildet oder es vereinigen sich die letzteren zu einem Conidienstroma. Letzteres kann hohl werden und sich auf die mannigfachste Weise zur Pyknide umbilden.

Da bei den Flechten Chlamydosporen¹ und einzelne Conidienträger nur äusserst selten vorkommen, so interessiren uns hier hauptsächlich nur die Pykniden und die sogenannten »Ascusfrüchte«, d. h. eigenthümliche, aus Mycelfäden aufgebaute Sporenschlauchbehälter. Mit Rücksicht auf die letzteren zerfallen die Ascomyceten, wie ich an einem anderen Orte² näher ausgeführt habe, in zwei ganz natürliche Gruppen, die ich *Hymenoasci* und *Sphaeroasci* nennen will.

Die *Hymenoasci* umfassen alle Ascomyceten, deren Sporenschläuche in einer ebenen oder gekrümmten Fläche zu einem morphologischen Ganzen, nämlich dem Hymenium vereinigt werden.

Diese grosse Gruppe lehnt sich an die Mucorineen unmittelbar an und geht durch den merkwürdigen *Monascus*,³ durch *Thelebolus*,⁴ *Ascozonus*,⁵ *Ryparobius* und *Ascophanus* in die Discomyceten einerseits und durch *Podosphaera*, *Sphaero-*

¹ Chlamydosporen, im Brefeld'schen Sinne, hat meines Wissens bisher nur Neubner bei den Flechten nachgewiesen, und zwar bei den Calicieen. Siehe Neubner, Untersuchungen über den Thallus und die Fruchtanfänge der Calicieen. Wissensch. Beiträge zum 17. Jahresbericht des königl. Gymnasiums zu Plauen. Ostern 1893.

² Zuka1, Über einige neue Pilzformen. Berichte der deutsch. botan. Gesellsch., 1890, Bd. 8, Heft 8, S. 302.

³ Siehe van Tieghem, *Monascus*, genre nouveau de l'ordre des Ascomycetes. Bull. de la soc. bot. de France, T. VI. Paris, 1884.

⁴ Zuka1, Mykologische Untersuchungen. Denkschriften d. kais. Akad. d. Wissensch., LI. Bd. Wien, 1888.

⁵ Heimerl, Die niederösterreichischen Ascoboleen. Aus dem 15. Jahresberichte der k. k. Oberrealschule im Bezirke Sechshaus in Wien, 1889. *Ascozonus oligoascus* n. sp., S. 27.

theca und *Erysiphe* anderseits in die Pyrenomyceten über. Ich füge noch hinzu, dass dieser Übergang so allmählig und deutlich ist, wie selten wo anders im ganzen Pflanzenreiche.

Bei den *Hymenoasci* führt also die Spur deutlich zu den Mucorineen und es bestätigt sich, was Brefeld¹ schon längst behauptet hat, dass zwischen Sporangium und Ascus kein fundamentaler Unterschied besteht.

Die zweite Gruppe der Ascomyceten, die ich *Sphaeroasci* nenne, beginnt mit Formen wie *Endomyces*, *Arachniotus*,² *Amauroascus*,³ *Ctenomyces* und *Gymnoascus*, und geht durch *Aphanoascus*⁴ und *Penicillium luteum*⁵ zu den Aspergillaceen⁶ und Tuberaceen über.

Einen Seitenzweig dieser Gruppe, welcher aber durch die Anpassung an die parasitische Lebensweise fast bis zur Unkenntlichkeit verändert ist, bilden die Exoasceen (im Sinne Sadebeck's).

Die *Sphaeroasci* werden durch kleine kugelige oder birnförmige Sporenschläuche charakterisirt, die nicht zu einem Hymenium, sondern zu complicirten, straussartigen Fruchständen vereinigt sind. Ihre Wurzel ist noch dunkel. Doch scheinen sie zu einer sporangiolen Form in einer ähnlichen Weise hinzuführen, wie die *Hymenoasci* zu dem Sporangium.

Die Flechten besitzen von den *Sphaeroasci* meines Wissens keinen Vertreter. Nur bei *Ephebella Hegetschweileri* Itz. fand ich einen *Endomyces*. Da derselbe aber mit der *Scytonema* nicht in einer mutualistischen Symbiose lebt, sondern als Parasit auftritt, so kann *Ephebella* nicht als Flechte betrachtet werden.⁷ Um so reichlicher sind bei den Flechten die *Hymenoasci* ver-

¹ Brefeld, Botanische Untersuchungen, Heft IV und IX.

² Schroeter, Kryptogamenflora von Schlesien. Pilze, 2. Hälfte, 2. Lieferung, S. 210.

³ Schroeter, Ibidem, S. 211.

⁴ Zukal, Über einige neue Pilzformen. Berichte d. d. botan. Gesellsch., 1890, VIII. Bd., Heft 8, S. 295.

⁵ Zukal, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen aus dem Gebiete der Ascomyceten. Diese Sitzungsber., 1889, S. 561.

⁶ Schroeter, Flora von Schlesien. Pilze, 2. Hälfte, 2. Lieferung, S. 214.

⁷ Zukal, Halbflechten. Flora, 1891, 1. Heft, S. 103.

treten, und zwar von diesen wieder die Discomyceten zahlreicher als die Pyrenomyceten.

Die Sporenschläuche der Ascomyceten benöthigen eine grosse Menge von Protoplasma und sonstigem Nährmaterial. Da diese Stoffe in den Ascis selbst nicht entstehen, so müssen sie von anderswoher zugeführt werden. Es geschieht dies durch die Ascogone und durch die ascogonen Hyphen, welche letztere nicht selten in besonderen Initialorganen der Ascusbehälter wurzeln. Die Wand der letzteren, sowie die Paraphysen entwickeln sich dagegen in den meisten Fällen aus den gewöhnlichen vegetativen Hyphen, dem sogenannten Hüllapparat. Vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet differenziren sich die Hyphen in dem jungen Ascusbehälter in zwei Gruppen, nämlich in vegetative und fertile.

Die ersteren construiren den ganzen Behälter und erzeugen eine grosse Menge von Nährmaterial, die letzteren speichern dieses Material auf und leiten es zu den Sporenschläuchen.

Vom morphologischen Standpunkt aus betrachtet, liegen die Dinge allerdings anders. Da kommt es darauf an, die Initialorgane, wo solche vorhanden sind, auf ihren morphologischen Werth zu prüfen, Homologien aufzusuchen etc. Im allgemeinen bereitet diese Arbeit grosse Schwierigkeiten.

Nur in einzelnen Fällen sind die Initialorgane der Ascusbehälter relativ leicht zu deuten. So ist z. B. das Archicarp von *Monascus* und *Thelebolus* identisch mit dem späteren Sporenschlauch, oder wenn man will, mit dem Sporangium. Bei *Sphaerotheca* functionirt der Tragfaden des Sporangiums als Initialorgan, welches sich später in Ascus und Stützzelle differenzirt. Häufig ist dieser Tragfaden oder die Trägerhyphe aber schraubig gewunden und entwickelt nicht mehr einen einzigen Ascus, sondern eine grössere Zahl von Ascis, und zwar entweder direct oder indirect, d. h. durch Vermittlung einer Zwischenhyphe, wie bei *Erisyphe* und *Eurotium*.

Aber schon hier wird die Deutung unsicher und verliert sich in anderen Fällen ganz in das Gebiet der Hypothese. Nicht selten fehlt aber das Initialorgan ganz und die fertile Hyphe differenzirt sich erst später aus den vegetativen Hyphen des jungen Ascusbehälters heraus (*Pleosporo*, *Slerotinia* und

Cladonia). Unter Umständen kann aber auch diese Differenzierung unterbleiben, so dass der ganze Ascusbehälter nur aus einer einzigen Art von Hyphen besteht und sowohl Asci, als auch Paraphysen aus denselben Fäden entspringen, wie z. B. bei *Claviceps purpurea* und *Ascodesmis nigricans*.

Man hat meiner Ansicht nach die morphologische Seite der ganzen Frage durch die Aufstellung der Begriffe »Hüllapparat und »fertile Hyphe« etwas zu sehr betont, und die physiologische Seite derselben viel zu wenig beachtet. Denn dass die Differenzierung der Hyphen in den Ascusbehälter-Anlagen oft schon sehr frühzeitig geschieht, dass in einzelnen Fällen die fertile Hyphe sogar früher erscheint als die vegetativen Hyphen, kann meine Auffassung nicht alteriren. Denn irgend ein Mycel ist immer schon vorhanden, wenn an denselben Initialorgane für die Ascusbehälter zur Entwicklung gelangen. Jede Zelle dieses ursprünglichen Mycels erzeugt aber eine gewisse Menge von Protoplasma und Nährmaterial. Da nun bei den höheren, gefächerten Mycelien das Wachsthum und die Neubildung grösstentheils durch die Scheitelzellen erfolgt, so wird das Bildungsmaterial der intercalaren Zellen frei und disponibel und bildet gewissermassen einen Fond, dessen Grösse von der Anzahl der intercalaren, nicht mehr sprossenden Zellen bedingt wird. Dieser Fond kann eine sehr verschiedene Verwendung finden. Oft wird er rasch wieder ausgegeben und in das Kleingeld der Conidien und Chlamydosporen umgesetzt. Häufig wird er auf einem Haufen gesammelt und an einem bestimmten Orte eine zeitlang deponirt, ehe er zur Ausgabe gelangt, d. h. das disponible Plasma und die verfügbaren Reservestoffe wandern aus den intercalaren Zellen aus, um in gewissen Zellen, Hyphen oder Hyphencomplexen magazinirt zu werden (Gemmen, Dauerhyphen, Pilzbulbillen, Sklerotien).

Dass aus solchen Magazinen später, d. h. unter günstigen Bedingungen, häufig Organe hervorgehen, welche bei ihrer Entwicklung viel Bildungsmaterial verbrauchen, wie z. B. die Fruchtkörper im weitesten Sinne, ist nur natürlich. Zu den Hyphen, in welchen Protoplasma und Nährstoffe aufgestapelt werden, rechne ich nun auch die Initialorgane der Ascusbehälter, also die Archikarprien, die Woronin'sche Hyphe

etc., und zwar unbeschadet ihres sonstigen morphologischen Werthes. Solche Orte nun, an denen Protoplasma und Reservestoffe in irgend einer Weise aufgespeichert worden sind, eignen sich unter günstigen Bedingungen vorzüglich zu Neubildungen, d. h. sie werden leicht zu Vegetationspunkten. Wenn nun aus einem solchen Punkt das Mycel thatsächlich aussprosst, um ein Stroma, eine Pyknide oder einen Ascusbehälter zu bilden, so ist bei diesem Wachsthumprocess der active, formirende Theil das Mycel und nicht das eventuell vorhandene Speicherorgan.

Die Richtigkeit dieser Auffassung erhellt schon daraus, dass in den meisten Fällen das Stroma, die Pyknide oder der Ascusbehälter ohne jede Spur eines Initialorganes angelegt wird. Wenn aber ein Initialorgan vorhanden ist und dann augenscheinlich von einem Hüllapparat umwachsen wird, wie bei *Eurotium* und *Thelebolus*, so war es wieder das Mycel, welches die fertile Hyphe und die Ascusanlage geschaffen und seine Umhüllung so lange hinausgeschoben hat, bis diese Anlage vollendet war. Nach dieser Auffassung sind Stroma, Pyknide und Ascusbehälter morphologisch gleichwerthig, d. h. sie besitzen nur den Werth eines besonders abgegrenzten und distinct gestalteten Myceltheiles.

Wenn man an dieser Auffassung festhält, so lassen sich die morphologischen und physiologischen Erscheinungen aller fertilen Stroma, Pykniden und Ascusbehälter leicht und ungezwungen erklären. Denn sobald der Ascusbehälter nichts anderes ist, als ein besonders geformtes Stück Mycel, dann ist es nicht mehr auffällig, wenn z. B. die äussere Wand desselben Conidienträger entwickelt (*Podosphaera tridactyla*) oder wenn die, zwischen den einzelnen Sporenschläuchen aufgerichteten Mycelfäden (Paraphysen) Conidien abschnüren (*Heterosphaeria Patella*) oder, wenn im Innern des Behälters zuerst nur Conidien producirt werden und später Asci (*Physma compactum*) oder, wenn sich das Mycel des Behälters in verschiedenen Höhlen und Abtheilungen spaltet und dann in den einen Conidien, in den anderen Sporenschläuche entwickelt (stromatische Ascomata), wenn diese Höhlen das einmal eine besondere Perithecie wand erzeugen, das anderemal nicht (Dothideen),

oder, wenn sich das Mycel der Fortpflanzungsbehälter verzweigt und dann an einzelnen Stellen steril bleibt, an anderen Conidien und an dritten Asci producirt (Xylarien, Cladonien, Stereocaulon etc.).

