

Das Verhältnis flechtenbewohnender Pilze zu ihren Wirtspflanzen.

Von

E. Bachmann.

(Hierzu 22 Textfiguren.)

Unter den flechtenbewohnenden Pilzen gibt es welche, die als echte Schmarotzer ihre Wirte in deutlich sichtbarer Weise schädigen, andere, die ohne sichtlichen Einfluß auf die Flechte sind und endlich solche, die Gallenbildung aber ohne ernstliche Schädigung der Wirtspflanze hervorrufen. Das meiste Material hierüber ist von ZOPF in seinen „Untersuchungen über die durch parasitische Pilze hervorgerufenen Krankheiten der Flechten“ gesammelt worden. In einer dieser Arbeiten (Nova Acta. Ac. Leopold, Bd. 120, Halle 1898) sagt er über *Dimosphäria pulposi* ZOPF auf *Collema pulposum* (BERNH.): „es bringt gallenartige Bildungen in Form von Knötchen hervor. Schädliche Wirkungen des Pilzes habe ich weder an dem einen, noch an dem anderen Komponenten der Flechte wahrnehmen können. Es werden vielmehr beide zu lebhafterer Entwicklung und damit zur Bildung jener Knötchen angeregt“. Näheres über das Verhältnis zwischen Gallenerreger und Wirt ist nicht mitgeteilt. Viel gründlicher ist die Darstellung, die TOBLER¹⁾ über einen anderen gallenbildenden Pilz, *Phacopsis vulpina* TUL. auf *Letharia vulpina* (L.) gibt. Schon vorher hatte KOTTE²⁾ auf *Parmelia glabratula* NYL. und

¹⁾ TOBLER, FR.: Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen I, II. PRINGSH. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 49, Berlin 1911.

²⁾ KOTTE, J.: Einige neue Fälle von Nebensymbiose (Parasymbiose). Zentralbl. f. Bakteriologie II. Abt. Bd. 24 Jena 1909.

Cetraria glauca (L.) ähnliche Auftreibungen untersucht, die durch die Schmarotzerpilze *Abrothallus glabratalae* KOTTE und *A. cetrariae* KOTTE verursacht werden. In den letztgenannten Fällen ist nie eine Schädigung der Wirtspflanze erkennbar gewesen, auch wenn die Hyphen des fremden Pilzes mit den Gonidien der Wirtsflechte in Parasymbiose traten. Bei *Letharia vulpina* können die Hyphen des Flechtenpilzes nach TOBLER sogar ganz durch die des Gallenerregers verdrängt werden; außerdem konnte durch denselben eine fördernde Wirkung des fremden Pilzes auf die Algenzellen festgestellt werden. In beiden Fällen handelt es sich um mycelbildende Flechtenbewohner, deren Hyphen tief in den Flechtenthallus eindringen und vor allem seine Gonidienzone durchsetzen.

Demgegenüber sollen in folgendem zunächst einige Flechtenpilze besprochen werden, denen das Mycel fehlt, die bloß Pykniden hervorbringen, aber in solchen Mengen, daß die Wirtsflechten durch sie zur Bildung bläschenartiger Wucherungen, echter Gallen, veranlaßt werden. Das sind *Phyllosticta uncialicola* ZOPF und *Diplodina Sandstedei* ZOPF.

1. *Phyllosticta uncialicola* ZOPF

hat auf den gelblichen Podetien von *Cladonia dextrata* NYL. (aus Hannover, gesammelt von NIENBURG, und aus Oldenburg, gesammelt von SANDSTEDE) knollenförmige Auswüchse hervorgebracht, die besonders reichlich auf den unter Nr. 802 seiner *Clad. exs.* verteilten Exemplaren auftreten. Sie unterscheiden sich in der Färbung nicht von ihrer gesunden Umgebung, lassen überhaupt nichts von Absterbeerscheinungen erkennen.

An den weiter abwärts gelegenen, aber auch schon verdickten Wandstellen waren als erste Entwicklungsstufe der *Phyllosticta* nahe beisammen drei Primordien zu sehen (Fig. 1). Von der keimenden Konidie und ihrem Keimschlauch fehlte jedoch jede Andeutung. Letzterer muß also sehr schnell durch die Rinde bis in die Gonidienzone eingedrungen und dann alsbald von dem Flechtenpilz resorbiert worden sein. Schon während seines Eindringens hat er offenbar, durch einen von ihm abgesonderten, nach innen diffundierten Reizstoff eine beträchtliche Vermehrung der Gonidien veranlaßt.

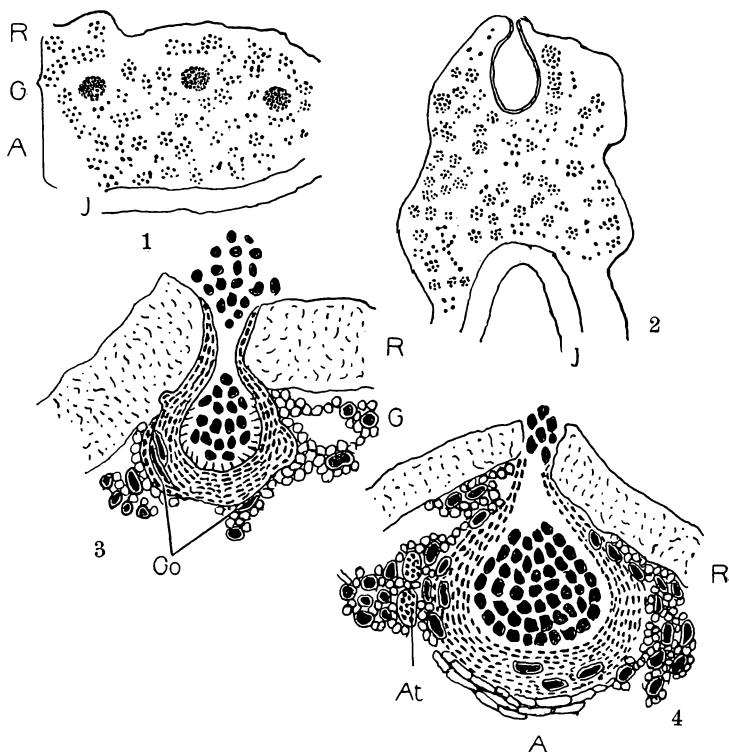
Denn in normalen Wandstellen werden folgende Verhältnissgrößen gefunden: $M = 152,3 \mu$; $Mg = 25,8 \mu$; $V = 20,6$ Proz.; $Ms = 3,75$, an einer anderen Wandstelle: $154,5 \mu$; $23,2 \mu$; 15 Proz.; 2. Dagegen ist in dem Wandstück mit den drei Primordien die Gonidienzone allein $151-222 \mu$ mächtig, $18-32$ schichtig. Die Höhe der Schichten-

zahl ist dadurch zustande gekommen, daß in der äußeren Hälfte, d. h. besonders in der Nähe der jugendlichen Früchte viele kleinzellige Gruppenkugeln liegen, ein Anzeichen für lebhaftestes Wachstum und entsprechende Teilungsvorgänge. Mit der Vermehrung der Gonidien hat die der Umhüllungszellen fast gleichen Schritt gehalten; besonders in der Nähe der Primordien bilden die Umhüllungszellen ein lückenloses Paraplektenchym, mit den Gonidien zusammen das sog. mosaikartige Gewebe. Die Rinde, die an normalen Wandstellen $38,7\ \mu$ mächtig ist und aus einem dichten Gewebe von meist kugeligen, $6\text{--}8\ \mu$ großen Zellen besteht, ist über den drei Primordien oft nur $16\ \mu$ mächtig und überall stark gelockert.

Die Primordien liegen $50, 70$ und $98\ \mu$ unter der Oberfläche, sind Kugeln von $40\text{--}58\ \mu$ Durchmesser und bestehen aus isodiametrischen, tiefblauen, $4\ \mu$ großen Protoplasten, die durch schieferblaue, ganz dünne Wände voneinander getrennt sind. Umgeben sind die Primordien von einem etwa $6\text{--}8\ \mu$ mächtigen Kranz plasmaarmer, dickwandiger Zellen, dem Anfang der Gehäusewand. Durch diese frühzeitige Differenzierung der Gehäusewandzellen unterscheiden sich diese Pilzpykniden von den arteigenen, außerdem noch durch ihre viel kräftigere Reizwirkung auf die Gonidienzone. Später strecken sich die Primordien radial nach außen, nehmen birnenförmige oder länglichrunde Gestalt an (Fig. 2) und durchbrechen die Rinde mit engem Hals. Die in Fig. 2 dargestellte Pyknide ist bereits entleert, $148\ \mu$ hoch und steckt in einem Gallenhöcker von $476\ \mu$ Höhe und $346\ \mu$ Breite. Da das etwa $40\ \mu$ dicke Innenmark an dem Dickenzuwachs nicht teilgenommen hat, sondern allein die drei $114,5\ \mu$ dicken Außengewebe, so beträgt die Dickenzunahme von $114,5$ auf $436\ \mu = 100:389$, also fast das Vierfache. Der ganze Raum strotzt von Gonidien; sie sind stellenweise bis an die Oberfläche gedrungen und erreichen innen den Außenrand des Innenmarks; dieses allein bleibt frei von ihnen. Die Lücken zwischen den Gonidien sind mit dem lockeren Plektenchym des Außenmarks, dessen Zellen $4\text{--}5\ \mu$ dick sind und einen höchstens $0,5\ \mu$ dicken Plasmafaden enthalten, erfüllt. Dies ist der Zustand, wenn noch konidienerfüllte oder gar unreife Pykniden vorhanden sind, wie in den Nachbarschnitten von Fig. 2. Sobald aber alle Pykniden entleert sind, sterben die Gonidien ab, zuerst die der nächsten Umgebung, zuletzt auch die entfernteren und sind dann nur noch durch Zinkchlorid-Jodlösung an ihren weinrotgefärbten Häuten erkennbar. Aber die Hyphen des grobfilzigen Außenmarks in der Umgebung der Gonidienhüllen haben ihr Plasma behalten.

Als Folge dieses späten Absterbevorganges muß es angesehen werden, daß die reichlich mit *Phyllosticta*-Pykniden besetzten Podetien an Höhenwuchs hinter gesunden Exemplaren weit zurückbleiben.

Auf *Cl. uncialis* (L.) WEB. konnten die Wirkungen der *Phyllosticta* an den schönen Exemplaren studiert werden, die von SAND-



Phyllosticta uncialicola auf *Cl. destrecta*.

Fig. 1. 62:1. Kleiner Gallenhöcker mit drei Primordien.

Fig. 2. 62:1. Großer Gallenhöcker mit entleerter Pyknide.

Phyllosticta uncialicola auf *Cl. uncialis*.

Fig. 3. 270:1. Reife Pyknide mit einigen in die Gehäusewand eingeschlossenen konkav-konvexen Riesengonidien (Go).

Fig. 4. 270:1. Reife Pyknide mit eben solcher und zwei autosporenhaltigen Algenzellen (At).

STEDE in Oldenburg gesammelt und als *v. leprosa* DEL. unter Nr. 162 in seinen *Cl. exs.* verteilt worden sind. Die durch den Pilz verursachten Wucherungen sind niedriger und kleiner als die auf *destrecta*, was wahrscheinlicherwise von der größeren Mächtigkeit und Dichte der schwer zu sprengenden Rinde herrührt, möglicher-

weise aber auch durch ihre Gonidienarmut bedingt wird. An einer normalen Wandstelle wurden folgende Größenverhältnisse gefunden: $M=96,5\ \mu$; $Mg=6\ \mu$; $V=6,2\ \text{Proz.}$; $Ms=0,6$, in unmittelbarer Nähe einer Pyknide aber: $170\ \mu$; $77,4\ \mu$; $45,5\ \text{Proz.}$; 8.

Die birnen- oder flaschenförmigen Pykniden durchbrechen mit langem, schmalem Hals die Rinde, sind von einer gelbbraunlichen 4—6 schichtigen Gehäusewand umschlossen, deren Zellen plattenförmig, höchstens $2,5\ \mu$ dick und parallel zur Oberfläche angeordnet sind. Immer sind in sie Gonidien eingebettet. Sie sterben aber in der neuen, ganz lückenlosen Umgebung nicht ab, wie die dunkelblaue Färbung ihrer mit Hämatoxylin durchtränkten Protoplasten zeigt. Im Gegenteil, sie wachsen in Berührung mit den *Phyllosticta*-Zellen zu ungeahnter Größe heran, im äußersten Falle bis zu $42,6\ \mu$ Länge und Breite bei $4\ \mu$ Dicke (Fig. 3 Go). Unter dem zweiseitigen Druck der Gehäusewandzellen hat diese Gonidie halbmondförmige Gestalt angenommen, körperlich gedacht die einer konkav-konvexen Linse. Eine nur halb so lange, jedoch eben so dicke Gonidie liegt unmittelbar unter ihr, d. h. dem Pyknidenhohlraum zugewendet. Beide sind von vier Schichten der Gehäusewand unterlagert, von einer Schicht überlagert. An der Sohlwand liegt eine dritte konkav-konvexe Algenzelle von $20\ \mu$ Länge und $4\ \mu$ Dicke, überlagert von rundlichen, farblosen, plasmaarmen Außenmarkzellen; diese haben das Widerlager gebildet, gegen welche die Gonidie von der mächtig wachsenden Gehäusewand gepreßt worden ist. In der durch Fig. 4 veranschaulichten reifen Pyknide sind platt gedrückte Gonidien in zwei Schichten der Sohlwand, sowie den beiden Seitenwänden eingebettet und aufgelagert; alle überschreiten die mittlere Größe dieser Zellen beträchtlich und zeigen keine Spur von Degeneration, sondern alle Anzeichen lebhaftesten Wachstums, wenn auch nicht so auffallend wie die beiden mit At bezeichneten Algenzellen nahe der linken Seitenwand. Die kleinere von ihnen mißt $13 \times 8\ \mu$ und enthält elf kugelige Zellen von knapp $2\ \mu$ Durchmesser; die größere mißt $16 \times 8\ \mu$ und enthält zwölf Zellkugeln von je $2,5\ \mu$ Durchmesser. Ob hier zellenreiche Gruppenkugeln oder Autosporen vorliegen, konnte nicht sicher entschieden werden. Die Algennatur wurde an der weinroten Färbung der gemeinsamen Außenhülle und der Einzelzellhäute sicher erkannt.

Auf jeden Fall kann nicht an der Tatsache gezweifelt werden, daß die Gonidien der *Cl. uncialis* durch eine Reizwirkung der Pykniden von *Phyllo-*

sticta in ihrem Wachstum und ihrer Vermehrung außerordentlich gefördert werden.

Diese Beeinflussung geht jedoch über die nächste Umgebung der Früchte hinaus, wovon man sich an Stengelquerschnitten mit einer einzigen Frucht leicht überzeugen kann: Ein $43\ \mu$ hohes Primordium war z. B. an der linken Seite von sechs, an der rechten von drei unterhalb der Sohlfläche von neun Schichten durchaus gesunder, mehr als mittelgroßer Gonidien umgeben. Eine von denen, die der Sohlfläche unmittelbar anlagen, war $29\ \mu$ lang, $12,5\ \mu$ dick, an der Außenseite stark konvex, an der Innenseite schwach konkav und völlig mit blauschwarzem Plasma erfüllt. Die Gesamtmächtigkeit der Stengelwand betrug an dieser Stelle $224,5\ \mu$; $50\ \mu$ seitwärts von ihr $184\ \mu$, $1000\ \mu$ seitwärts nur $112,3\ \mu$. Dort war die Gonidienzone links vom Primordium $46,3\ \mu$, rechts $50,3\ \mu$ mächtig, beiderseits 6schichtig, hier, d. h. in $1000\ \mu$ Entfernung, war sie links nur $21\ \mu$ mächtig und 2schichtig, rechts $38,7\ \mu$ mächtig, 3schichtig. Die Reizwirkung des Primordiums ist folglich über $50\ \mu$ Entfernung nach allen Seiten erkennbar, in $1000\ \mu$ Entfernung aber nicht mehr zu erkennen.

Vergleicht man die mit *Phyllosticta* befallenen Stengel von *Cl. destrieta* und *Cl. uncialis* miteinander, so müssen folgende gemeinsame Merkmale festgestellt werden: 1. Die Konidien sind in beiderlei Pykniden völlig gleich; trotz der ungleichen Beschaffenheit der Gehäuse müssen deshalb beide derselben Spezies zugerechnet werden, denn auch bei arteigenen Pykniden sind nur die Konidien konstant, während die Früchte selbst nach Form und Größe großen Schwankungen unterworfen sind. 2. Die Gonidien in der Umgebung der beiden artfremden Pykniden wachsen und teilen sich viel lebhafter als an normalen Wandstellen. 3. Auch die Hyphen des Außenmarks einschließlich der Umhüllungszellen vermehren sich beträchtlich und werden plasmareicher. 4. Beiderlei Pykniden bringen nie Rhizoiden oder auch nur Papillen hervor; dicke, halbkugelige Auswüchse an ihrer Außenseite (Fig. 3) sind zu kompakt gebaut, als daß sie die Oberflächenberührung zwischen Flechten- und Gallenpilz wesentlich vergrößern könnten. 5. In beiden Flechten liefern die Gonidien die organischen Nahrungsstoffe zum Aufbau der artfremden Früchte. 6. Hierbei ist besonders die große Anreicherung an Plasma (Konidien, Gonidien, Umhüllungszellen) bemerkenswert.

Sie unterscheiden sich in folgenden Punkten: 1. Die Gehäusewand der Pykniden auf *Cl. uncialis* ist viel dicker und schichtenreicher als die von *Cl. destrieta*. 2. Sie schließt fast immer konkav-

konvexe Riesengonidien ein, ohne sie zu schädigen, lebt demnach in Parasymbiose mit ihnen. 3. Die auf *Cl. destriata* lebenden Pykniden bringen sehr große Wucherungen, Gallenhügel, hervor und bewohnen diese in großer Zahl; die auf *Cl. uncialis* wohnenden treten meist als Einzelpykniden in kleinen Höckern auf. 4. In den Gallen von *Cl. destriata* können alle Gonidien absterben, in den Höckern von *Cl. uncialis* bleiben die meisten am Leben.