Es ist dann auch nicht mehr auffällig, dass sich die Sporenschläuche nur aus den ascogonen Hyphen, beziehungsweise aus einer einzigen fertilen Hyphe entwickeln, denn auch die Basidien der Hutpilze theilen sich in gewisse Bezirke und die sehr zahlreichen Basidien eines Bezirkes gehen gewöhnlich als Enden einer einzigen, büschelig verzweigten Hyphe hervor. Ebenso wenig kann es auffallen, dass die Paraphysen gewöhnlich nicht aus der fertilen Hyphe entstehen. Denn die Paraphysen gehören zum vegetativen Hyphensystem des Ascusbehälters, welcher unter anderem auch die Aufgabe zu erfüllen hat, neue Mengen von Protoplasma und Reservestoffen zu erzeugen und dieses Material dann, sobald das vegetative Wachsthum beendet ist, den ascogonen Hyphen, beziehungsweise den Sporenschläuchen zuzuführen. Es wandern also die Nährstoffe aus den Zellen der Ascusbehälter und der Paraphysen in einer ähnlichen Weise in die Asci, wie aus den intercalaren Zellen des gewöhnlichen Mycels in die Gemmen, Conidienträger etc. Da sowohl die fertilen Stroma, wie die Pykniden und Ascomata auf einem rein vegetativen Wege entstehen und nichts weiter sind als Mycelsprosse, so kann man sie auch nicht als Früchte bezeichnen. Denn die Frucht setzt nach Kerner¹ einen Befruchtungsprocess voraus.

Nun ist aber noch bei keinem Ascomyceten ein sexueller Vorgang nachgewiesen worden. Diese Thatsache schliesst aber die Möglichkeit nicht aus, dass gewisse Initialorgane der Ascusbehälter als functionslos gewordene Geschlechtsorgane noch erkannt werden können.

Gegenwärtig müssen wir aber die Ascomyceten für eine Pilzclasse erklären, der die Sexualität vollständig abhanden gekommen ist. Das Gesagte gilt auch für die Flechten. Wenn ich letzteren Umstand, der eigentlich selbstverständlich ist, hervorhebe, so leitet mich hiebei ein besonderer Grund. In

¹ v. Kerner, Pflanzenleben. 2. Theil, S. 43.

neuester Zeit ist nämlich von Kerner¹ nachgewiesen worden, dass die Hauptursache der Entstehung neuer Formen bei den Phanerogamen in der Kreuzung gesucht werden muss. Auch Weismann² nimmt bekanntlich an, dass die erblichen Variationen des Keimplasmas so geringfügiger Natur seien, dass die Amphimixis hinzutreten müsse, um diese geringfügigen Variationen zu potenzieren und sichtbar zu machen. Für beide Forscher ist also die Sexualität eine Hauptursache des Formenreichthums.

Mit um so grösserem Interesse müssen wir aber die Ascomyceten, beziehungsweise die Flechten betrachten. Denn diese grosse Pflanzengruppe besitzt notorisch keine Sexualität und doch gibt sie, was Formenreichthum und Artenzahl anbelangt, kaum einer entsprechenden Gruppe der höheren Gewächse etwas nach. Ja, einige Gattungen derselben, wie *Lecidea*, *Lecanora* und *Cladonia* zeigen einen Grad von Variabilität, der geradezu an *Hieracium* und *Rubus* erinnert. Wir werden aus den späteren Capiteln überdies entnehmen, dass besonders bei den Flechten die Anpassungsfähigkeit an die Extreme des Klimas und an sonstige äussere Verhältnisse ausserordentlich gross ist und sich in zahlreichen, morphologischen Eigenthümlichkeiten manifestirt.

Bei diesen niederen Pflanzen scheinen daher die sogenannten Lamarck'schen Factoren noch stark genug zu sein, um zahlreiche repräsentative Abänderungen zu bewirken. Die natürliche Zuchtwahl wirkt dabei gewissermassen wie eine höhere Instanz mit, erhält das Nützliche und lässt alles Unzweckmässige zu Grunde gehen.

Ist es nun nicht in einem hohen Grade merkwürdig, dass bei den Flechten eine grosse Mannigfaltigkeit der Formen durch directe Anpassungen bewirkt wird, während die Thiere und die höheren Pflanzen dasselbe Ziel erst durch den Umweg der geschlechtlichen Verbindung erreichen?

Ich habe mir diese etwas lange Auseinandersetzung hier erlaubt, um die Aufmerksamkeit mit allem Nachdrucke auf

¹ v. Kerner, Pflanzenleben. 2. Theil, S. 547.

² Weismann, Keimplasma, 1893.

gewisse Punkte zu lenken, weil dieselben meiner Ansicht nach, das Verständniss des Flechtenthallus wesentlich erleichtern.

Diese Punkte sind: Der Baumeister des Flechtenthallus ist, wenige Fälle ausgenommen, das Mycel des bezüglichen Flechtenpilzes und sämtliche Propagationsorgane, mit Einschluss der Ascusbehälter, sind nur Sprosse dieses Mycels. Ein Generationswechsel findet demnach nicht statt. In dem Baustil des Mycels kommen hauptsächlich die Kreisfläche, beziehungsweise der Kugelschnitt und die Radien derselben in der Form von Strängen zum Ausdruck. Als Baumaterial dient in erster Linie die Hyphe.

2. Die Flechtenalgen.

Die im Flechtenthallus vorkommenden grünen Zellen wurden von den älteren Lichenologen für den Flechten eigenthümliche Organe gehalten und ihr genetischer Zusammenhang mit den Hyphen kam gar nicht in Frage. Diesen Standpunkt nehmen sogar jetzt noch einige hervorragende Lichenologen ein.¹ Letzteres Factum mag einige Verwunderung erregen, allein es ist für jeden, der mit den oft schwer zu deutenden Structurverhältnissen der Flechten genauer vertraut ist, wenigstens erklärbar. Es kommen nämlich nicht selten Fälle vor, dass die Hyphen mit den grünen Zellen in einer eigenthümlichen Weise copuliren. Wenn dann die copulirenden Gonidien noch dazu klein und so blass sind, dass sie kaum mehr als grün angesprochen werden können, so kann der Beobachter leicht den Eindruck erhalten, dass die jungen Gonidien von den Hyphen abgeschnürt werden. Auch besitzen einige tropische Collemen mitunter eigenthümliche, torulöse Hyphen, welche mit einem glänzenden, grünlich schimmernden Inhalt erfüllt sind und dann nicht selten eine auffallende Ähnlichkeit mit den in demselben Thallus vorhandenen *Nostor*-Schnüren zeigen. Eine eingehende Untersuchung mit den modernen, mikrochemischen Mitteln klärt jedoch in den meisten Fällen den

¹ So sagt z. B. der um die Flechtenkunde so hoch verdiente Nylander in seinem *Sertum Lichenae Tropicae e Labum et Singapore, Parisiis 1891*, in Bezug auf ein *Stereocaulon*: »Tamen in cellulis horum glomerulorum gonidia oriri et formari clare videmus«.

wahren Sachverhalt alsbald auf. Der erste Forscher, welcher auf die grosse Ähnlichkeit der Flechtengonidien und Algen aufmerksam machte, war de Bary.¹ Er stellte wenigstens für die Gallertflechten die Alternative auf: »Entweder sind die in Rede stehenden Lichenen die vollkommen entwickelten, fructificirenden Zustände von Gewächsen, deren unvollständig entwickelte Formen als Nostocaceen, Chroococaceen bisher unter den Algen standen. Oder die Nostocaceen und Chroococaceen sind typische Algen; sie nehmen die Formen der Collemen, Epheben u. s. f. dadurch an, dass gewisse parasitische Ascomyceten in sie eindringen, ihr Mycel in den fortwachsenden Thallus ausbreiten und an dessen phycochromhaltige Zellen öfters befestigen.«

Bekanntlich erwies sich die letztere Annahme als die richtige. Ihr hat sich auch Schwendener, nach einigem Widerstande, im letzten Hefte seiner Untersuchungen über den Flechtenthallus 1868 rückhaltslos angeschlossen.

Ein Jahr später erschien dessen bahnbrechende Arbeit: »Die Algentypen der Flechtengonidien«. In dieser Abhandlung,² welche ein grosses Aufsehen machte, indentificirte Schwendener nicht nur die häufigsten Gonidien mit den entsprechenden Algengattungen, sondern setzte auch die physiologische Bedeutung der Gonidien für die Flechte, als Vermittler der Assimilation, auf das klarste auseinander. Was die Gonidien der Flechten selbst anbelangt, so theilt er dieselben in acht Gruppen, welche ebenso vielen Algentypen entsprechen. Diese Gruppen sind: 1. Sirosiphoneen, bei *Ephebe*, *Spilonema* und in den Cephalodien von *Stereocaulon*. 2. Rivularien, bei *Thamnidium* und *Lichina*. 3. Scytonemeen, bei *Heppia*, *Porocyphus* und in den Cephalodien von *Stereocaulon*. 4. Nostocaceen, bei *Collema*, *Leptogium*, *Pannaria*, *Peltigera* und in den Cephalodien von *Stereocaulon*. 5. Chroococaceen, bei *Enchylium* und *Phylliscum*. 6. Confervaceen, bei *Coenogonium* und *Cystocoleus*. 7. Chroolepideen, bei *Roccella*, den Graphideen und Verrucarien. 8. Palmellaceen bei den meisten übrigen Flechten. Zu diesen

¹ De Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze. 1. Aufl., 1865.

² Schwendener, Die Algentypen der Flechtengonidien. Programm der Rectoratsfeier der Universität Basel, 1869.

acht Typen fügte später noch Bornet¹ die Algengattung *Phyllactidium* bei *Opegrapha filicina* und *Strigula* als neunten Typus hinzu. Die eben erwähnte Abhandlung von Bornet war in zweifacher Hinsicht wichtig, denn einmal brachte sie eine glänzende Bestätigung der Schwendener'schen Angaben von Seite eines der hervorragenden Algenkenners, dann trugen auch die der Bornet'schen Arbeit beigegebenen, prachtvollen Abbildungen nicht wenig dazu bei, die Art und Weise zu illustriren, wie die Flechtenpilze von den Algen Besitz ergreifen. Dies geschieht bekanntlich auf eine sehr mannigfaltige Weise, doch lassen sich immerhin gewisse Hauptformen unterscheiden. Denn entweder steht die Hyphe auf der Wand der Algenzelle mehr oder weniger senkrecht und berührt letztere nur in einem einzigen Punkte, oder es legen sich ein oder mehrere Hyphenzweige dicht an die Algenwand an und wachsen in paralleler Richtung mit derselben weiter. Mitunter liegen auch die Algenzellen eingekeilt in den Intercellularräumen eines zarten Pseudoparenchyms, in anderen Fällen wieder verbreiten sich die Hyphen hauptsächlich in den Gallertscheiden der Algencolonien. Der gewöhnlichste Fall ist aber der, dass die Alge von mehreren Hyphenästen umklammert wird. Dabei können die Hyphen die Alge entweder lückenlos einschliessen, wie z. B. bei *Cystocoleus* oder sie lassen, wie dies meistens der Fall ist, einen grösseren oder kleineren Theil der Algenzelle frei. Bezüglich der Art und Weise, wie die Hyphen sich an die Algen anlegen, stösst man übrigens in ein und demselben Flechtenthallus auf Modificationen. So fand ich z. B. in dem Thallus unserer kalkbewohnenden *Ionaspis*-Arten zuweilen zwei Formen von *Trentepohlia* (*Chroolepus*). In der oberen Thallusregion lagen nämlich *Trentepohlia*-Fäden, mit kleinen rundlichen Zellen, an welche sich die Hyphen in der gewöhnlichen Weise anlegten, d. h. so, wie sie Bornet in der eben citirten Abhandlung auf Tab. 6 abbildet; in der Tiefe dagegen bildete die *Trentepohlia* viel dickere Fäden, deren Zellen von einer kurzgliedrigen, fettreichen Hyphe bilderrahmenartig so umschlossen wurden, dass äusserst zierliche Ketten entstanden.

¹ Bornet, Recherches sur les Gonidies des Lichens. Annal. de sc. nat. T. XVII, 1873.

In Bezug auf die Verbindung von Gonidien und Hyphen repräsentiren einen zweiten Haupttypus die sogenannten gestielten Gonidien. Bei diesem Typus sitzen die Gonidien oft an eigenthümlich umgebildeten, kurzen Hyphenzweigen, wie die Beeren an den Stielen einer Traube. Besonders schön ist dieser Typus dort entwickelt, wo *Gloeocapsa* oder *Chroococcus* als Nähralge functioniren, also bei *Omphalaria*, *Synalissa*, *Phylliscum* etc. Vereinzelt copuliren übrigens in ganz ähnlicher Weise die Algenzellen auch bei den Nähralgen, *Nostoc*, *Trentepohlia*, *Cystococcus* und *Gloeocystis*, wie man sich durch die genauere Untersuchung des Thallus von *Physma* (*Arnoldia*), *Roccella*, *Usnea*, *Miricaria*¹ und *Epigloea*² überzeugen kann. Dabei berührt der Hyphenstiel entweder bloss die Aussenwand der Algenzelle oder er dringt durch die Gallerthülle und Aussenhäute bis zur Intina der Alge vor und schwillt dabei oft knopfförmig an, wie dies häufig bei den *Gloeocapsa*-, *Chroococcus*- und *Gloeocystis*-Gonidien vorkommt, oder endlich er dringt in das Protoplasma der Alge ein. Letzterer Fall wurde bei *Physma* und *Arnoldia* beobachtet. Merkwürdig ist es, dass durch das Eindringen der Pilzhyphe der Algenprotoplast vorerst nicht getödtet, sondern dass er im Gegentheil zu einem hypertrophischen Wachsthum angeregt wird. Zuletzt scheint er allerdings doch zu erliegen, denn man findet in dem frischen *Physma*-Thallus die vergrösserten copulirten *Nostoc*-Zellen gewöhnlich inhaltsleer.

Wie mitunter gleichzeitig zwei Ascomyceten³ mit einer und derselben Alge in mutualistischer Symbiose zusammen

¹ *Micarea* im Sinne von Hedlung (Kritische Bemerkungen über einige Arten der Flechtengattungen *Lecanora*, *Lecidea* und *Micarea*. Rihang Till k. Svenka Vet. Akad. Handlingar, Bd. 18, Afd. III, N. 3. Stockholm, 1892). Hedlung hält die Gonidien von *Micarea* zwar für einen Protococcus, ich bin aber durch die sorgfältige Untersuchung ganz frischen Materiales zu der Überzeugung gelangt, dass die Gonidien von *Micarea* Hedlung zu der Algengattung *Gloeocystis* Nägeli gehören.

² *Epigloea*. Siehe über diese Gattung meine Arbeit *Epigloea bactrospora* Zuk. in der österr. botan. Zeitschrift, 1890, Nr. 9.

³ Zukal, Über einige neue Ascomyceten. Verhandl. der k. k. zool.-bot. Gesellsch. in Wien, 1887, S. 39. Der Fall bezieht sich auf, die in der oben citirten Arbeit beschriebenen *Pleospora Collematum* Zuk. Dieselbe lebt mit dem

leben können, so finden wir auch, und zwar nicht selten, in einem und demselben Flechtenthallus zwei oder mehrere Algen, als Nährgonidien.

Hierher gehören vor Allem die sogenannten Cephalodien.¹ Dieselben entstehen durch das Zusammenwirken der Hyphen einer bestimmten Flechte mit einer oder mehreren Algen, welche zu einem anderen Typus gehören, als die normalen Gonidien der bezüglichen Flechte. Sie bilden bald auf der Oberseite, bald auf der Unterseite oder auch im Inneren des Thallus der Flechten mannigfach gestaltete Höcker und Warzen, selbst verzweigte Gebilde.

Mitunter treten diese Cephalodien so constant auf, dass der Versuch gemacht worden ist, sie als systematische Merkmale zu verwerthen, so z. B. bei *Peltigera aphyta* und mehreren Arten der Gattung *Stereocaulon*. In diesen Fällen könnte man beinahe an eine Anpassung des Flechtenpilzes an zwei Algen glauben. Gewisse Flechten scheinen, was ihre Anpassung zur Nähralge anbelangt, sich nach Forsell gegenwärtig in einer Übergangsperiode zu befinden. So besitzen z. B. *Solorina crocea* und *S. saccata* in ganz jungem Thallus nur gelbgrüne Gonidien. Es dringen aber fast immer im Laufe der weiteren Thallusentwicklung blaugrüne Gonidien (*Nostoc*) aus dem Substrate von unten her in den Thallus ein,² und der ausgewachsene

Ascomyceten von *Physma compactum* zusammen mit derselben Alge, nämlich einem *Nostor*, ohne dass man auch bei der scrupolosesten Untersuchung eine Spur einer Schädigung des Flechtenpilzes oder der Nähralge nachweisen könnte. Da aber auch die *Pleospora* sichtlich gut gedeiht und zahlreiche Perithezien mit keimfähigen Sporen entwickelt, so liegt hier offenbar der seltene Fall einer dreifachen mutualistischen Symbiose vor.

¹ Über die Cephalodien siehe Th. Fries, Beiträge zur Kenntniss der sogenannten Cephalodien bei den Flechten. Flora, 1866, S. 17 und Forsell, Lichenologische Untersuchungen. Auszug aus »Studier öfver Cephalodierna. Rihang till k. Svenska Vet. Akad. Handlingar, Bd. 8, Nr. 3. Stockholm, 1883.

² Von diesem Eindringen habe ich mich bei *Solorina saccata* thatsächlich überzeugt. Diese Flechte ist nämlich in der Umgebung des Klopeiner Sees, an dem ich schon durch mehrere Jahre meine Ferien verleve, sehr gemein. Da hatte ich denn Gelegenheit, wahrzunehmen, dass nur die ganz jungen, wenige Millimeter messenden Thallusscheibchen ausschliesslich gelbgrüne Gonidien besitzen. Bei den grösseren Scheibchen hingen einige Nostornester wenigstens im untersten Theile des Markes und drangen allmählig, wie die

Thallus beider Flechten zeigt fast immer sowohl gelbgrüne, als auch blaugrüne Gonidien in wechselnder Menge. Bei *Solorina saccata* v. *spongiosa* erlangen die blaugrünen Gonidien in quantitativer Hinsicht sogar das Übergewicht über die gelbgrünen. Nun besitzen aber *Solorinina sinensis* und *S. crocoides* Nyl. nur blaugrüne Gonidien und unterscheiden sich hauptsächlich durch dieses Merkmal von den verwandten Arten *Solorina saccata* und *S. crocea*. Forsell spricht nun den Gedanken aus, dass die genannten Nylander'schen *Solorinina* aus den ihnen entsprechenden *Solorina*-Species dadurch entstanden sind, dass die ursprünglich gelbgrünen Gonidien nach und nach durch die blaugrünen Gonidien ersetzt wurden. Auf eine ähnliche Weise könnte man sich auch die Entstehung der Gattungen *Stictina*, *Peltidia* und *Nephromium* aus *Sticta*, *Peltigera* und *Nephroma* erklären. Andererseits ist die Annahme, dass die Flechtenpilze der genannten Gattungen sich gleich ursprünglich an blaugrünen Gonidien angepasst haben, zum mindesten ebenso berechtigt. Auch *Lecanora hypnorum* zeigt Thallusschuppen, von denen einige nur gelbgrüne, andere nur blaugrüne Gonidien enthalten, und Forsell glaubt, dass man diese Flechte, je nachdem die einen oder die anderen Schuppen vorherrschen, theils als *Lecanora hypnorum* Hoffm., theils als *Pannaria pezizoides* Web. beschrieben habe. Sehr merkwürdig verhält sich auch nach demselben Autor ¹ *Lecanora granatifera* Sommerf. Die Kruste dieser Flechte enthält nämlich theils gelbgrüne, theils blaugrüne (*Gloeocapsa*) Gonidien. Doch bilden sich die Apothecien nur auf dem mit gelbgrünen Gonidien versehenen Thallustheilen, während sich in den, mit blaugrünen Gonidien erfüllten Bezirken der Kruste höchstens Spermogonien entwickeln. *Lecanora granatifera* ist also eine Flechte, welche zweierlei Gonidien besitzt, die aber ihre Assimilation, bei dem entschiedenen Vorherrschen der *Gloeocapsa*-Gonidien, vorzüglich auf die blaugrünen Gonidien stützt.

vergleichende Untersuchung verschieden alter Thallusscheibchen auf das klarste zeigte, bis zur gelbgrünen Gonidienschichte vor.

¹ Forsell, Die anatomischen Verhältnisse und die phylogenetische Entwicklung der *Lecanora granatina* Sonnenf. Botan. Centralblatt, 22. Bd., Nr. 15—16.

Die eben angeführten Fälle bezüglich des Vorkommens von zweierlei Gonidien in einem und demselben Flechtenthallus dürften übrigens durch eine genauere Untersuchung der Krustenflechten beträchtlich vermehrt werden.¹ Von diesen Fällen müssen jedoch jene streng gesondert werden, in welchen wohl zwei verschiedene Algen als Gonidien in einem und demselben Flechtenthallus vorkommen, für welche aber die Wahrscheinlichkeit oder wenigstens Möglichkeit besteht, dass sie genetisch zusammenhängen. Dies gilt namentlich von *Sticho-*

¹ Zu dieser Ansicht bin ich durch meinen häufigen Verkehr mit Kalkflechten gelangt, in deren Thallus ich nicht selten, nach Auflösung des Kalkes in verdünnter Salzsäure, zweierlei Algen fand. Allerdings mag es sich in diesen Fällen oft nur um zufällige Einschlüsse gehandelt haben und nicht um eine Anpassung an zweierlei Gonidien. Es gibt aber auch in letzterer Hinsicht Übergänge. So möchte ich z. B. auf die *Gloeocapsen-* und *Chroococcen-* Überzüge aufmerksam machen, welche oft viele Krustenflechten, insbesondere kalkbewohnende, so dicht überziehen, dass sie der Thallusoberfläche eine ganz andere Farbe verleihen, als ihr ursprünglich zukommt. Dieser Umstand ist vielfach übersehen worden, und in Folge dessen trifft man in den Diagnosen der Flechten nicht selten Farbenbezeichnungen, die sich eigentlich auf die Algenüberzüge und nicht auf die Flechte selbst beziehen. Es müssen daher Bezeichnungen wie *crusta atra*, *persicina*, *fusco atra*, *sordide albida*, *abeido cinerescens* etc. immer mit einer gewissen Vorsicht aufgenommen werden. An den erwähnten *Gloeocapsa-* Überzügen kann man sich überzeugen, dass ein Theil derselben von den Hyphen der Flechte nach allen Richtungen durchwachsen wird und völlig *Cephalodien in nuce* bildet, während ein anderer Theil mit den Hyphen nur in einer oberflächlichen Verbindung steht. Zwischen diesen beiden Extremen gibt es übrigens alle möglichen Übergänge. Ob diese *Chroococcen-* Anflüge den Flechten einen Nutzen gewähren, ist ungewiss. Doch ist es immerhin auffallend, dass es vorzüglich *Cyanophyceen* sind, welche von den Krustenflechten festgehalten werden. Hier soll auch erwähnt werden, dass die in Rede stehenden *Chroococcaceen* schon wiederholt Anlass zu Missdeutungen gegeben haben. So hielt sie z. B. Minks (Beiträge zur Kenntniss des Baues und der Lebensweise der Flechten. Verhandl. der k. k. zoolog.-botan. Gesellsch. zu Wien, 26. Bd., 1877) für eigenthümliche Organe der Flechten, aus denen die Thallusgonidien hervorgehen und nannte sie *Gonocystien*. Ich selbst hielt sie, verführt durch einige scheinbar gelungene Culturversuche, für Propagationsorgane, welchen eine ähnliche Function zukomme wie den *Soredien* der höheren Flechten. Es hat sich aber herausgestellt, dass ich nicht Thallusanfänge, sondern *Pseudocephalodien* beobachtet hatte. Die vermeintlichen *Soredien* sind daher nichts anderes als Anflüge von *Chroococcen*. In diesem Punkte hat daher Forsell in seiner Polemik gegen meine »Flechtenstudien« unbedingt Recht behalten.

coccus Näg. und *Pleurococcus* Meneg. Wir treffen diese beiden Algengattungen nach Stahl¹ in den Thallus und Perithecieen von *Polyblastia rugulosa* Mass. nach Neubner² innerhalb der Thallusschüppchen der Calycien und endlich auch nach Krabbe³ in den Anlagen der Cladonien-Podetien. Neubner ist durch eingehende Untersuchungen zu dem sehr interessanten Schlusse gekommen, dass die Umwandlung des *Pleurococcus* in den *Stichococcus* durch die mechanische Einwirkung (Druck) der Hyphen bewirkt werde und dass diese erworbene Eigenschaft, nämlich die *Stichococcus*-Form, vererbt werden könne.⁴ Sei dem übrigens wie ihm wolle, der genetische Zusammenhang von *Pleurococcus* und *Stichococcus* kann gegenwärtig um so mehr als erwiesen angenommen werden, als die Untersuchungen Neubner's durch Stahl und Krabbe ihre volle Bestätigung fanden.