In der Massenhaftigkeit ihres Auftretens erinnern die Pykniden von *Phyllosticta uncialicola* an die Erscheinungen der *Pleurokarpie* ¹⁾ und *Pyknothelizie* ²⁾, d. h. der Überproduktion arteigener Früchte durch die Podetien gewisser Formen von *Cladonia gracilis* (L.) WILLD. und *Cl. fimbriata* (L.) FR. Die Übereinstimmung zeigt sich hauptsächlich in folgenden Punkten: 1. Auch sie bringen nur kleine Höcker mit einer Pyknide oder größere Hügel mit mehreren bis vielen Konidienfrüchten hervor. 2. Der Bildung der arteigenen Pykniden geht immer eine Vermehrung der Gonidien und ihrer Umhüllungshyphen voraus. 3. Also müssen auch die arteigenen Pykniden einen Reizstoff aussenden, der die abnormen Wachstums- und Teilungsvorgänge veranlaßt. 4. Die organischen Baustoffe für diese vielen Pykniden mit ihrer Umgebung können nur von den Gonidien geliefert werden. 5. Wahrscheinlich wird durch den Reizstoff ein besonders lebhafter Nahrungsstrom nach der Entstehungsstelle der Früchte hingelenkt. Dieser speist nicht nur die sich entwickelnden arteigenen oder -fremden Pykniden, sondern kommt auch den benachbarten beiden Komponenten der Flechte zugute und verursacht so deren oft recht mächtige Entwicklung zu Gallenhöckern.

Noch mannigfaltiger als bei *Phyllosticta uncialicola* sind die Fruchtformen, die Lebenserscheinungen und Wirkungen der Pyknidenentwicklung bei

2. *Diplodina Sandstedei* ZOPF.

Sie ist auf folgenden Arten untersucht worden:

A) Rinde mehlig:

- Cl. major* (HAG.) aus Lappland (gesammelt STENHOLM),
- Cl. cornutoradiata* (COËMANS) Belgien (COËMANS),
- Cl. ochrochlora* FLRK. Schweden (STENHOLM),
- Cl. nemoxyna* (ACH.) NYL. Südtirol (REHM),
- Cl. bacilliformis* NYL. Lappland (STENHOLM).

¹⁾ BACHMANN, E.: Über Pleurokarpie bei *Cladonia*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 40, p. 356 Berlin 1922.

²⁾ —: Über Pyknothelizie bei *Cladonia*. Ebenda. 41, p. 103. Berlin 1923.

B) Rinde teils mehlig, teils glatt:

Cl. cornuta (L.) SCHAER. Böhmen (SERVIT),

C) Rinde körnig:

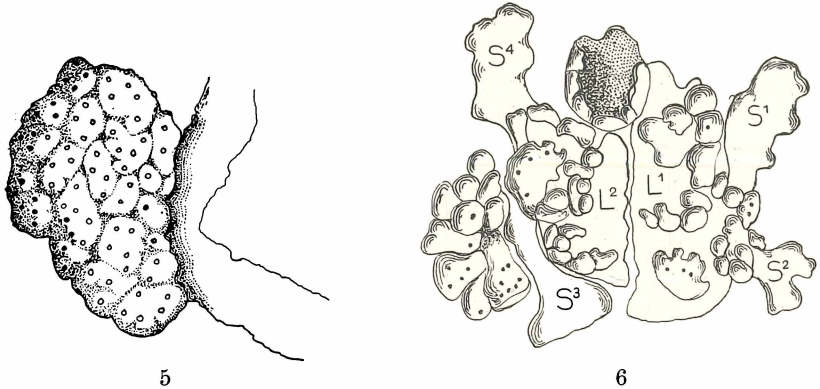
Cl. chlorophaea (FLRK.) ZOPF Oldenburg (SANDSTEDÉ),

D) Rinde glatt:

Cl. elongata (JACQU.) Lappland (STENHOLM),

Cl. turgida EHRH. Lappland (STENHOLM).

Auf die ungleichen *Cladonia*-Arten wirkt sie in sehr verschiedener Weise ein. Am häufigsten und auffälligsten ist die Knollenbildung, die an einigen Beispielen erläutert werden soll: Fig. 5 stellt eine seitenständige Galle vom Stengel der *Cl. cornuta*



Diplodina Sandstedei.

Fig. 5. 13:1. Außenansicht einer Galle vom Podetium von *Cl. cornuta*.
Fig. 6. 13:1. Außenansicht eines flach ausgebreiteten Hexenbesens von *Cl. turgida*.

dar; 2761 μ lang und 1593 μ hoch, übertrifft sie die Dicke des knieförmig gebogenen Stengels (531—690 μ) um das Mehrfache. Ihre Oberfläche zeigt auf gekröseähnlichen Windungen zahlreiche braunschwarze Pünktchen, die Pyknidenmündungen der *Diplodina*, die, wie die mikroskopische Untersuchung lehrte, all ihre Konidien bereits ausgestoßen hatte. Die gelblich gefärbten Gonidien hatten größtenteils ihren Inhalt verloren, kurz, die ganze, dunkelbraune Wucherung war schon abgestorben. Der Stengel jedoch, von dem sie getragen wurde, zeigte keine Spur von Angekränkeltsein. Ähnliche Verhältnisse zeigte eine seitenständige Galle von *Cl. cornu-toradiata*. Sie war 2860 μ lang, 1560 μ hoch, hatte die gleiche Oberflächenbeschaffenheit, wie obige, aber sah hellkaffeebraun aus, weil sie noch jung war, wie auch daraus hervorging, daß ihre Pykniden noch mit Konidien gefüllt und die Gonidien wohl erhalten

waren. Bei *Cl. major* trug ein 7 mm breiter Becher auf einem seiner Randstrahlen eine 4,5 mm dicke, endständige Kugelgalle. Die der Außen- und Innenfläche der Becher oder den Seiten der Podetien ansitzenden Gallenkugeln erreichen nie die Größe der rand- und endständigen. So ist z. B. die in Fig. 7 dargestellte Galle von der Seite eines Stengels bloß 864 μ hoch, 624 μ breit und erreicht damit fast den Durchmesser des Podetiums (884 μ). Ihr 10 μ dicker Querschnitt enthält zehn Pykniden, von denen die meisten noch mit Konidien erfüllt sind. Die Gonidien sind noch alle gesund und die Farbe der Galle weicht kaum von der des Stengels ab. Gallen gleicher Beschaffenheit habe ich auch noch bei *Cl. turgida* und besonders *Cl. chlorophaea* gefunden. Bei dieser war außerdem ein pyknidenbesetzter Becher auf 15,5 mm Weite angewachsen, während die Weite gesunder Becher 5 mm nicht übersteigt und WAINIO¹⁾ 12 mm als Höchstmaß der Becherweite anführt.

Ganz selten verursacht die *Diplodina* die Entstehung hexenbesenähnlicher Gebilde, am deutlichsten bei *Cl. turgida*. Fig. 6 stellt ein solches im flach ausgebreiteten Zustande dar: Aus der Oberseite steil emporgewachsener Lagerschuppen (L^1 , L^2) sind bis 19 kleine Blättchen hervorgewachsen, die sich schuppen-, zum Teil fast kugelartig umgerollt haben und, wenn auch nur zum kleineren Teil, 1—7 Pykniden tragen. Die Mutterschuppen sind vergilbt, ganz durchscheinend geworden und geben schon daran zu erkennen, daß sie abgestorben sind. Später verschwinden sie ganz, wie die Gruppe von zehn kleinen Blättchen an der linken Seite des Hexenbesens zeigt. Statt vieler kleiner Blättchen kann auch ein einziges pfannenförmig vertieftes entstehen, dessen Ränder umgerollt sind. Außerdem entspringen der Mitte noch vier großlappige Gebilde (S^{1-4}), die an ihrer weißen Unterseite, ihrer Undurchsichtigkeit,

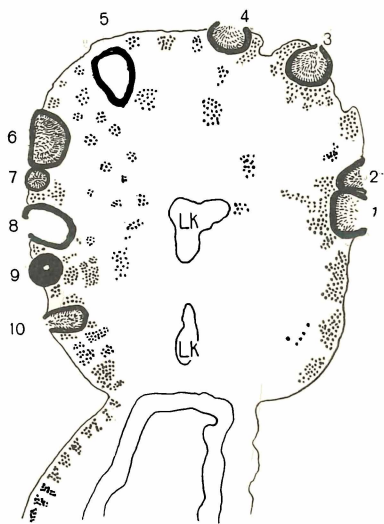


Fig. 7. 60:1. Querschnitt durch eine kleine, seitenständige Galle mit 10 Pykniden von *Cl. major*. Lk = Lücken im Außenmark.

¹⁾ WAINIO, E.: *Monographia Cladoniarum universalis*. II, p. 213. Helsingfors, 1894.

ihrer Grünfärbung beim Anfeuchten erkennen lassen, daß sie nicht krankhaft verändert sind, was überdies durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt werden konnte. Noch muß hinzugefügt werden, daß das im ausgebreiteten Zustande $4620\ \mu$ breite Gebilde zusammengerollt, d. h. im natürlichen Zustand bloß $1500\ \mu$ breit war. Obgleich weniger kompliziert gebaut, kann auch noch ein Endsproß von *Cl. ochrochlora* aus Schweden als Hexenbesen bezeichnet werden. Sein linker, besonders reichlich mit Pykniden besetzter Sproß hat sich blattartig verbreitert und zahlreiche gesunde Läppchen und Zipfel hervorgebracht, die mit dem rechten schlauchfruchttragenden, wenig erweiterten Sproß knospenähnlich gegeneinander geneigt sind.