Minder klar liegen die Dinge dann, wenn blaugrüne Algen in einem und demselben Thallus gefunden werden. Dies kommt bei den Collemen, Pannarien, Gloeolichenen etc. nicht eben selten vor, und Forsell hat in seinen Gloeolichenen eine ganze Reihe solcher Fälle zusammengestellt. Ich selbst sah bei *Thermutis velutina* (Ach) Kbr. deutliche Übergänge zwischen *Stigonema* und einer *Gloeocapsa*, und bei *Cora pavonia* (Web.) Fr. ebensolche zwischen *Scytonema* und *Nostoc*, beziehungsweise *Chroococcus*. Wenn ich aber die *Gloeocapsa* oder den *Nostoc* bestimmen sollte, käme ich in Verlegenheit, denn, streng genommen, handelt es sich bei *Thermutis* nur um ein *Gloeocapsa* ähnliches Gebilde, und bei *Cora* ist die Sache noch

¹ Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. II. Über die Bedeutung der Hymnialgonidien, 1877.

² Neubner, Beiträge zur Kenntniss der Calycieen. Flora, 1883, S. 291. Neubner, Untersuchungen über den Thallus und die Fruchtanlage. Die Calycieen. Wissensch. Beilage zum 4. Jahresbericht des königl. Gymnasiums zu Plauen i. V. Ostern, 1893.

³ Krabbe, Entwicklungsgeschichte und Morphologie von *Cladonia*. Leipzig, 1891.

⁴ Es wäre übrigens auch denkbar, dass der *Pleurococcus* unabhängig von jedem Flechtenpilz in der *Stichococcus*-Form variirt, und dass dann im Flechten-thallus unter günstigen Umständen nur eine latente Eigenschaft des *Pleurococcus* zur Entwicklung gelangt. Die Feststellung dieser Thatsache wäre mit Rücksicht auf die Vererbungstheorie von grösster Wichtigkeit.

unklarer. Denn hier gehen die tonnenförmig angeschwollenen, von Hyphen reichlich umstrickten *Scytonema*-Fäden nicht selten in Gebilde über, welche gewissermassen zwischen *Nostoc* und *Chroococcus* die Mitte halten und sich bald mehr dem einen, bald dem anderen Typus nähern, ohne ihn jedoch zu erreichen. Auf eine ähnliche Weise verhält es sich fast immer, wenn in einem Flechtenthallus zwei verschiedene Cyanophyceen gefunden werden. Um zur völligen Sicherheit über den Zusammenhang dieser Formen zu gelangen, wird man wohl zur Isolirung der beiden Algen und zur Cultur derselben ausserhalb des Flechtenthallus schreiten müssen.

Bisher wurden nur solche Flechten in Betracht gezogen, welche mit den bezüglichlichen Algen in einer constanten mutualistischen Symbiose leben. Es gibt aber auch viele Ascomyceten, welche für gewöhnlich als Saprophyten leben und nur gelegentlich, so zu sagen von Fall zu Fall, mit einer Alge in ein temporäres Verhältniss treten und dann mehr oder minder deutliche Thallusschüppchen bilden. Ich habe die in Rede stehenden Ascomyceten Halbflechten¹ genannt und einige derselben genau beschrieben. Die Halbflechten leiten ganz allmählig zu solchen Formen hinüber, bei welchen der Pilz als echter Parasit der Alge auftritt. So schmarotzt z. B. die *Sphaeria Lemaneae* auf *Lemanea fluviatilis* (L.) Ag. Hieher gehören auch *Ephebella Hegetschweileri* Itizs. und *Thermutis velutina* (Ach) Krb.²

¹ Zukal, Halbflechten. Flora, 1891, Heft 1. Zu den Halbflechten rechne ich auch die in meinen »Flechtenstudien« beschriebenen Gattungen *Eolichen* und *Lichenopeziza*, nicht aber *Epigloea*, weil ich letztere bereits von drei verschiedenen Standorten kenne und stets in gleicher Weise entwickelt finde.

² Eine genauere Untersuchung von *Thermutis velutina* (Ach) Kbr. hat mich überzeugt, dass dieser Organismus aus dem Verzeichnisse der Flechten gestrichen und in die Familie der Bulgarien zu den Pilzen versetzt werden muss. Die Anlage der Apothecien schliesst nämlich gewöhnlich mehrere Fäden der Nähralge (*Scytonema Myochrous* [Dillw.] Ag.) ein, die aber im Verlaufe der Entwicklung des Apotheciums immer total zu Grunde gehen, so dass man in dem Hypothecium und Eacipulum nur noch schwache Reste derselben findet. Auch die Protoplasten der vegetativen Fäden leiden unter den Hyphen des Pilzes augenscheinlich, so dass von einer mutualistischen Symbiose wohl nicht mehr die Rede sein kann. Nach dem Resultate meiner Untersuchung kann ich die genannte *Thermutis* nicht einmal als »Halbflechte« ansprechen, sondern muss den Ascomyceten derselben geradezu als Schmarotzerpilz bezeichnen.

Bei diesen Formen ist die Symbiose nämlich entweder schon von allem Anfange eine antagonistische, wie bei *Sphaeria Lemaneeae* (Wor.), oder sie zeigt Anfangs einen indifferenten Charakter, welcher aber später, wenn sich der Pilz zur Fructification anschickt und die Hyphen in die Algenprotoplasten selbst eindringen, entschieden in einen antagonistischen umschlägt. Letzteres ist bei *Ephebella* und *Thermutis* der Fall.

Bei den echten Flechten ist die Symbiose zwischen den beiden Componenten stets eine gegenseitig fördernde oder, um mit de Bary zu reden, eine mutualistische, bei welcher jedoch die Alge insofern benachtheiligt wird, als sie im Flechtenthallus auf alle Propagationsmittel, die im Freien sonst ihre Weiterverbreitung sichern, verzichten muss.

Dabei spielt der Pilz gegenüber der Alge wahrscheinlich eine ähnliche Rolle, wie die Mycorhizen gegenüber den Wurzeln unserer Waldbäume, d. h. er bewahrt die Alge vor Austrocknung und versorgt sie mit Ammoniaksalzen und Nitriten, zu deren Aufnahme und Assimilation er viel besser organisirt ist als sein Symbiot. Die Alge gibt dafür dem Pilze von ihrem Überflusse an Kohlenhydraten ab, die ihre Protoplasten unter dem Einflusse des Sonnenlichtes erzeugen.

Dass bei diesem Verhältnisse die Algen sehr gut gedeihen, zeigt der Augenschein. Es sprechen dafür aber auch ganz bestimmte Beobachtungen. So sah z. B. Stahl¹ die Hymenialgonidien von *Endocarpon pusillum* mächtig anschwellen und ergrünen, sobald die Hyphen mit ihnen in Berührung traten. Auch die verschiedenen *Nostoc*-, *Stigonema*-, *Gloeocapsa*- und *Chroococcus*-Arten werden durch die Symbiose mit dem entsprechenden Flechtenpilz zu einem sehr üppigen Wachsthum angeregt, wie wir bei den Collemen, Epheben und Gloeolichenen täglich sehen können.

Es unterbleibt aber bei den, von den Flechten gefangen genommenen Algen jeder sexuelle Process, ja jede Gonidien- und Sporenbildung. Sie gleichen Slaven, welche gut genährt und gepflegt werden, aber aller Mittel beraubt sind, durch welche sie wieder ihre Freiheit und Selbständigkeit erlangen

¹ Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Heft II, Über die Bedeutung der Hymenialgonidien. Leipzig. 1877.

könnten. Die Thatsache, dass die Gonidien der Flechten wohl Zelltheilung und Wachsthum, und zwar gewöhnlich in üppigster Weise zeigen, aber weder Agamogenesis noch Gamogenesis, ist in einem hohen Grade interessant, doch vom biologischen Standpunkt aus begreiflich. Denn für die Flechte, als physiologische Einheit, wäre es nicht nützlich, wenn ihre Nähralge die Fähigkeit zur Bildung von Reproductionsorganen bewahrt hätte. Denn die Eier und Samenkörper, die Schwärmsporen und ruhenden Sporen der Algen sind fast ausschliesslich dem Wasserleben angepasst und hätten innerhalb des Flechtenthallus nur wenig Aussicht zur Fortentwicklung. Denkt man sich dieselben aber nach aussen entleert, so würde jede solche Entleerung für die Flechte einen Stoff- und Kraftverlust bedeuten. Wir müssen daher in dem zeitweiligen Verlust des Reproductionsvermögens der Gonidien eine, für das Leben der Flechte höchst zweckmässige Anpassung erkennen. Wie wurde aber diese Anpassung erworben, oder mit anderen Worten, wie lässt sich der Verlust des Reproductionsvermögens der gefangen genommenen Algen erklären? Behufs Beantwortung dieser Frage müssen wir uns erinnern, dass die continuirliche Ausbildung, nämlich das auf Zelltheilung und Streckung beruhende Wachsthum im Allgemeinen so lange währt, als die Kräfte, welche das Wachsthum bewirken, den entgegenwirkenden Kräften bedeutend überlegen sind. Nun befinden sich die Algen innerhalb des Flechtenthallus in Bezug auf das Wachsthum in einer sehr günstigen Lage. Sie werden durch den Flechtenpilz vor den Angriffen der Thiere und Pflanzen, sowie vor Austrocknung und allzu grellem Lichte geschützt, ohne im mindesten an der Assimilation und Athmung behindert zu sein, sie sind dem Kampf um's Dasein in einer ähnlichen Weise entrückt, wie ein Diener, für dessen Nahrung, Wohnung und Kleidung sein Herr sorgen muss. Unter solchen Umständen dürfen wir uns nicht darüber wundern, dass die Kräfte, welche das Wachsthum bewirken, den entgegengesetzten Kräften bedeutend überlegen sind.

Da aber nur im umgekehrten Falle, nämlich dann, wenn die Wachsthumsenergie zu erlahmen beginnt, die Entwicklung des Reproductionsvermögens begünstigt wird, so ist es erklär-

lich, wenn letztere so lange unterbleibt, als das Wachsthumsvermögen mit ungeschwächter Kraft fortbesteht. Man könnte hier allerdings einwenden, dass diese letztere Bedingung durchaus nicht immer zutrifft, denn es kommen auch für die langlebigen Flechten Zeiten der Noth und Gefahr, wo das gesammte Wachsthum total unterbrochen werden muss. Letzteres ist namentlich der Fall, wenn die Flechten durch grosse Kälte oder andauernde Hitze ihres ganzen Betriebswassers beraubt werden. Dabei ist aber zu bedenken, dass solche Zeiten der Noth kaum die Anlage von Reproductionsorganen begünstigen dürften. Man könnte auch annehmen, dass das Reproductionsvermögen den Gonidien in Folge fortgesetzten Nichtgebrauches überhaupt verloren gegangen sei. Dem ist jedoch nicht so, denn wenn man die Gonidien künstlich aus dem Thallus befreit und dann unter günstigen Bedingungen cultivirt,¹ so entwickeln sie sofort Reproductionsorgane in einer ganz ähnlichen Weise, wie die freilebenden Algen. Wir haben im Vorhergehenden die auffallendsten Anpassungen und Modificationen berührt, welche die Algen im Flechtenthallus erleiden, es ist aber wahrscheinlich, dass ein genaueres Studium der Chromatophoren, Pyrmoide und des sonstigen Zellinhaltes der Gonidien in Bezug auf die Anpassung an das Leben im Flechtenthallus noch manches interessante Detail zu Tage fördern dürfte.²

¹ Famintzin und Baranetzki, Zur Entwicklungsgeschichte der Gonidien und Zoosporenbildung der Flechten. Botan. Zeitung, 1867, S. 189; Mém. Acad. St. Petersbourg, 7. série, t. XI. Hierher gehört auch der von mir in den »Flechtenstudien« beschriebene Fall. Ein mit *Phialopsis rubra* Krb. besetztes Stämmchen war gefällt, ausgebohrt und als Bestandtheil einer Wasserleitung verwendet worden. Das Wasser überfluthete an mehreren Stellen die Röhre. Durch die allzu grosse Feuchtigkeit ging der Thallus der *Thialopsis* allmählig zu Grunde, während seine Gonidien, die *Trentepohlia*, auf das üppigste weiter vegetirten und in kürzester Zeit Schwärmsporangien bildeten. Forsell hat zwar hervorgehoben, dass man in diesem Falle unmöglich das Wasser für das Zugrundegehen der Flechte verantwortlich machen kann, da es ja Flechten gebe, wie z. B. mehrere Verrucarien, die unter Wasser leben. Mich hat diese Argumentation sehr in Erstaunen gesetzt. Man bedenke, weil sich einige Flechten dem Wasserleben angepasst haben, kann es unmöglich richtig sein, dass die *Phialopsis* durch das Überrieseln der Quelle zu Grunde ging.