Nicht immer vermag der Pilz auf der Flechte so augenfällige Umbildungen hervorzubringen. Fast ebenso häufig findet man seine Pykniden als kleine braunschwarze Pünktchen über den Stengel verbreitet ohne sichtbare Höckerbildung oder auf kleinen, erst bei Lupenvergrößerung sichtbar werdenden Erhöhungen. Solche Einzelpykniden finden sich bei *Cl. major*, *chlorophaea*, *cornuta*, ausschließlich bei *Cl. elongata* und *bacilliformis*. Bei den beiden letzteren kann man daher auch nicht von Gallen als besonderen Gebilden reden, obschon der Pilz auffallende Veränderungen an der Flechte herbeiführt: bei *bacilliformis* werden aus 10–13 mm langen, 0,6 mm dicken, schlanken Stielen fast schlauchartig aufgetriebene von 3,5 mm Länge und 1,5 mm Breite. Die Farbe beider ist das für die Art charakteristische Gelb, das auch nicht krankhaft beeinflusst wird, wenn eines dieser abnormen Podetien über und über mit Pykniden befallen ist. Wenn auf den schlanken Podetien Pykniden gefunden werden, so ist ihre Zahl stets gering und sie stehen fast immer auf kurzen, dünnen Seitenästchen als end- oder seitenständige Fremdlinge. Das Hervorsprossen dieser Ästchen muß vermutlich auch als eine Reizwirkung des fremden Pilzes angesehen werden; denn die normalen Podetien sind stiftförmig, unverzweigt.

Noch spärlicher sind die spießigen Podetien von *Cl. elongata* mit Einzelpykniden besetzt und das liegt an der Gonidienarmut der Lagerstiele. Die Größenverhältnisse sind an einer gonidienhaltigen Wandstelle zu $M=99\ \mu$; $Mg=23,2\ \mu$; $V=23,4$ Proz.; $Ms=3,17$ gefunden worden. Allein eine Musterung sämtlicher Querschnitte eines normalen Stengelstücks zeigt, daß nur $\frac{1}{4}$ – $\frac{1}{3}$ des Stengelumfangs Gonidien, der Rest dagegen bloß Rinde, Außen- und Innenmark führt. Es müßten demnach die Größen Mg , V und Ms durch 3 oder gar 4 dividiert werden, um sie mit anderen Cladonien, deren

Gonidienschicht ununterbrochen unter der Rinde dahinzieht, vergleichen zu können.

Im Anschluß hieran darf nicht unerwähnt bleiben, daß auch *Cl. major*, *chlorophaea*, *turgida*, *cornuta* Einzelpyknen tragen, *major* sicher auf gonidienlosen Wandstellen.

Zu den größten Seltenheiten gehört es, wenn das Hymenium einer Flechtenschlauchfrucht von Pilzpykniden befallen wird. Bei *Cl. chlorophaea* habe ich *Diplodina*-Pykniden im Hymenialgewebe beobachtet.

Die Pykniden

schwanken nach Größe und Gestalt außerordentlich und völlig willkürlich, d. h. unabhängig von der Flechtenart und von der Beschaffenheit der Unterlage, ob gonidienhaltig oder — frei: Ein und dieselbe Galle (Fig. 7) trägt flach-pfannenähnliche (1, 4, 6), tief cystenförmige (5, 8, 10), eine kesselartige (3), kugelrunde (3, 7, 9), drei mit weiter Öffnung (1, 2, 4), drei mit enger (3, 8, 10) und vier nicht median getroffen, deren Ostium darum nicht sichtbar ist. Alle sind mit dem größten Teil ihres Körpers in das Flechtengewebe eingesenkt, ihre Primordien sind also in der Gonidienzone entstanden. — Auf gonidienfreien Wandstellen sind aber bei *Cl. elongata* und *major* Früchte gefunden worden, die der Flechtenaußenseite nur mit ihrer Sohlfläche aufsitzen (rindenbürtige). Das Gegenstück hierzu bildet die in Fig. 11 abgebildete tief tiegelförmige Pyknide auf einer gonidienfreien Wandstelle von *Cl. elongata*, denn sie dringt so tief in das Innenmark ein, daß ihre Sohlfläche nur noch von einer einzigen Zellschicht desselben unterlagert wird. Sehr selten sind flaschenförmige Pykniden mit weitem Bauch und engem Hals (*Cl. major*, *chlorophaea*, *elongata*); nur einmal habe ich sorediumbürtige gefunden (*Cl. cornuta*).

Alle Pykniden, gleichviel welche Gestalt sie besitzen und wo sie entstehen, haben das miteinander gemein, daß der Teil ihrer Gehäusewand, der am tiefsten in das Wirtsgewebe hineinragt, dünner ist als der äußere Abschnitt, viel dünner als freiliegende Wandteile, denn diese sind z. B. bei *Cl. chlorophaea* 3—4schichtig, dunkelbraun, jener nur einschichtig, hellbraun. Unter besonderen Umständen bringt der innere Wandteil sogar noch Rhizoiden oder wenigstens Papillen hervor, durch welche die Berührungsfläche zwischen ihnen und der Wirtsflechte wesentlich vergrößert wird. So ist in der 189 μ breiten und 101 μ tiefen Pyknide (Fig. 8) von *Cl. chlorophaea* die ganze Sohlwand nebst den Übergangsstellen zu den Seiten-

wänden, 1—3-, meist aber 2schichtig. Die Wände der hier befindlichen Zellen sind dünner, ihre Plasmakörper größer ($2-3\mu$) als in den dunkelbraunen und dickwandigen Zellen des äußeren Gehäuse-

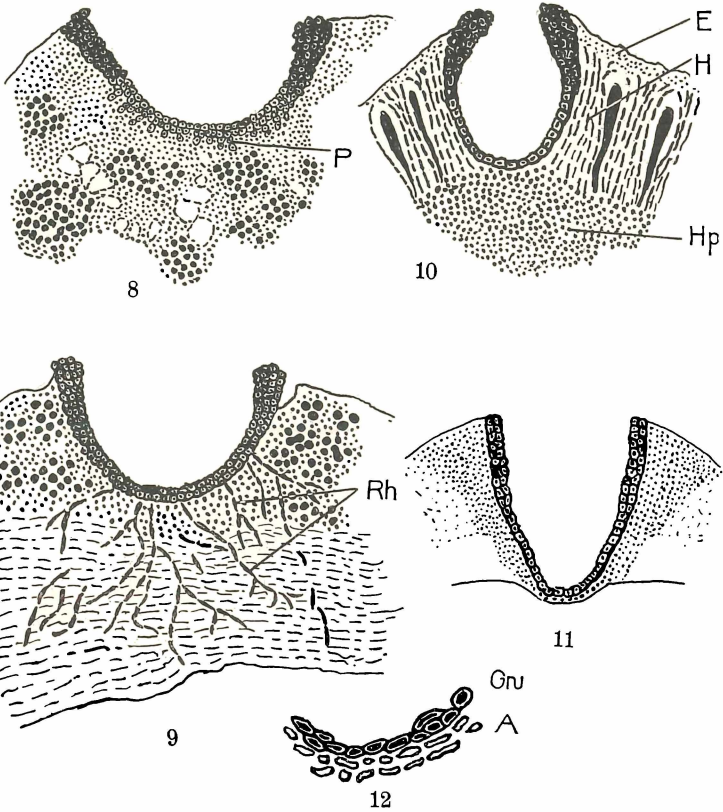


Fig. 8. 276:1. Reife Pyknide mit Papillen (P) an der dünnen, hellen Sohlwand von *Cl. chlorophaea*.

Fig. 9. 276:1. Reife Pyknide mit Rhizoiden (Rh) an Sohl- und Seitenwand von *Cl. major*.

Fig. 10. 276:1. Reife Pyknide im Hymenium der Schlauchfrucht von *Cl. chlorophaea*. E = Epithezium, H = Hymenium, Hp = Hypothezium.

Fig. 11. 276:1. Reife Pyknide, die ganze Wand des Podetiums durchsetzend, von *Cl. elongata*.

Fig. 12. 536:1. Kleine Partie der Seitenwand eines Pyknidengehäuses von *Cl. turgida*. Gw = Zellen der Gehäusewand, A = Zellen des Flechtenaußenmarks.

wandabschnittes. Dieser, der von der Rinde des Flechtenpilzes umgeben ist, hat offenbar nichts mit der Nahrungsaufnahme zu tun, um so mehr die Sohlwand, die von großen, äußerst zellenreichen

Gonidiengruppen unterlagert ist. Deshalb entsendet sie 1—3 zellige, aus rundlichen, dünnwandigen Zellen bestehende Fäden in das zu dichtem Paraplektenchym gewordenen Außenmark, die in bartstoppelähnlicher Dichte beisammenstehenden Papillen.

Diese Papillen können an Größe beträchtlich zunehmen, Zweige entsenden, wurzelähnliches Aussehen annehmen und in Tiefen dringen, die die Höhe der Pyknide übertreffen, wenn die Sohlfläche, von der sie entspringen, an gonidienloses Gewebe, sei es dicht gewordenes Außen- oder besonders plasmaarmes Innenmark, angrenzt. Die in Fig. 9 dargestellte, von *Cl. major* stammende Pyknide ist zunächst von 32 μ paraplektenchymatischem Außenmark, dieses von 96,8 μ mächtigem, sehr hellem, d. h. plasmaarmem, prosoplektenchymatischem Innenmark unterlagert. Die Rhizoiden, so müssen diese langen Mycelfäden der *Diplodina*-Frucht genannt werden, bestehen aus gestreckten Zellen mit spindelförmigen Protoplasten, die in der Mitte 2—3 μ , an den Enden nur 1 μ dick und bis 12 μ lang sind. Ihre farblose Wand ist nicht über 0,5 μ dick und nur bei verengter Blende zu sehen. Diese enorme Verlängerung der Mycelfäden ist wohl ebenso zu erklären, wie die ungleiche Ausbildung des Wurzelsystems unserer Getreidearten und anderen landwirtschaftlichen Gewächse bei kärglicher und reichlicher Wasserversorgung, wie die klassischen Versuche von ОРТН¹⁾ gezeigt haben. Sehr wichtig ist auch, daß in diesem Falle die Pyknide rings um ihre obere, dickwandige Hälfte reichlich von Gonidien umgeben ist; denn sie reichen auf der einen Seite der Zeichnung 54, auf der anderen 102 μ weit als ungefähr 40 μ mächtige, zellenreiche, zusammenhängende Schicht. Offenbar können sie der Pyknide gar keine Nahrungsstoffe liefern oder doch viel weniger als die unter der dünnen, papillenbesetzten Sohlwand der Pyknide (Fig. 8) befindlichen. In der gleichen Lage sind alle an gonidienfreien Wandstellen entstandenen Pykniden und deshalb sind bei *Cl. elongata* (s. S. 8) besonders viel Rhizoiden zu finden. Ja, hier breiten sie sich sogar seitlich in den Zwischenräumen zwischen weit entfernten Pykniden aus.

Einen ganz seltenen Ausnahmefall stellt Fig. 10 dar, nämlich eine Pyknide im Hymenium eines Apotheziums von *Cl. chlorophaea*. Ihre ganze Umgebung entbehrt der Gonidien, trotzdem hat sie keine Papillen entwickelt, sondern kann zunächst nur auf Kosten der plasmareichen Hymenialbestandteile, die von ihm resorbiert worden sind, gewachsen sein. Später sind ohne Zweifel aus dem unteren

¹⁾ Ber. d. Deutsch. bot. Ges. Bd. 33 p. 63. Berlin 1915.

Teil des Hymeniums und dem unter ihm befindlichen, stark veränderten Hypothecium organische Nährstoffe in sie hineingelangt, wenn auch nur ein kleiner Teil des reichen Nahrungsstromes, der erfahrungsgemäß immer von den vegetativen Pflanzenteilen nach wachsenden Früchten fließt. Darum ist auch die untere Hälfte der Gehäusewand einschichtig und aus dünnwandigeren, plasmareicheren Zellen zusammengesetzt als ihr oberer, 2—3schichtiger, von dem ganz plasmaarmen Epithezium umgebene Abschnitt. Mit diesen ungünstigeren Ernährungsverhältnissen stimmt ihre Kleinheit ($65 \times 55 \mu$) wohl überein, besonders wenn man berücksichtigt, daß eine in unmittelbarer Nähe, aber auf dem gonidienhaltigen Becher- rand gewachsene Pyknide 130μ breit und 94μ hoch ist.

Daß die Ausbildung von besonderen Saugwerkzeugen, Rhizoiden oder wenigstens Papillen unterbleiben kann, selbst wenn die Wand- stelle gonidienfrei ist, zeigt Fig. 11, eine tief tiegelförmige Pyknide aus der sehr gonidienarmen Seitenwand des Stengels von *Cl. elongata*. Sie ist $96,8 \mu$ hoch und hat bei ihrer Entwicklung das ganze Gewebe von der Rinde bis auf die innerste Schicht des Innenmarks resorbiert, aber erst nachdem sie zu dichtem, plasmareichem Paraplektenchym geworden waren, denn diese charakteristische Veränderung beginnt schon mit der Anlage des Primordiums, lange bevor sich dessen Gehäusewand differenziert hat. Es verdient ausdrücklich hervorgehoben zu werden, daß die flach napfförmigen, halb eingesenkten oder oberflächlich aufsitzenden Pykniden bei dieser gonidienärmsten Spezies fast immer mit Rhizoiden ausgestattet sind.

Aber auch, wo diese oder wo Papillen fehlen, wird der Übertritt von Stoffwechselprodukten in die Frucht erleichtert, weil die Verwachsung der einschichtigen Gehäusewand mit dem Gewebe des Flechtenpilzes so innig ist, daß sie nicht als Scheidewand auftritt, vielmehr an die bei arteigenen Pykniden beobachteten Fälle erinnert, wo an der Innenseite die Gehäusewand ganz fehlt¹⁾. Fig. 12 läßt das an einer kleinen Partie von der Seitenwand einer $47,3 \mu$ hohen und 40μ breiten, ganz eingesenkten Pyknide erkennen: sie stammt von *Cl. turgida* besteht aus 3—3,5 μ dicken, durchschnittlich doppelt so langen, braunwandigen, plasmaerfüllten Zellen, die meist ein-, seltener zweischichtig angeordnet sind. An diese Gehäusewandzellen stößt das Außenmark an, welches aus einem lockeren zu ganz dichtem Plektenchym geworden ist. Seine Zellen sind meist in Richtung der Gehäusewand gestreckt, ähneln überhaupt nach Größe und Ge-

¹⁾ BACHMANN, E.: Über Pleurokarpie bei *Cladonia*. Ber. d. Deutsch. bot. Ges Bd. 40, p. 361, Fig. 3, 4. Berlin 1922.

stalt völlig denen der Pyknidenwand, nur mit dem Unterschiede, daß ihre Wände farblos und so zart sind, daß sie gar nicht mit eingezeichnet werden konnten. Hierdurch und durch ihr wandständiges Plasma heben sie sich deutlich von den fremden Zellen ab, sind aber mit diesen untrennbar verwachsen, als wären sie ein Teil des Flechtenpilzes selbst.

Die Reizwirkungen.

Allgemein verbreitet ist unter ihnen die Dickenzunahme der vom Pilz befallenen Flechtenteile; am geringsten ist diese an gonidienfreien Wandstellen. So steckt die in Fig. 11 abgebildete Pyknide in einem $100,3\ \mu$ mächtigen Gewebe von Rinde, Außen- und Innenmark, das in $32\ \mu$ Entfernung auf die normale Dicke von $73,5\ \mu$ herabgeht; folglich beträgt die Dickenzunahme nicht mehr als 36,6 Proz. — An einer anderen Wandstelle war die Mächtigkeit auf $100,6\ \mu$ angewachsen und alles Gewebe bis auf einen etwa $12\ \mu$ breiten Rand des Innenmarks zu dichtem, plasmareicheren, darum dunkleren Paraplektenchym geworden. Die normale Wanddicke in $500\ \mu$ Entfernung betrug nur $65,8\ \mu$; alles Gewebe ist durch große Blässe ausgezeichnet, das Außenmark überdies durch Lückenhaftigkeit. Die Dickenzunahme beträgt demnach 50 Proz., die Stoffzunahme, besonders die Zunahme des Plasmas, ist weit größer. Das gilt von *Cl. elongata*.

Etwas größer sind die Verdickungswerte an den Einzelpykniden von *Cl. major* gefunden worden, nämlich 87 Proz., viel größer aber sind sie an gonidienführenden Wandstellen: Durch eine $787\ \mu$ lange, krustenförmige, mit vier Pykniden besetzte Anschwellung war z. B. die Mächtigkeit auf $394\ \mu$ gestiegen gegen $154\ \mu$ an normaler Wandstelle, das ist ein Zuwachs von 100 auf 256; die Schichtenzahl der Gonidienzone betrug dort sieben, hier drei. Zieht man aber das am Dickenzuwachs nicht beteiligte, $87\ \mu$ mächtige Innenmark ab, so ergibt sich für die drei Außengewebe das Verhältnis $67:307 = 100:459$. — Eine jugendliche Pyknide, die einzige im ganzen Querschnitt, die aber noch keine Konidien entwickelt hatte, war von einer $58\ \mu$ mächtigen, aus zwei Stockwerken von Gruppenkugeln bestehenden, achtschichtigen Gonidienzone unterlagert und hatte die Gesamtmächtigkeit auf $201,3\ \mu$ gesteigert, während sie in der pyknidenfreien Nachbarschaft $155\ \mu$ betrug. Zieht man von beiden Werten das unveränderliche Innenmark (hier $58\ \mu$) ab, so bleiben für die Außengewebe $143,3$ und $97\ \mu$ übrig. Ihr Zuwachs beträgt also

47 Proz. Dazu kommt noch die Umwandlung des lockeren Außenmarks in dichtes, plasmareiches Paraplektenchym.

Diese beiden Beispiele lehren, daß der Dickenzuwachs nur da höhere Werte annimmt und mit ihm die Schichtenzahl der Gonidienzone, wo die Pykniden gehäuft auftreten; im höchsten Grade ist das bei den Gallen der Fall: Eine der kleinsten (Fig. 7) bei schwacher Vergrößerung mit genau gezeichneten Umrissen und genau eingezeichneten Gonidien dargestellte Galle zeigt in der nicht verpilzten linken Wandstelle folgende Größenverhältnisse: $M = 215,6 \mu$; $Mg = 37,7 \mu$; $V = 17,4$ Proz.; $Ms = 6,5$, also sehr hohe Werte verglichen mit den früher angeführten. Aber in der Galle reichen die Gonidien zwischen P^6 und P^{10} bis in 314μ Tiefe und sind in 18 Schichten übereinander gelagert. Sie sind fast alle von mehr als mittlerer Größe, reich an blauschwarzem Plasma, zum Teil zu ungewöhnlich großen, zellenreichen Gruppen vereinigt, von vielen ebenfalls plasmareichen Umhüllungszellen durchzogen und umgeben, so daß man von mosaikartigem Gewebe sprechen darf. Aber nur stellenweise ist es vorhanden, nach der Mitte wird das plektenchymatische Außenmark immer lückenreicher und großlückiger (Fig. 7 Lk).