² Ich will hier nur auf die den Lichenologen wohl schon vielfach bekannte, aber meines Wissens noch nicht eingehend gewürdigte Thatsache aufmerksam

3. Der Flechtenthallus.

A. Der Hypothallus.

Bei gewissen Krustenflechten kann man bemerken, dass der Thallus von einzelnen, meist dunklen, dendritisch verzweigten Hyphen umgeben wird (Taf. I, 4). In anderen Fällen sitzt der Thallus auf einer bestimmt configurirten, filzartigen Unterlage (Taf. I, 2). Bei noch viel zahlreicheren Krustenflechten löst sich der Umfang oder der Rand des Thallus in einen strahlig fortwachsenden Hyphensaum auf.

Ich möchte nun vorschlagen, jedes dieser mycelartigen Gebilde, unbeschadet seines sonstigen morphologischen Werthes, als Hypothallus zu bezeichnen, sobald nachgewiesen ist, dass aus ihm neue Thallusanlagen hervorgehen oder wenigstens unter besonders günstigen Umständen hervorgehen können.

Die Gebilde des Hypothallus gehen in der freien Natur in mannigfacher Weise in einander über, doch lassen sich immerhin vier Hauptformen unterscheiden. Diese sind: 1. Der echte Prothallus (Protothallus), 2. das Flechtenmycel, 3. die hypothallinischen Anhangsorgane, 4. der myceliare Rand (Thallusrand).

Der Prothallus ist ein Mycel, welches unmittelbar einer Spore oder Conidie¹ seinen Ursprung verdankt. Wir treffen ihn bei *Lecothecium*, *Rhizocarpon*, *Catocarpus* und bei einigen Arten von *Buellia*, *Rinodina*, *Aspicilia* und *Lecanora*.

Streng genommen stellt der vollkommen ausgebildete Prothallus der Flechten nicht mehr das ursprüngliche Mycel dar, so wie es aus der Spore hervorgegangen, denn dieses ist zart und dünnwandig, sondern ein mannigfach umgewandeltes und

machen, dass in manchen Flechten die Gonidien, welche nach Chromatophor und Zellkern ohne alle Zweifel zu den Chlorophyceen gehören, dennoch ganz deutlich blaugrün gefärbt erscheinen. Ich habe diese immerhin frappirende Thatsache bei *Cladonia endiviaefolia* und *Cl. fimbriata*, ferner bei mehreren *Psoroma*-Arten beobachtet, möchte aber nicht verschweigen, dass ich auch ein *Gonium* und mehrere *Scenodesmus*-Familien mit deutlich blaugrünem Colorit zu Gesichte bekam.

¹ Möller hat bekanntlich in Brefeld's Laboratorium zahlreiche Thalli aus »Spermatien« gezogen. Möller, Über die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Münster i. W., 1887; derselbe, Über die sogenannten Spermatien der Ascomyceten. Botan. Zeitung, 1888.

bestimmten Verhältnissen angepasstes Mycel. Denn der typische Prothallus besteht in der Regel aus relativ wenigen, dicken, intensiv gefärbten, dendritisch verzweigten Hyphen, dessen Hauptzweige von einem Punkte ausgehen und nach einzelnen Hauptradien ausstrahlen.

In der Regel schmiegen sich diese Hyphen so dicht an das Substrat an, dass sie ohne Verletzung von demselben nicht abgelöst werden können. Im Centrum dieses dendritischen Mycels sitzen meistens mehrere Thallusanlagen. Bei genauer Nachforschung findet man aber auch Prothallusindividuen, die noch ohne jene Thallusanlage sind. In späterer Zeit befindet sich der Prothallus theils unter den Thallusindividuen, theils am Umfange der ganzen Colonie und zeigt dann nicht selten die Neigung, in strangartige, selbst pseudoparenchymatische Gebilde überzugehen.

Wir können auch ziemlich gut verstehen, warum die Hyphen des Prothallus stark verdickt, durch Flechtensäuren oder andere Farbstoffe gefärbt, dem Substrate angedrückt und dendritisch verzweigt sind.

Vor allem ist es klar, dass sich auf dem Prothallus nicht früher eine Thallusanlage entwickeln kann, bevor die betreffende Nähralge vorhanden ist. Die Nähralge kann aber auf zwei Wegen in den Bereich der Prothallushyphen gelangen. Sie kann nämlich auf dem Substrate bereits vorhanden sein und von den fortwachsenden Prothallushyphen aufgefunden werden, oder sie kann angeflogen kommen. Darüber können aber Jahre vergehen. Deshalb müssen die Hyphen des Prothallus vor Allem einer längeren Lebensdauer angepasst werden.

Daher auch ihre Verdickung, daher auch ihre Befähigung zu einer rein saprophytischen Lebensweise. Sie müssen aber auch mit Schutzmitteln ausgerüstet sein, um den Angriffen der Thiere, namentlich der Schnecken, während eines langen Zeitraumes zu widerstehen. Daher ihre dicken Membranen, daher ihr Anschmiegen an die Unterlage und ihre Färbung¹ durch Flechtensäuren, Harzfarbstoffe etc. Möglicher-

¹ Ich fasse die Flechtensäuren und die Farbstoffe der Flechten als Schutzmittel wider den Thierfrass auf. Die Gründe für diese Anschauung soll in einem späteren Capitel auseinandergesetzt werden.

weise hängt auch die dendritische Verzweigung mit dem Absuchen des Substrates nach der Nähralge zusammen. Wir können auch annehmen, dass die Hyphen, sobald sie in die Nähe der Nähralge gelangen, durch Chemotropismus¹ bestimmt werden, nach derselben hinzuwachsen und sie zu umspinnen.

Gewisse Formen des Prothallus, wie z. B. die von Frank² näher untersuchte der Graphideen, leiten zu der zweiten Gruppe des Hypothallus hinüber, nämlich zu den Flechtenmycelien.

Diese sind so gut wie gar nicht bekannt und werden hier wohl zum erstenmale erwähnt. Ich verstehe darunter einen zarten Hyphencomplex, der meistens von einem alten Flechtenprothallus ausgeht und ganz wie ein gewöhnliches Pilzmycel das Substrat (lockeren Humusboden, Moose, verwittertes Holz) oft fussweit durchwuchert und dabei an einzelnen Stellen neue Thallusanlagen producirt.

Ich fand dieses Mycel zuerst bei *Peltigera venosa*. Hier ging es von einem sehr alten, halbzersetzten Thallusindividuum, und zwar sowohl von der Thallusunterseite, als auch vom Rande aus und erzeugte zahlreiche winzige Thallusschüppchen im Umkreise einer Hand. Später fand ich dann ähnliche Flechtenmycelien oder profus fortwachsende Rhizoiden bei *Solorina saccata*, *Urceolaria scruposa*, *Bilimbia sphaeroides* (Dick) Th. Fr. v. *muscorum*, aber auch bei *Xanthoria parietina* und *Cladonia macilenta*. Ich möchte dieses Mycel mit den Ausläufern der höheren Gewächse vergleichen. In morphologischer Beziehung gehört es wahrscheinlich dem Rhizoidensystem an, welches durch besondere Umstände, namentlich durch das massenhafte Vorkommen der Nähralge auf dem Substrate zu einem profusen Wachsthum in horizontaler Richtung angeregt wird.

Die Hyphen des Flechtenmycels sind dünnwandig und zart, weil sie weder auf eine längere Lebensdauer eingerichtet sind, noch wegen ihrer versteckten Lage innerhalb des Sub-

¹ Siehe Dr. Manabu Miyoshi, Über den Chemotropismus der Pilze. Botan. Zeitung, 1894, Heft 1.

² Frank, Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohn's Beiträge zur Biologie, II.

strates besonderer Schutzmittel bedürfen. Trotzdem sind sie ausserordentlich erfolgreich. Ich zählte z. B. auf einem 12 cm breiten und 38 cm langen Holzstück (einer sogenannten Schindel) an einem einzigen Mycel 172 Thallusschüppchen von *Xanthoria parietina*. Vom biologischen Standpunkte macht die schnelle Entwicklung und Ausbreitung des Flechtenmycels den Eindruck der raschen Ausnützung besonders günstiger Entwicklungsbedingungen durch den Rhizidentheil eines alten Flechten-thallus. Zuweilen, wenn auch selten, vereinigen sich die Mycel-fäden zu strang- und flächenartigen Gebilden, die dann ihre Membranen etwas verdicken und ausdauernd werden. Ich fand diese Form des Flechtenmycels bisher nur bei *Lecanora desertorum* Krphbr.¹ (*Sphaerothallia esculenta* [Nees] Reichardt).

Die dritte Gruppe des Hypothallus wird von der meist dunklen filzigen Hyphenunterlage gebildet, auf welcher der Thallus von *Pannaria*, *Catolechia*, *Decampsia*, *Placodium* etc. aufsitzt. Schwendener² hat diese Hyphengebilde näher untersucht und nachgewiesen, dass sie mit dem Prothallus nichts zu thun haben, sondern als Trichombildungen des Thallus zu den hypothallinischen Anhangsgebilden gerechnet werden müssen. Dies hat auch seine volle Richtigkeit. Ich habe mich aber durch sehr sorgfältige Untersuchungen davon überzeugt, dass auch aus diesem Hyphenfilz neue Thallusschüppchen hervorgehen können, oder mit anderen Worten, dass nach meiner obigen Definition auch dieser Hyphenfilz zu den Hypothallus gerechnet werden muss. Bei *Pannaria* fand ich solche Thallusanlage am Hyphenfilz gar nicht selten, aber immer nur an solchen Localitäten, welche die Entwicklung der Nähralge (*Nostor*) besonders begünstigten (Taf. I, 2). Der Hyphenfilz tritt übrigens bei dieser

¹ Durch die Güte des Herrn Hofraths v. Kerner konnte ich die im Museum des k. k. Universitätsgartens liegenden frischen Exemplare dieser Flechte untersuchen, welche von Stapf in der Nähe Ispahans gesammelt worden waren. Die jüngeren Exemplare sassen noch an den Steinen fest. Bezüglich des Hypothallus von *Sphaerothallia esculenta* siehe auch Reichardt, Über die Manna-flechte, Verhandlungen der k. k. zoolog.-botan. Gesellsch. Wien, 1864 und Krempelhuber, *Lichen esculentus* Pall., ursprünglich eine steinbewohnende Flechte. Ebendasselbst, 1867. Mit einer Tafel.

² Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus. 2. Theil S. 13: »Die hypothallinischen Anhangsgebilde«.

Gattung in zwei verschiedenen Formen auf. Das eine Mal wachsen die meist blau gefärbten Hyphen weit über den Thallusrand hinaus und täuschen durch ihr Anschmiegen an die Unterlage und ihre ganze Verzweigung einen Prothallus vor. Das andere Mal ragen sie nur wenig über den Thallusrand hinaus, bilden aber mehrere Lagen, oft ein ganzes Dickicht, dessen starre Spitzen alle nach aussen gerichtet sind. Aber auch in diesen dichten Büscheln fand ich, und zwar sowohl bei einheimischen, als auch bei exotischen Arten neue Thallusschüppchen, die unter deutlicher Beteiligung der Büschelhyphen entstanden waren. Das Gleiche konnte ich, wenn auch seltener, bei *Catolechia pulchella* (Schrad.) Th. Fr., *Placodium dedaleum* v. *terrestris* Lojka, *Decampia Hookeri* Batt. und *Catopyrenium cinereum* (Pers.) Kbr. constatiren.

Es kann daher kein Zweifel darüber obwalten, dass aus der filzigen Unterlage der genannten Flechten zuweilen neue Thallusschuppen hervorgehen. Ob aber gerade hierin die biologische Bedeutung des Filzes zu suchen ist, möchte ich sehr bezweifeln. Denn es ist klar, dass Flechten, welche auf einer dicken filzigen Unterlage ruhen, sich in einer ähnlichen Lage befinden, wie ein Thallus, der auf einer Schichte Filtrirpapier liegt. Durchfeuchtet man letzteres, so hält es die Feuchtigkeit wegen seiner grossen Capillarität lange fest. Es dürfte also die Bedeutung des besprochenen Hyphenfilzes hauptsächlich in dieser Richtung zu suchen sein. Über die biologische Bedeutung des Hyphendickichtes bei *Pannaria*, welches seine starren Spitzen gleich ebenso vielen Pfählen nach aussen wendet, will ich an einem anderen Orte meine Meinung abgeben.

Die vierte Gruppe des Hypothallus bilden die (Taf. I, 2 a) in centrifugaler Richtung fortwachsenden Randhyphen vieler Krustenflechten aus den Familien der Lecanoreen, Lecideen und Verrucarieen.