Wie auf die Gonidienzone, so wirkt *Diplodina Sundstedei* auch auf das Außenmark verändernd ein und zwar in zweierlei Weise: a) sie führt Zellwachstum und -vermehrung herbei, deren Gesamtäußerung die kleinen und großen, mit lockerem Plektenchym gefüllten Gallenhöcker sind, oder b) das Außenmark wird zu einem dichten Paraplektenchym von lauter isodiametrischen Zellen mit vergrößerten Protoplasten. Die Gesamtverdickung ist in diesem Falle gering und nie gallenartig.

Wesentlich dieselben Veränderungen, bestehend in starker Vermehrung der Zellen und ihres Plasmas, findet auch in dem ursprünglich ganz hellen Hypothezialgewebe statt (Fig. 10), wenn eine Pyknide im Hymenium eines Apotheziums zur Entwicklung gelangt.

Das Innenmark bleibt bei all diesen Vorgängen meist unverändert. Es kann aber auch aus sehr plasmaarmem Prosoplektenchym zu plasmareichem Paraplektenchym umgewandelt werden, wenn die Pykniden an gonidienlosen Wandstellen mit ihrer Sohlfläche bis an dessen Außengrenze heranreichen. Dann bleibt nur der innerste, etwa 12μ mächtige Saum desselben unverändert. Bei noch größerer Tiefe der Pyknide (Fig. 11) wird das ganze, etwas verdickte Innenmark in diese Umänderung hereinbezogen. Offenbar kommt hier der Nahrungsstrom, welcher nach der artfremden

Pyknide hinfließt, auch dem Innenmark zugute, in das jene tief eingesenkt ist.

Eine Verdickung des Innenmarks ohne histologische Umwandlung und ohne Vermehrung des Plasmas habe ich nur bei *Cl. cornuto-radiata* beobachtet: am Grund ihrer mächtigen Gallen war das Innenmark wenigstens auf das Doppelte verdickt, hauptsächlich aber infolge davon, daß in ihm große Lücken und Spalten aufgetreten waren.

Das Altern der Gallen.

Die pyknidenbesetzten Blätter von *Cl. cornuta* werden, nachdem die Konidien entleert worden sind, gelb und zeigen in Microtomabschnitten zuletzt lauter entleerte Gonidien, Umhüllungszellen und Hyphen. Dabei können aber große Teile des Blattes vor dem Absterben bewahrt bleiben, wenn sie keine Konidienfrüchte tragen. Die schädliche Wirkung derselben breitet sich demnach seitlich nicht weit aus. — In den Hexenbesen von *Cl. turgida* sterben die großen Lagerblätter vollständig ab, nachdem sie zahlreiche Schüppchen hervorgebracht haben, deren Gesamtoberfläche größer ist als die der Blätter, denen sie entsprungen sind. Außerdem sind noch vier ganz gesunde Blätter entstanden, so daß der durch Absterben entstandene Verlust mehr als ersetzt worden ist.

An den Podetien von *Pl. major*, *cornuta*, *cornutoradiata*, *ochrochlora* usw. findet auch zuletzt eine Verfärbung der pilzbefallenen Stellen statt, jedoch nicht vor Entleerung der Konidien. Wenn an einer Wandstelle entleerte und jugendliche Pykniden nebeneinander vorkommen, sind doch die Algenzellen in der Umgebung der ersteren noch nicht degeneriert oder gar abgestorben. Der Absterbevorgang ergreift auch niemals das ganze Podetium, sondern nur die verpilzten Stellen; ringsum ist alles gesund, was sich an der Färbung und bei mikroskopischer Untersuchung an der Beschaffenheit der beiderlei Bestandteile erkennen läßt. — *Cl. bacilliformis* macht auch an den schlauchförmig umgestalteten, pyknidenreichen Podetien einen durchaus gesunden Eindruck.

Kurz, *Diplodina Sandstedei* ist ein unzweifelhafter Flechtenparasit, wenn auch ein ganz ungefährlicher. Seiner parasitären Tätigkeit geht eine andere voraus, die für den Flechtenpilz in hohem Grade förderlich ist, zumal, aber nicht ausschließlich an gonidienhaltigen Stellen. Um diese Förderung zu erklären, ist es nicht nötig, den Zustand der Symbiose zwischen der *Diplodina* und den Algen des Flechtenpilzes anzunehmen; denn einfacher läßt sie sich

aus der Annahme erklären, daß dank einem vom Pilz ausgehenden Reizstoff ein reichlicherer Nahrungsstrom nach dem Ort hingezogen wird, wo die Pykniden sitzen, ein Strom, der zuerst von den Flechtenbestandteilen ausgenützt wird, dann, durch die neu entstandenen Gonidien vermehrt, auch zum Aufbau der Pykniden dient.

Vor *Phyllosticta uncialicola* und vor den arteigenen Pykniden zeichnet sich *Diplodina* dadurch aus, daß es an der verdünnten Sohlwand besondere Saugorgane hervorbringen kann.

Die gleiche Einrichtung besitzt der Flechtenparasit

3. *Coniothyrium cladoniae* SACC.,

ohne in der Lebensweise mit *Phyllosticta* und *Diplodina* übereinzustimmen. Das geht schon daraus hervor, daß es auf den Wirtsflechten bald „rotbräunlich gefärbte Flecke und ein absterbendes Aussehen“ hervorbringt. Dies hebt SANDSTEDÉ¹⁾ für die Lagerblätter von *Cl. cornutoradiata* (Cl. exs. Nr. 422) ausdrücklich hervor. Viel reichlicher als auf der Oldenburger *Cl. cornutoradiata* kommt derselbe Pilz auf *Cl. alpicola* (FLOT.) v. *macropophylla* (FLOT.) WAIN., die von SANDSTEDÉ unter Nr. 956 seiner *Cl. exs.* verteilt worden ist, vor. Ein Blättchen von 1,5 mm Breite und 1 mm Länge trug auf der Unterseite 43, auf der Oberseite 7 Pykniden. Sie bevorzugten also zu ihrer Ansiedlung das Mark der Blattunterseite vor der oberseitigen Rinde, am seltensten werden sie randständig gefunden. Dort sitzen sie dem Mark mit der Sohlwand auf oder sind ganz wenig eingesenkt (Fig. 13), manchmal jedoch so tief, daß sie durch die Rinde hindurchschimmern und eine oberseitige Pyknide vortäuschen können. Obschon sie, wie gesagt, fast nur der Unterseite aufsitzen, bewirken sie eine Entfärbung der in gesundem Zustande graugrünen Oberseite und zugleich eine gelbbräunliche Verfärbung der weißen Unterseite. Das hängt mit den früh einsetzenden Absterbevorgängen zusammen, auf die schon SANDSTEDÉ aufmerksam gemacht hat.

Die Pykniden haben nicht allein sehr ungleiche Größe, sondern auch verschiedene Gestalt: meist sind sie breiter als hoch, aber unter Umständen wird die Breite von der Höhe übertroffen. In der Regel sitzen sie dem Mark bloß mit der Sohlfläche auf oder sind nur wenig eingesenkt, seltener bis zur Mitte des Marks, im äußersten

¹⁾ SANDSTEDÉ, H.: Die Cladonien des norddeutschen Tieflandes usw. III. p. 224. Abhandlungen herausgegeben vom Naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen. Bd. 25, 1922.

Fall bis in die Gonidienzone; dann muß das Mark, um das Ostiolum frei zu lassen, eine grubchenartige Vertiefung bilden. Die oberseitigen Pykniden sind entweder sitzend oder sie erreichen mit ihrer Sohlfläche die Mitte der Rinde oder endlich sie sind ebenfalls bis in die Gonidienzone versenkt (Fig. 14) und würden von der Außenwelt abgeschnitten sein, wenn die Rinde nicht über der Pyknidenscheitelfläche resorbiert worden und infolgedessen grubchenartig vertieft wäre.

Coniothyrium cladoniae

auf *Cl. alpicola* v. *macrophylla*.

Fig. 13. 62:1. Querschnitt durch ein Stückchen Blatt mit zwei unterseitigen, reifen Pykniden. Die entleerten Gonidien sind als kleine Ringe eingezeichnet worden.

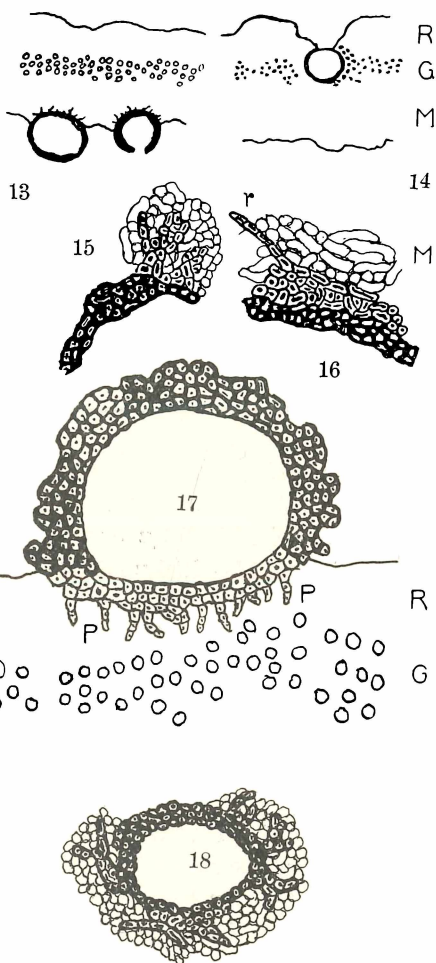
Fig. 14. Querschnitt durch ein Stückchen Blatt mit einer reifen, oberseitigen Pyknide. Die gesunden Gonidien sind als Pünktchen eingezeichnet worden.

Fig. 15. 276:1. Kleine Partie von der Sohlwand einer unterseitigen Pyknide mit Papillen, umgeben von dicht gewordenem Mark. Die Markzellen sind ohne ihren Plasmakörper gezeichnet worden.

Fig. 16. 276:1. Desgleichen, aber mit rhizoidenartigem Fortsatz (r).

Fig. 17. 276:1. Reife, oberseitige Pyknide mit Papillen (P) an der Sohlwand. Entleerte Gonidien als Ringe gezeichnet.

Fig. 18. 276:1. Kleine, unterseitige, versenkte Pyknide mit Papillen an allen Wänden. Markzellen ohne ihren Plasmakörper gezeichnet.



Diese versenkten Konidienfrüchte besitzen immer eine glatte Außenfläche, während bei den oberflächlich sitzenden die Sohlwand zahlreiche Papillen trägt, die dazu dienen, die Berührungsfläche zwischen Pyknide und Flechtengewebe zu vergrößern. In ihrer vollkommensten Ausbildung bestehen sie aus 2—3 zelligen, kurzen (Fig. 17) oder längeren, bis 5 zelligen (Fig. 16) Einzelhyphen. Weniger vollkommen sind die in Fig. 15 dargestellten aus 2—3

miteinander verschmolzenen Zellreihen bestehenden Papillen, noch weniger vollkommen warzenförmige Vorsprünge, deren Länge die Dicke kaum übertrifft; den Beschluß endlich bilden Pykniden, deren Sohlwand leisten- oder gratartig in das Flechtengewebe vorspringt. All diese Fortsätze müssen als das Mycel des *Coniothyrium* angesehen werden. Verglichen mit den großen Früchten kann es nicht anders als dürftig bezeichnet werden, aber es ist mächtig genug, um seine Funktion ausüben zu können, den Flechtenpilzhypphen, mit denen es aufs innigste verwachsen ist (Fig. 15, 16), die organischen Nährstoffe zu entnehmen, welche die Pyknide zu ihrer Entwicklung braucht. Daß die Papillen bei ganz versenkten Pykniden fehlen (Fig. 14), erklärt sich daraus, daß diese mit fast ihrer ganzen Oberfläche an Flechtengewebe anstoßen; dazu kommt noch, daß die Gehäusewand solcher Früchte dünner und heller und wahrscheinlich auch durchlässiger ist als die durch beträchtliche Dicke und größere Dunkelheit ausgezeichneten freien Seiten- und Scheitelwände sitzender Pykniden, deren Aufgabe es ist, die Konidien gegen die Außenwelt zu schützen.

Diese Gegensätze werden durch Fig. 17, den nicht medianen Querschnitt durch eine oberseitige Pyknide veranschaulicht. Sie ist bis $120\ \mu$ breit, bis $93\ \mu$ hoch, in ihren Außenwänden 3—4-, selten 5 schichtig und $11\text{—}19,4\ \mu$ mächtig. Ihre vorwiegend isodiametrischen Zellen bestehen von außen nach innen aus einer $0,5\ \mu$ dicken Außen-, einer $1\ \mu$ dicken, gelblichen Innenlamelle und einem bis $1\ \mu$ großen, blauschwarzen Plasmakörper. Diese Größenangaben sind an der heller gezeichneten Übergangsstelle von der Scheitel- zur linken Seitenwand gewonnen worden, an allen übrigen Stellen war die Wand so dunkel, daß ihre Struktur bloß bei weitester Blende einigermaßen erkennbar war. Von der $6\text{—}9\ \mu$ mächtigen, fast durchweg 2 schichtigen Sohlwand ist die äußere Hälfte der *Cladonia*-Rinde völlig resorbiert worden, die innere Hälfte nur, soweit sie durch die $9\text{—}16\ \mu$ langen, etwa $3\ \mu$ dicken, fädigen Papillen verdrängt worden ist. Zwischen ihnen und rings um die Sohlwand breitet sich die unveränderte Rinde aus. Sie fällt durch ihre große Helligkeit auf; denn ihre wenigstens $5\ \mu$ großen, farblosen Zellen führen Protoplasten von kaum $0,5\ \mu$ Durchmesser, die aber nur grau aussehen, nicht blauschwarz, wie in $20\ \mu$ Entfernung von der Pyknide, weil sie degeneriert sind. Die Gonidien unter der Sohlwand sind nach Größe und Schichtenzahl unverändert geblieben, haben jedoch ihren Inhalt eingebüßt, so daß bloß noch die durch Zinkchlorid-Jodlösung nachweisbaren Zellhäute zurückgeblieben sind.

Auch das Mark hat keine Veränderung erfahren, kurz, die Flechte hat keinerlei Gegenreaktion gegen die Wirkungen des Pilzes ausgeübt und diese sind nur schädigend; *Conithyrium* erscheint hier als reiner Schmarotzer.

Ganz in das Mark der Blattunterseite eingesenkt ist die in Fig. 18 dargestellte mit unreifen Konidien gänzlich erfüllte Pyknide. Sie ist nur $69,7\mu$ breit, $54,1\mu$ hoch und liegt mit ihrer sehr dunklen, 3schichtigen Scheitelfläche mit der Unterseite des Markes in gleichem Niveau.

In den Seitenwänden 2-, in der Sohlwand 1schichtig, entsendet sie von diesen aus zahlreiche Papillen, die $7,6$ – $19,4\mu$ lang, 1–2reihig sind und aus Zellen mit hellbraunen Wänden und großen, blauschwarzen Protoplasten bestehen. Durch diese beiden Eigenschaften heben sich ihre Zellen deutlich von denen des Marks ab, die farblose Wände und kleinere

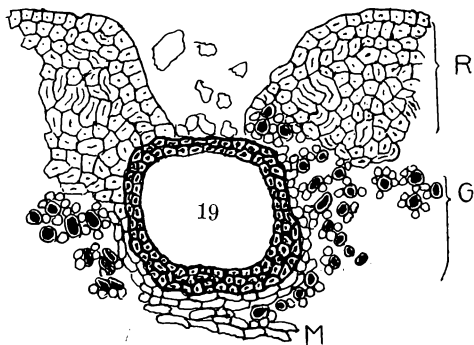


Fig. 19. 300:1. Kleine, unreife, oberseitige, ganz versenkte Pyknide. Erklärung im Text.

Protoplasten besitzen. Zwischen beiden besteht auf wesentlich vergrößerter Oberfläche innigste Berührung, weil das Mark unter der Reizwirkung der Pyknide zu einem dichten Paraplektenchym geworden ist. Von der durchschnittlich 31μ mächtigen Gonidienzone ist die Sohlfläche der Frucht nur $46,3\mu$ entfernt; trotzdem ist eine Vermehrung der Schichtenzahl nicht festzustellen, ebensowenig Degeneration des Gonidieninhalts; dazu ist die Pyknide noch zu jung. Nach den Erfahrungen an anderen unterseitigen Früchten tritt dieser Vorgang erst etwas später ein und nach ihm völlige Entleerung der Algenzellen, deren gelöster Inhalt wahrscheinlich nach den reifenden Früchten hingeleitet wird.

Von der Blattoberseite ist die in Fig. 19 veranschaulichte, kleine konidienerfüllte Pyknide so eingesenkt, daß ihre Sohlfläche ans Mark stößt, die Seitenflächen in der Gonidienzone liegen und daß die Scheitelfläche nur dadurch mit der Außenwelt in Berührung kommt, daß die sehr mächtig gewordene Rinde hier ein 57μ tiefes, kegelförmiges Grübchen besitzt, daß durch Lockerung und vielleicht teilweise auch Resorption der Rindenmasse entstanden ist. Einige unregelmäßig gestaltete Brocken sind noch übriggeblieben und er-

füllen die Grube. Die Frucht selbst ist $54\ \mu$ hoch und $61\ \mu$ breit, die Gehäusewand zwei-, an der Sohlwand sogar dreischichtig und so hellbraun gefärbt, daß man überall ihre Struktur erkennen kann, am besten an der durch größte Helligkeit ausgezeichneten Sohlwand. Papillen fehlen, innige Berührung an den Seiten- und der Sohlwand wird dadurch erzielt, daß das Mark wieder ganz dicht und unter der Sohlwand sogar zu vielen kleinen, dünnwandigen Zellen geworden ist, die in 4—5 Schichten übereinanderliegen. Die Schichtenzahl der Gonidienzone ist wenigstens an der rechten Seite der Pyknide nicht unwesentlich vermehrt worden, dementsprechend auch ihre Mächtigkeit, treten doch sogar einige Algenzellen oberhalb der Scheitelfläche, andere unter der Sohlfläche auf. Keine einzige von ihnen ist degeneriert oder gar entleert. Der Nahrungsstrom muß folglich ganz besonders reichlich nach dieser inmitten der Gonidienzone gelegenen Frucht geströmt sein und deshalb konnte auch die Bildung von Papillen erspart werden. Beides ist eine Ausnahme.