Es mag auffallen, dass ich diese Randhyphen, welche nach de Bary¹ und Frank² zum Thallus gehören, hier als

¹ De Bary, Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, S. 435. Dasselbst auch eine Zeichnung.

² Frank, Über die biologischen Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Cohn's Biologie, II.

vierte Gruppe des Hypothallus anführe. Es geschieht dies aber nur in Einklang mit meiner oben gegebenen Definition des Hypothallus und mit Rücksicht auf den Umstand, dass aus diesen Randhyphen fortwährend neue Thallusanlagen entstehen. Die morphologische Bedeutung der Randhyphen, sowie die Wahrscheinlichkeit,¹ dass die Gonidiennester der Thallusanlagen von den Randhyphen selbst in die Randzone transportirt werden, kann die obige Auffassung nicht alteriren. Übrigens bedecken die Randhyphen einzelner Arten von *Pertusaria*, *Lecanora* und *Lecidea*, besonders in feuchten Wäldern, oft eine Kreisfläche von 6—8 cm im Durchmesser, während im Centrum des Kreises der eigentliche Thallus nur erst wenige Quadratmillimeter überzieht. In diesen Fällen machen dann die Hyphen der Randzone in der That den Eindruck eines Hypothallus. Für den Biologen ist es gewiss interessant, dass die äussersten und folglich auch zartesten Spitzen dieser Randhyphen, wie Frank hervorgehoben hat, wo möglich in das Periderm versteckt werden, und dass sie erst dann hervorbrechen, wenn sie dicker und widerstandsfähiger geworden sind. In vielen Fällen, z. B. bei *Lecanora subfusca* (L.) Ach f. *geographica* Mass., *Sporastatia Morio* Krb.² und *Stenhammamarra turgida* (Ach) Krb. etc. imprägniren sich die Membranen der Randhyphen mit einem schwarzen oder jedenfalls dunklen Farbstoff und bilden dann um die Peripherie des Thallus eine schwarze verwaschene Linie. Die Deutung dieser Thatsachen soll jedoch erst in einem späteren Capitel versucht werden.

¹ Vollkommen sichere Untersuchungen liegen über diesen Punkt allerdings noch nicht vor. Allein man sieht häufig, dass die Gonidiennester in der Randzone, wo bei den Krustenflechten oft ein plötzliches lebhaftes Wachstum der Hyphen in radialer Richtung eintritt, in die Länge gezogen werden, und zwar in der Richtung der Hyphen, während die Gonidiennester in dem älteren Theil des Thallus durchgehends die rundliche Form zeigen. Besonders deutlich zeigt diese Verhältnisse der entkalkte Thallusrand von *Manzonina Cantiana* Garov. Ich empfehle daher dieses Object allen denjenigen, welche sich mit der Frage des Gonidientransportes durch die Hyphen näher beschäftigen wollen.

² Bezüglich des schwarzen Randes von *Sporastatia Morio* siehe Schwendener, Über den angeblichen Prothallus der Krustenflechten. Flora, 1866, S. 401.

B. Der Thallus.

1. Der endogene Thallus.

(Tafel III, 3.)

Bei einer kleinen Anzahl von Flechten verlaufen die Hyphen des Flechtenpilzes im Innern der Nähralge, so dass also die Rinde der Flechte, d. h. die äussere Umgrenzung, nicht durch die Hyphen, sondern durch die Algenmembrane gebildet wird, wobei letztere oft merkwürdige Umwandlungen erleidet (*Phylliscum*). Die Pykniden und Ascomata dieser Flechten können aus dem Algenhallus hervorbrechen oder auch nicht.

Ich will den Thallus dieser kleinen Flechtengruppe endogenen Thallus nennen, im Gegensatze zu den übrigen Flechten, bei welchen die Pilzhypen von aussen her die Nähralge einschliessen, die also exogenen Thallus besitzen.

Zu den Flechten mit endogenem Thallus rechne ich *Epigloea*,¹ *Ephebe*, *Phylliscum*, *Psorotichia*, *Plectospora*, *Omphalaria*, *Physma*, *Collema*, *Synechoblastus*, *Lepidocollema*²

¹ Zukal, *Epigloea bactrospora*. (Eine neue Gallertflechte mit chlorophyllhaltigen Gonidien.) Österr. botan. Zeitschrift, 1890, Nr. 9.

² Diese Gattung, welche in einer höchst lehrreichen Weise die Genera *Pannaria* und *Collema* mit einander verknüpft, wurde bekanntlich von Wainio aufgestellt (Étude sur la classification naturelle et la Morphologie des Lichens du Brésil, p. 231) und besteht gegenwärtig aus einer Species. Von einer zweiten Species, die ich im Wiener Hofmuseum aufgefunden habe, gebe ich im Nachfolgenden die Diagnose.

Lepidocollema Wainii nov. spec. (Taf. II, Fig. 8 und 10).

Thallus collemaartig, grossblättrig, gelappt, trocken weisslichgrau, einem schmutzig blauen, aus verdickten Hyphen bestehenden Hypothallus aufsitzend und von demselben saumartig umgeben. Lappen angedrückt, abgerundet, am Umfange lappig eingeschnitten, etwa 1—2 cm lang und 0·5—1 cm breit. Gonidien blass blaugrün, aus *Nostor*-Schnüren bestehend. Zellen des *Nostor* gestreckt elliptisch, 11—14 μ lang und 5—6 μ breit. Heterocysten breit elliptisch, etwa 10 μ lang und 7—8 μ breit.

Hyphen zart, etwa 2·8 μ dick, in den Durchlüftungsspalten des Thallus oft strangartig aneinanderliegend, sonst wie bei *Collema*.

Apothecien rothbraun, etwa 1·5—2 mm breit, reif flach scheibenförmig, mit ganzrandigem Eacipulum thallodes. Hypothecium faserig, etwa 10—12 μ breit.

u. s. w. Bei diesen Flechten wird der ganze Habitus offenbar durch die Nähralge bestimmt. Doch wird auch umgekehrt die Nähralge durch den eingedrungenen Flechtenpilz zum mächtigen Wachsthum angeregt. Wenn man z. B. einen besonders üppigen *Nostoc*- oder *Stigonema*-Rasen findet, so kann man mit Sicherheit darauf rechnen, im Algenhallus zahlreiche Pilzhyphen vorzufinden. Bei den endogenen Flechten kann man makroskopisch oft nicht mehr unterscheiden, wo die Flechte aufhört und wo die Alge beginnt. So lebt z. B. der Flechtenpilz *Epigloea bactrospora* Zuk. mit der Nähralge *Palmella botryoides* Ktz. Diese überzieht manches Holzwerk oft in handgrossen Flächen. Der Thallus der *Epigloea* bedeckt aber innerhalb dieser Fläche selten mehr als einen cm^2 . Er reicht ebenso weit, als die Hyphen des Flechtenpilzes reichen,

Das unter dem Hypothecium liegende Eacipulum proprium ist gelblich, engmaschig, pseudoparenchymatisch und besteht aus gestreckten, dickwandigen, mit Luft erfüllten Zellen und ist etwa so breit wie die Hymenialschichte.

Sporenschläuche breit keulenförmig, oben kaum verdickt, circa 58 μ lang und 24—26 μ breit, achtsporig.

Sporen schief zweireihig, elliptisch, farblos, glatt, 15—16 μ lang und 5—6 μ breit. Sie werden von derben, papillösen, oft schraubig gedrehten Gallert-hüllen umgeben und messen dann 24 μ in der Länge und 13 μ in der Breite.

Paraphysen deutlich gegliedert, etwa 2—2.8 μ breit, aber nur wenig verdickt.

Pykniden zartwandig, farblos, kugelig, flaschenförmig, ganz in den Thallus versenkt, etwa 180 μ im Durchmesser, mit einem schwarzblauen Fleck über der Mündung.

Sterigmen gerade, unverzweigt, an der Spitze die Conidien abschnürend. Letztere sind stäbchenförmig, an den Enden etwas zugespitzt und etwa 2.9 bis 3.8 μ lang und 1.7 μ breit, farblos.

Die im Herbarium des Wiener kaiserl. Hofmuseums erliegenden Exemplare dieser Flechte wurden auf der Expedition der Fregatte Novara von Jellinek gesammelt, und zwar in den Urwäldern von Tahiti.

Die Oberfläche der Flechte wird zuweilen von einer *Scytonema* bekleidet, die auch theilweise in den Thallus eindringt und hier von den Hyphen cephalodienartig umspinnen werden kann. Bei der Betrachtung von Querschnitten der Flechte unter sehr starker Vergrösserung kann man zuweilen den Eindruck empfangen, dass die *Nostor*-Schnüre aus den Hyphen hervorgehen. Diese Täuschung entsteht dann besonders leicht, wenn die *Nostor*-Zellen sehr langgestreckt und blass sind. Die Anwendung von Reagentien, insbesondere von Jod und Chlorzinkjodid klärt jedoch alsbald den wahren Sachverhalt auf.

jenseits dieser Hyphen beginnt die Region der Alge. Ähnlich verhält es sich oft in den Polstern von *Stigonema mamillosum* Ag.

In den Basaltheilen von *Ephebe* und *Plectospora* kommt es nicht selten vor, dass die Algenprotoplasten sammt ihren Membranen oft ganz verschwunden sind, und dass die Flechte durch die verdickten und gefärbten Hyphen des Pilzes gestützt werden muss, um vor dem Fallen bewahrt zu werden. An diesen Stellen treten selbstverständlich die Hyphen nach aussen und bilden zuweilen selbst ein Pseudoparenchym.

Wie überall in der Natur, gibt es auch zwischen den endogenen und exogenen Flechtenthallus Übergänge. Bei *Synechoblastus* z. B. stehen die Hyphen an der oberen Thallusseite schon so dicht, dass nur noch ein kleiner Schritt (nämlich die Verflechtung) nöthig wäre, um eine Rinde aus Hyphen zu erzeugen.

2. Der exogene Thallus.

(Tafel II, 1—8).

Hierher gehören die Hymenolichenen, ferner *Cystocoleus*, *Coenogonium*, *Chiodecton*, *Leptogium*, *Mallotium*, *Polychidium* und das Heer der übrigen Krusten-, Laub- und Strauchflechten. Die grosse Mannigfaltigkeit der exogenen Thallusformen wirkt geradezu verwirrend und es ist ein schwieriges Unternehmen, diese bunte Mannigfaltigkeit übersichtlich zu gruppieren.

Wenn ich im Folgenden diese Gruppierung doch versuche, so rechne ich dabei auf die Nachsicht der Fachgenossen.

Der exogene Flechtenthallus zeigt entweder einen mycelartigen Habitus oder nicht. Ist das erstere der Fall, so bleibt der Thallus gewissermassen auf der Stufe des Mycels stehen und unterscheidet sich von dem echten Pilzmycel nur dadurch, dass zwischen den Mycelfäden noch die Nähralge eingestreut liegt. Hierher gehören alle soredialen Anflüge und der Thallus leprosus vel pulverulentus der Lichenologen, ferner der Thallus von *Arthonia*, *Graphis*, *Arthopyrenia*, *Microthelia*, *Leptorhaphis* etc. Ich will diesen Thallus Th. myceliformis nennen. Derselbe ist nicht auf eine bestimmte Ordnung beschränkt, sondern er kann bei den Flechten der verschiedensten Familien auftreten.

So fand ich ihn z. B. als Thallus pulverulentus bei *Usnea barbata*, *Placodium circinatum* (Per.) Krb., *Cladonia pyxidata* (L.) Fr., *Xanthoria parietina*, *Parmelia caperata* (L.) Ach., *P. conspersa* (Ehrh.) Ach., *Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach., *Pannaria triptophylla* (Ac.) Mass., *Pertusaria communis* D. C., *Bilimbia sphaeroides* (Dicks.) Th. Fr. v. *muscorum* Krb., *Thalloedema candidum* (Web.) Krb., *Calycium chlorinum* (Ach.) Krb., *Coniocybe furfuracea* (L.) Ach.

Wenn der Thallus myceliformis ausdauern soll, so wird er entweder, so lange er jung ist, unter das Periderm versteckt, wie bei den Graphideen, oder seine Hyphen werden verdickt und durch Flechtensäuren oder durch andere Farbstoffe geschützt. Die weissen, grauen, gelben, bläulichen oder orangeroten Soredienanflüge überziehen das Substrat oft meterweit und geben nicht selten ganzen Felsmassen ein bestimmtes Colorit. Der Thallus myceliformis kann unter günstigen Umständen leicht in den berindeten Flechtenthallus, in den Th. corticatus übergehen. Letzterer wird durch die aus Hyphen construierte Rinde charakterisirt. Die Hyphenrinde ist meistens interstitienlos und wird wenigstens auf der Oberseite des Thallus entwickelt. Der Rindenbildung wohnt insoferne eine grosse morphologische Bedeutung inne, als sie gewöhnlich eine Differenzirung des Thallus in eine Rinden-, Gonidien und Markschichte zur unmittelbaren Folge hat.

Wenn die Thallusanlage bis zur Berindung vorgeschritten ist, kann die weitere Entwicklung einen zweifachen Verlauf nehmen. Es kann nämlich der Rand des Thallus ebenfalls berindet und dadurch der ganze Thallus gewissermassen individualisirt werden, oder es bleibt der Thallusrand offen und unberindet und besteht dann aus mehreren Lagen strahlig verlaufender Hyphen.

Der berindete Thallus zerfällt daher wieder in einen Thallus mit geschlossenem Rande und in einen solchen mit offenem hyphösen Rande. Ersteren will ich Thallus distinctus und letzteren Th. conglomeratus nennen. Der Thallus distinctus kann seiner Grösse nach sehr verschieden sein. Oft bedeckt er nur wenige Quadratmillimeter, zuweilen wird er handgross und darüber.

Hier muss auch der Umstand Erwähnung finden, dass häufig viele Anlagen dieser Thallusform dicht neben einander und fast gleichzeitig entstehen. Dies ist besonders dann der Fall, wenn diese Thallusanlagen aus einem gemeinschaftlichen Hypothallus hervorgehen. Sobald sich dann später jede Thallusanlage zu einem vollständig geschlossenen Thallus ausgebildet, so hat man eigentlich, wie schon von Schwendener¹ hervorgehoben wurde, ebenso viele Thallusindividuen vor sich, als Anlagen zum geschlossenen Thallus vorgeschritten sind. Die Grösse der einzelnen Thallusindividuen hängt von dem Charakter der Art ab und kann bei der Beurtheilung der Frage, ob ein Thallusgebilde ein Individuum sei oder nicht, kaum in Betracht kommen.

Da nun aber jedes Thallusindividuum zugleich als eine Flechtenindividualität aufgefasst werden muss, so stellen sämtliche aus einem Hypothallus hervorgegangene Thallusindividuen eigentlich eine Flechtencolonie dar. Man könnte vielleicht glauben, dass für diesen Fall der Namen Flechtenstock passender wäre, allein dem ist nicht so. Denn in vielen Fällen geht im Laufe der individuellen Entwicklung der Hypothallus zu Grunde, und die Flechtenindividuen besitzen dann kein gemeinschaftliches Band mehr, auch fehlt ihnen der gemeinsame Ernährungscanal. Allerdings kommen auch wieder anderseits Verschmelzungen und theilweise Verwachsungen der Thallusindividuen, besonders in der Basalregion, gar nicht selten vor. Die beschreibende Lichenologie ist jedoch auf die subtile Unterscheidung von Individuen und Colonien nicht eingegangen. Sie nennt einfach eine Colonie kleiner, warzenförmiger oder kuchenartiger Thallusindividuen einen Thallus areolatus, wenn die Individuen grösser und schuppenförmig sind, einen Thallus squamosus, sind sie blattartig, Thallus foliaceus, wenn strauchförmig, Th. fruticosus.

Bei dem blattartigen Thallus setzt sie höchstens zur Erläuterung die Worte monophyllus oder polyphyllus hinzu. Der Thallus areolatus ist besonders schön bei den Flechten mit

¹ Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus. 2. Theil, S. 14: Das Flechtenindividuum.

bleibendem Hypothallus entwickelt, z. B. bei *Rhizocarpon*, *Catocarpus* und manchen Arten von *Buellia* und *Lecothecium*. In letzterer Gattung geht der Thallus areolatus in die Abart coralloideus über.

Der Th. squamosus kommt besonders bei den grösseren Krustenflechten, wie z. B. bei den Pannarien und Lecanoreen vor. Er geht allmählig in den Th. foliaceus über, der die Blattflechten charakterisirt. Dieselben sind entweder beiderseits berindet, wie *Cetraria*, *Parmelia*, *Xanthoria*, *Physcia*, *Tornabenia* (*Thelochistes*), *Sticta*, *Umbilicaria*, *Gyrophora*, *Endocarpon* etc. oder es ist nur die Oberseite berindet, wie bei *Peltigera*, *Nephroma*, *Solorina* etc.

Der Thallus der letzteren unterscheidet sich von den grossschuppigen Formen nur durch die Grösse und Gestalt. Auch der blattartige Thallus geht leicht in die nächst höhere Form, nämlich in die strauchartige über (*Parmelia stygia* v. *lanata*).

Der Th. fruticosus kann aufrecht oder hängend, stielrund oder bandförmig, regelmässig oder unregelmässig verzweigt sein. Bei ihm tritt die Neigung der Flechtenpilzmycelien zur Strangbildung oft recht deutlich zu Tage. Dies gilt insbesondere für *Usnea*, *Bryopogon*, *Alectoria*, *Cornicularia*, *Ramalina*, *Euernia*, *Stereocaulon* und *Cladonia*. Bei *Stereocaulon* tritt eine Differenzirung des ursprünglichen gonidienführenden Th. myceliformis in eine horizontale Kruste und in die aufstrebenden Pseudopodetien, d. h. in einen strangartigen Theil ein. Der nicht strangartige Thallus kann zu einer ausdauernden Kruste werden oder auch verschwinden — je nach den Arten. Die Stränge der Pseudopodetien gehen nicht aus einer besonderen Anlage hervor, sondern entstehen im Th. myceliformis durch blosses Aneinanderlegen gewisser Hyphen (Taf. I, 7 a).

Am merkwürdigsten verhält sich jedoch der Thallus der Cladonien. Hier entwickelt sich aus soredialen Anflügen (Th. myceliformis), seltener aus einem Hypothallus ein Th. corticatus, der je nach der Species krustig, schuppig, blattartig, ja selbst strauchförmig sein kann. Dieser Thallus entspricht also dem echten Thallus der Krusten-, beziehungsweise der Laub- und Strauchflechten. Aus diesem Thallus gehen nun, wie

Krabbe¹ festgestellt hat, aus eigenen Anlagen (Primordialknäueln) die Podetien hervor. Letztere können die Form eines einfachen Fruchtkörperstieles oder Trägers haben; in vielen Fällen verzweigt und verwandelt sich aber dieser Apotheciumstiel auf das mannigfaltigste. Die bekannte Rennthierflechte ist z. B. in toto nichts anderes als ein solcher verzweigter Fruchtträger. Bei den Cladonien verwandelt sich daher die Ascusbehälteranlage in ein Stroma, das die Fähigkeit besitzt, in der mannigfaltigsten Weise auszusprossen, aus angeflogenen Soredien oder Gonidien Thallusschüppchen zu bilden und je nach Umständen Gonidienbehälter oder Ascomata hervorzubringen.

Da aber nach unserer im ersten Capitel begründeten Anschauung der Ascusbehälter der Ascomyceten seinem innersten Wesen nach auch nichts anderes ist, als ein Mycelspross, so können uns selbst die merkwürdigsten Metamorphosen des Cladonien-Apotheciums nicht in Erstaunen setzen. Von den Pseudopodetien der Gattung *Stereocaulon* unterscheiden sich die Podetien von *Cladonia* hauptsächlich durch den Umstand, dass letztere umgewandelte Apothecienanlagen, also gewissermassen Sprosse zweiten Grades sind, während die Pseudopodetien von *Stereocaulon* gewöhnliche Mycelspresse, also Sprosse ersten Grades vorstellen.

Wir verlassen nun den Thallus distinctus, um den Thallus conglomeratus etwas näher zu betrachten. Letzterer entsteht, wenn sich die zahlreichen, aus einem Hypothallus hervorgehenden Thallusanlagen nicht isolirt weiter entwickeln, sondern im Gegentheil zu einem einzigen Ganzen verschmelzen. Der Rand dieser Thallusform besteht aus mehreren Lagen von Hyphen, welche in radialer Richtung strahlig weiterwachsen. In demselben Verhältnisse aber, als der Rand des verschmolzenen

¹ Krabbe, Entwicklung, Sprossung und Theilung einiger Flechtenapothecien. Botan. Zeitung, 1882; derselbe, Entwicklungsgeschichte und Morphologie von *Cladonia*. Leipzig, 1891; derselbe, Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cladonien. Ber. d. d. botan. Gesellsch., I. Bd., S. 64. Nach Schluss dieses Capitels ist mir noch die Abhandlung von Reinke, Abhandlungen über Flechten. I. Das Podetium von *Cladonia* (Pringsheim's Jahresbücher, 26. Bd., 3. Heft) untergekommen. Ich finde aber nicht, dass ich an meinem Texte irgend etwas zu ändern hätte.

Thallus vorwärts rückt, dürften einzelne Algenhäufchen der sich rasch vermehrenden Nähralge von den Hyphen ergriffen und nach der Randzone hin transportirt werden. Aus diesen Algenhäufchen entstehen nun neue Thallusanlagen, die wieder mit einander verschmelzen, und dies geht so fort, bis äussere Umstände oder der Artcharakter dem Spitzenwachsthum der Hyphen in der Randzone ein Ende setzen. Wir treffen den Thallus conglomeratus bei den meisten Krustenflechten und der Thallus crustaceus der Lichenologen gehört grösstentheils hieher. Die Kruste kann äusserlich glatt (laevigatus) oder körnig (granulatus) oder warzig (verrucosus) sein. Sie kann aber auch durch Zerreissungen, sowie durch andere Wachsthumsvorgänge scheinbar gefeldert werden. Da diese Felderung aber eine unechte ist, so sollte der Ausdruck areolatus nicht auf dieselbe angewendet, sondern durch die Ausdrücke pseudoareolatus oder areolato-diffractus ersetzt werden.

Ich darf wohl an dieser Stelle daran erinnern, dass die echte Felderung dadurch zu Stande kommt, dass viele krustige Flechtenindividuen gleichzeitig und dicht neben einander auf einem gemeinschaftlichen Hypothallus entstehen, wie z. B. bei *Rhizocarpon*.

Ich will nun die Gruppierung der verschiedenen Formen des Flechtenthallus hier kurz recapituliren.

I. Endogener Thallus (*Ephebe*, *Epigloea*, *Phylliscum*, *Omphalaria*, *Physma*, *Collema* etc.).

II. Exogener Thallus (*Hymenolichenes*, *Cystocoleus*, *Coenogonium*, *Chiodecton*, *Leptogium*, *Mallotium*, *Polychidium* etc.).

Der exogene Thallus zerfällt wieder *a*) in den Thallus myceliformis (Thallus Graphidearum, Th pulverulentus vel leprosus) und *b*) in den Thallus corticatus.

Letzterer trennt sich wieder α) in den Thallus conglomeratus (crusta oder Th. crustaceus) und β) in den Thallus distinctus.

Der geschlossene und streng individualisirte Thallus zerfällt dann wieder 1. in den Th. areolatus, 2. Th. squamosus, 3. Th. foliaceus, 4. Th. fruticosus.

Der gegebene Gruppierungsversuch bezweckt ausschliesslich eine leichtere Übersicht über die sehr verwickelten Thallusformen vom rein morphologischen Standpunkte aus.

Als causa dividendi habe ich das Verhalten der Hyphen im Flechtenthallus überall festgehalten. Auf die Systematik kann diese Eintheilung schon deshalb keinen Einfluss üben, weil die natürliche Gruppierung der Flechten, soweit eine solche überhaupt möglich ist, nicht von dem Thallus, sondern von carpologischen Merkmalen abhängt. So würde z. B. die natürliche Gruppe der Cladonien, wenn man den Thallus in Betracht zieht, nach Krabbe theils zu den Krustenflechten, theils zu den Laub- und theils zu den Strauchflechten gerechnet werden müssen.

Ähnliches zeigt uns die natürliche Gruppe der *Coniocarpeae* (Meyer) Wainio mit den Sphaerophoreen, Tylophoreen und Calycieen, und der *Collemae* (Gray) Wainio mit *Leptogium*, *Collema*, *Cryptothele*, *Pyrenopsis*, *Ephebe* etc. Wenn man sich ausserdem fragt, was drückt anderen Flechtenfamilien, wie den Usneen, Ramalinen, Lecideen, Lecanoren, Peltideen, Sticten, Urceolarien, Pertusarien, Buellien, Graphideen etc. den Stempel der Natürlichkeit auf, so muss man, wenn man nicht durch irgend ein anderes System präoccupirt ist, antworten: der Ascusbehälter. Ist letzterer nicht bekannt, so kann man mit einem Flechtenthallus überhaupt nichts anfangen und muss ihn in die Lichenes imperfecti stellen, wie z. B. *Lepraria*, *Siphula* etc.

Das Gesagte schliesst aber nicht aus, dass die Nähralge in einzelnen Fällen einen wichtigen Gattungscharakter abzugeben im Stande ist, wie z. B. bei *Peltigera* und *Peltidea*, *Nephromium* und *Nephroma*, *Solorina* und *Solorinina* etc. Nur glaube ich nicht, dass man mit einem reinen Gonidiensystem eine natürliche Gruppierung der Flechten erreichen kann. Von allen Systemen, die ich kenne, scheint mir das von Wainio¹ der natürlichen Gruppierung der Flechten am meisten zu entsprechen. Ich halte also dieses System oder wenigstens ein ähnliches für das Flechtensystem der Zukunft.²

¹ Wainio, Étude sur la classification naturelle et la Morphologie des Lichens du Brésil. Helsingfors, 1890.

² Ich habe soeben ganz offen meine Meinung über die Gonidiensysteme ausgesprochen, obwohl ich bereitwillig zugebe, dass auch im Rahmen eines Gonidiensystems sehr Hervorragendes geleistet werden kann (siehe Th. Fries).

Der Epithallus.

Bei einigen Krustenflechten, wie z. B. *Verrucaria purpurascens* (Hoffm.) Krb., *Manzonina Cantiana* Garov., *Hymenelia coerulea* Kplhbr., *Lecidea coerulea* Kplhbr., *Aspicilia flavida* v. *coerulea* (Hepp.) Arn. etc. wird die gewöhnliche, normale Rinde noch von einer dicken, kurzgliederigen, farbigen Deckhyphe in der Form eines lockeren Netzes überzogen. Am Thallusrande, ferner in der Nähe der Apothecien und Pykniden, schieben sich die Fäden der Deckhyphe gewöhnlich etwas enger zusammen und deshalb erscheint auch an diesen Stellen die Färbung der Flechte etwas lebhafter (Taf. I, 1 und 5). Eine ähnliche dicke, torulöse Hyphe von brauner oder schwärzlicher Färbung überzieht in verschiedenen Linien, aber immer sehr locker, den Thallus von zahlreichen Arten der Gattungen *Lithoidea*, *Polyblastia*, *Amphoridium* etc.

Was auf systematischem Gebiete gegenwärtig am meisten noth thut, ist die einheitliche Behandlung und Revision der Gattungen und der — Nomenclatur. Wer dies leisten würde, könnte des allgemeinen Beifalles sicher sein, selbst wenn er auf dem Boden eines Gonidiensystems stünde. Im Übrigen halte ich an meiner in den »Flechtenstudien« näher begründeten Behauptung fest, dass es für die Flechten kein natürliches System geben kann. Denn die Flechten sind nicht monophyletischen Ursprunges, sondern polyphyletischer Natur, und dies sagt genug. Wenn es aber auch für die Flechten keinen Stammbaum geben kann, so haben sie doch Stammbäume, d. h. sie besitzen zahlreiche natürliche Gruppen, die wahrscheinlich seit der Secundärzeit der Erde einer selbständigen phylogenetischen Entwicklung unterliegen. Letztere ist so gross, dass ich die Frage, ob es nicht zweckmässig wäre, die Classe der Flechten ganz aufzulassen, mit einem unbedingten Nein beantworten würde. Denn die Flechten sind eben so eigenartige Organismen, dass ihre zahlreichen morphologischen und physiologischen Eigenthümlichkeiten nur dann leicht begriffen werden können, wenn man sie fleissig unter einander vergleicht und als ein Ganzes behandelt. Die Eintheilung der Flechten bei den verschiedenen Ascomycetengruppen würde übrigens praktisch gar nicht durchführbar sein, denn die carpologischen Merkmale, auf welchen die Systematik der Ascomyceten basirt, sind im Laufe der phylogenetischen Entwicklung, bis auf die Sporen hinab, derartig modificirt und verwischt worden, dass an eine richtige Einrangirung gar nicht zu denken ist. — Über die Stellung der Flechten im Systeme siehe auch 1. Reinke, Abhandlungen über Flechten, 2. Pringsheim's Jahrbücher, 26. Bd., Heft 3, S. 524. Da sich die Anschauungen Reinke's (über diesen speciellen Punkt) mit den meinigen nahezu decken, so habe ich der obigen Erörterung wieder nichts beizufügen.

Die äussersten Zweigspitzen des Thallus von *Alectoria ochroleuca* (Ehrh.) Nyl., *Cladonia stellata* Krb., *Cl. amau-rocræa* (Flk.) Schaer., *Cl. rangiferina* v. *arbuscula* (Woll.) Krb. sind in der Regel viel dunkler gefärbt, als der übrige Theil des Thallus. Bei *Ramalina carpathica*, *Neuropogon, Taylora* Nyl. (Taf. I, 3 a) (Feuerland) und *N. melaxanthus* Nyl. (Neuseeland) sind diese Spitzen schön blau und es zeigt auch der übrige Thallus zahlreiche blaue Flecke und Tupfen.

Bei *Parmelia physodes* (L.) Ach., *P. laevigata* (Brasilien), *P. perforata* (Ach.) Nyl. (Canada), *P. encausta* (Smrft.) Nyl., *Menegazzia pertusa* (Schröd.) Mass., *Lecanora atra* (Huds.) Ach., *Placodium daedaleum* Lojk. und *Pl. inflatum* Krb. findet man zuweilen auf der Oberseite ähnliche schwarze Flecke, welche oft recht zahlreich werden und das Habitusbild der Flechte ganz verändern können.

Viele Krustenflechten, wie z. B. *Lecanora subfusa* (L.) Ach. v. *geographica* (Mass.), bei *Verrucaria calciseda* D. C., *Sporastatia*, *Morio* Krb., *Sp. testudinea* (Ach.), *Opegrapha horistica* (Lght.) Stern, *O. zonata* Krb. u. s. w. umgeben ihren Thallus mit einer verwaschenen schwärzlichen Linie, die an die Grenzen der Länder auf unseren Landkarten erinnert. Bei *Verrucaria calciseda* und einigen anderen Krustenflechten treten ausser der schwarzen Grenzlinie, noch ähnliche schwarze Linien und Flecke in unregelmässiger Weise über den Thallus zerstreut auf.

Ich fasse alle diese eben erwähnten Erscheinungen unter der Bezeichnung Epithallus zusammen.

Die Erklärung der biologischen Bedeutung des Epithallus soll an einer anderen Stelle versucht werden.¹

¹ Um Missverständnissen vorzubeugen muss hier ausdrücklich hervorgehoben werden, dass die Hyphen des Epithallus in morphologischer Beziehung nicht etwa Trichombildungen sind, obwohl sie ganz diesen Eindruck machen, sondern die Sache ist vielmehr so, dass ganz gewöhnliche Rindenhyphen sich verdicken, ihre Membran mit Farbstoffen imprägniren, kurzgliederig werden, kurz in einer Weise umwandeln, dass sie ein ganz anderes Aussehen gewinnen als ihre Schwestern. Wenn man aber ihre Entwicklung studirt, so findet man alle möglichen Übergänge zwischen ihnen und den gewöhnlichen Rindenhyphen, so dass über ihre Herkunft kein Zweifel obwalten kann.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

- Fig. 1. Randstück des Thallus von *Manzonia Cantiana* Garov. mit Epithallus, Apothecien und Spermogonien (Pykniden). Bei *a* geht ein Riss durch den Thallus, welcher von den Epithallushyphen überdeckt worden ist. 150.
- Fig. 2. Ein Stück Hypothallus von *Pannaria coeruleobadia* (Schars) Schl mit einer Thallusanlage bei *a*. 200.
- Fig. 3. Blaugefärbte Spitze des Thallus von *Neuropogon Taylori* Nyl., aus Feuerland. 200.
- Fig. 4. Hypothallus von *Catocarpus chionophilus* Th. Fr. mit einer Thallusanlage im Centrum. 30.
- Fig. 5. Junger Thallus von *Verrucaria purpurascens* (Hoffm.) Kbr. mit stark entwickeltem Epithallus. 200.
- Fig. 6. Thallusfragment von *Physcia villosa* Dub., aus Lima. Die ganze Oberfläche ist mit stark hygroskopischen und energisch wasserleitenden Trichomen besetzt. 90.
- Fig. 7. Junges Pseudopodetium von *Stereocaulon nanum* Ach. Bei *a* entwickelt sich dasselbe durch Strangbildung aus den Hyphen des soredialen Thallus. 200.

Tafel II.

- Fig. 1. Querschnitt durch den Thallus von *Oropogon Loxensis* Nyl., aus Mexiko. Bei *a* vermittelt eine verdünnte Hautstelle die Communication der äusseren Luft mit der des Markes. Die mechanisch widerstandsfähigsten Elemente liegen hier an der äussersten Peripherie des Hohlzylinders. 200.
- Fig. 2. Halber Querschnitt durch den Thallus von *Usnea barbata* (L.) Fr *a* Athemloch, *b* Mechanischer Strang. 200.
- Fig. 3. Querschnitt durch das obere Thallusdrittel von *Ramalina decipiens* Müller, von den canarischen Inseln. *a* Rinde, *b* mechanische Stränge. Zwischen den letzteren Gonidien und lufthältiges Mark. Im unteren Thallus verschwinden die Gonidien zwischen den mittleren Strängen und sind nur noch unter der Rinde vorhanden. Dagegen erscheinen die Stränge mächtiger entwickelt und nicht selten mit einander verschmolzen. 200.
- Fig. 4. Längsschnitt durch eine grosse, Sphäroidzellen führende Thalluswarze von *Baeomyces roseus* Pers. 200.
- Fig. 5. Junges Pseudopodetium von *Stereocaulon pileatum* Ach., 1810. *a* Exogene Anlage des Apotheciums, *b* mechanischer Strang. 200.

- Fig. 6. Fragment eines Querschnittes von *Cetraria islandica* (L.) Ach. Bei *a* geht der Schnitt durch die weissliche, nicht benetzbare, verdünnte Hautstelle. 200.
- Fig. 7. Längsschnitt durch das Ende des Pseudopodetiums von *Stereocaulon paschale* (L.) Fr. *a* Endogene Anlage des Apotheciums, *b* mechanischer Strang. 200.
- Fig. 8. Stück eines Querschnittes durch den Thallus von *Sticta flavissima* Müller, aus Neuholland. *a* Vortretendes Durchlüftungsorgan (Cyphelle), *b* die wasserleitenden Trichome. 200.

Tafel III.

- Fig. 1. Fragment eines Querschnittes von *Parmelia aspidata* Ach. *a* Thalluswarze mit einem Durchlüftungssporus auf dem Scheitel. 200.
- Fig. 2. Schnitt durch das mehrfach geschützte Apothecium von *Tornabenia chrysophthalma* (L.) Mass. Bei *a* bildet ein orangegelber Farbstoff eine schützende Decke über das Hymenium. *b* Das Excipulum thallodes, als schützender Wall, der seinerseits wieder durch eine Flechtensäure chemisch geschützt ist. *c* Steife Borsten, welche als mechanisches Schutzmittel wirken.
- Fig. 3. Querschnitt durch einen Thalluslappen von *Lepidocollema Wainii* nov. spec., aus Haiti. *a* Die Oberseite des Hymeniums ist durch eine dicke Schichte eines braunrothen Farbstoffes chemisch geschützt. *b* Der schützende Thalluswall des Apotheciums. *c* Apotheciumanlage mit drei Trichogynen, welche während ihres Verlaufes im Thallus von schwarz erscheinenden Lufthüllen umgeben sind. *d* Pyknide (Spermogonium), die Conidien entleerend. Ihre Mündung wird durch einen blauschwarzen Farbstoff chemisch geschützt. *e* Die verdickten, durch einen bläulichen Farbstoff geschützten Hyphen des Hypothallus. 200. Die derben Linien innerhalb des Thallus bedeuten die Bahnen, auf welchen die Luft in den gallertartigen Thallus dringt und wo die Hyphen sehr dicht neben einander laufen.
- Fig. 4. *a* Sporenschlauch von *Lepidocollema Wainii* Zukal. 400. *b* Einzelne Sporen mit gallertartigen Hüllen. 1000. *c* Sporen ohne Hülle. 600.

Inhalt.

	Seite
Einleitung	529
1. Die Flechtenpilze	533
2. Die Flechtenalgen	544
3. Der Flechtenthallus	556
Erklärung der Abbildungen	573



Zukal, Hugo. 1895. "Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten (I. Abhandlung)." *Sitzungsberichte* 104, 529–574.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/120550>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/234473>

Holding Institution

Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by

Biodiversity Heritage Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: Public domain. The BHL considers that this work is no longer under copyright protection.

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.