In der Regel wird der Flechtenpilz durch die zahlreichen artfremden Pykniden nicht zur Verdickung angeregt. An einem Punkte, wo eine entleerte und drei junge Pykniden auf einem Häufchen beisammen entstanden waren, konnte allerdings eine Dickenzunahme um 19 Proz. festgestellt werden. Demgegenüber findet man Einzelpykniden an Stellen, deren Mächtigkeit geringer ist als die benachbarter, gesunder Wandstellen. Deshalb kommt es auch nie zur Bildung irgendwelcher Gallen. Eine geringfügige Vermehrung der Algenzellen findet ganz ausnahmsweise statt, im allgemeinen wirken die der Blattunterseite aufsitzenden oder in sie eingesenkten Pykniden auf große Entfernungen hin (bis auf $100\ \mu$) schädigend auf sie ein; denn ihr Inhalt verliert bald sein Speicherungsvermögen für Hämatoxylin und verschwindet zuletzt gänzlich. Vermutlich wird er aufgelöst und zum Aufbau der Konidien verwendet. Das ist reiner Parasitismus, der sich dem bloßen Auge in der krankhaften Verfärbung kundgibt. Nebenher geht allerdings eine fördernde Reizwirkung der Pykniden, ihre einzige, daß nämlich das Außenmark hauptsächlich in Berührung mit der Sohlfläche und ihren Papillen aus lockerem Proso- in dichtes Paraplektenchym verwandelt wird. Damit ist auch eine Vermehrung des Plasmas verknüpft, die aber bedeutend zurücksteht hinter der bei *Diplodina Sandstedei* nicht allein im Außenmark, sondern auch in der Rinde beobachteten.

Die bisher besprochenen Flechtenschmarotzer sind in ihrer Lebensweise etwas einseitig, weil sie nie anders als auf Cladonien

gefunden werden. Es gibt aber auch etliche Arten, die nicht unbedingt auf Flechten als Unterlage angewiesen sind, sondern auch unmittelbar auf altem Holz oder Rinde als Saprophyten gedeihen, nämlich *Phaeospora parasitica* und *Tichothezium pygmaeum*.

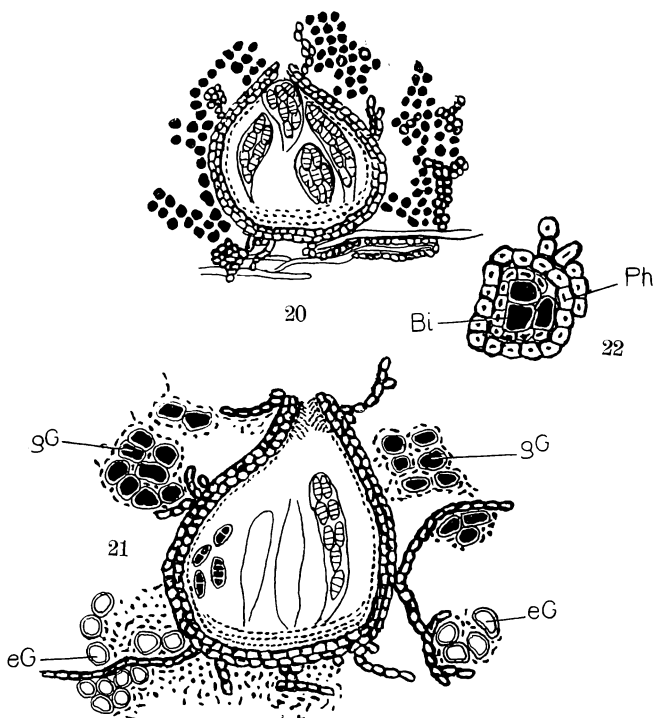
4. *Phaeospora parasitica* LÖNR., var. *media* ZOPF

tritt in dem Lager von *Biatorella moriformis* (ACH.) TH. FR. als Flechtenschmarotzer und auf Fichtenholz als Saprophyt auf. Das erste Vorkommen stammt von den Planken eines Gartenzaunes in Annaberg im Erzgeb., das zweite ebenfalls von Gartenzaunplanken, aber in Radebeul. Hier ist der Pilz von einem Lager einzelliger Algen (*Cystococcus humicola* NÆGG.) überwuchert¹⁾, das auf dem angefeuchteten Holze bei Lupenbetrachtung als grüne Umgebung schwarzbrauner Pünktchen, der Pilzperithezien, erscheint. In Microtomschnitten erweist sich der grüne Überzug als ein schwammig poröses Lager von lauter rundlichen, grünen Algenzellen mit dem mittleren Durchmesser $6\ \mu$, das bis $132\ \mu$ mächtig werden kann, in Fig. 20 jedoch nur $75\ \mu$ mächtig ist. Hier ruht es zum Teil unmittelbar auf der Holzoberfläche, andernteils auf den aus kugeligen, braunen, bis $4\ \mu$ großen Zellen bestehenden Pilzmycel. Dieses kann bis $23\ \mu$ mächtig werden, besitzt aber außer diesem epixylodischen noch einen bis $40\ \mu$ mächtigen endoxylodischen Abschnitt. Er besteht aus perlschnurartig aneinandergereihten Zellen, die zwischen den Holzfasern erst einschichtig hinziehen, später mehrschichtig werden, dann die Holzteilchen auseinandersprengen und zum Teil falltürartig emporheben. Von hier aus steigen oft strang- oder knotenförmig verschmolzene Hyphen senkrecht empor und erfüllen Lücken des Algenlagers bis nahe an dessen Oberfläche. Ähnliche Hyphenkomplexe entspringen auch von sämtlichen Flächen des Peritheziums. Die der Sohlfläche wachsen in das Holz hinein, die der Seiten- und Scheitelfläche meist senkrecht nach außen. Das Perithezium ist $70,5\ \mu$ hoch, $56,4\ \mu$ breit, von brauner, durchweg zweischichtiger Gehäusewand begrenzt, enthält keulenförmige bis bauchige Schläuche mit vierzelligen, braunen Sporen. Innen ist die Gehäusewand mit farblosem, plasmareichem, zartem Gewebe ausgekleidet, das in und unter der Mündung zu kurzen Periphysen umgebildet ist.

Die Enden der epixylodischen Hyphen sind zuweilen knotenartig angeschwollen, schließen aber nie Gonidien in diesen Anschwellungen ein, treten überhaupt mit den Algenzellen in keine

¹⁾ Das Material von beiden Standorten ist durch Herrn Hofrat Dr. KEISSLER in Wien bestimmt worden, wofür ich ihm auch hier bestens danke.

Beziehung, die auch nur entfernt an die in den echten Flechten herrschende Vereinigungsweise erinnern könnte. Kommt eine Hyphe zufällig an eine Algenzelle zu liegen, so verändert sie weder Form noch Größe. Daß der Pilz keinen Vorteil von der Alge hat, geht daraus hervor, daß seine Perithezien kleiner sind und nicht so dicht



Phaeospora parasitica v. *media*.

Fig. 20. 330:1. Perithezium auf Holz in einer Umgebung von Algenzellen.

Fig. 21. 330:1. Perithezium in der Kruste von *Biatorella moriformis*.

eG = entleerte Gonidien, gG = gesunde Gonidien. Von den Hyphen und Umhüllungszellen des Flechtenpilzes sind nur die Protoplasten gezeichnet worden.
Fig. 22. 530:1. Dreizellige Algengruppe von *Biatorellazellen* (Bi), diese wieder von *Phaeosporazellen* (Ph) umwachsen.

Häufiger vorkommende Buchstaben bedeuten: A = Außenmark, G = Gonidien oder Gonidienzone, J = Innenmark, M = Mark, R = Rinde.

stehen, wie bei der *Phaeospora* aus Annaberg, die das Lager der *Biatorella moriformis* bewohnt.

Die Perithezien dieser *Phaeospora* sind nach dem Durchschnitt aus 17 Messungen 99,3 μ hoch, 81 μ breit und erreichen als Höchstmaß 131,6 $\times$ 100,1 μ . Die in Fig. 21 dargestellte Frucht ist 103,4 μ hoch, 75,2 μ breit und entsendet aus allen Flächen ihrer zweischichtigen

Gehäusewand, von der Sohlfläche bis hinauf zur Mündung, Mycelfäden. Sie sind bis $50\ \mu$ lang, bis $4\ \mu$ dick, schwach verzweigt und gehen in schwachen Wellenlinien, im allgemeinen aber gerade durch das aus Gonidien und Flechtenpilzhypphen bestehende Gewebe hindurch oder umfassen es von mehreren Seiten, ohne dabei ihre Form wesentlich zu ändern. Wichtig ist die Tatsache, daß sämtliche Gonidien zu beiden Seiten der Sohlwand in Berührung mit den Pilzhypphen ihren Inhalt bereits eingebüßt haben, während die tiefer gelegenen Gonidiengruppen noch blauschwarzes, also jugendfrisches Plasma führen. Dieselbe Beschaffenheit haben die zu beiden Seiten der Mündung gelegenen Gonidien, die mit *Phaeospora*-Hypphen überhaupt nicht in Berührung gekommen sind oder erst seit kurzem. Diese Befunde sprechen für Parasitismus.

Ganz selten findet man Gonidiengruppen, wie Fig. 22, die samt ihren *Biatorrella*-Umhüllungszellen ringförmig, aber allseitig von einer *Phaeospora*-Hyphe umwachsen sind. Man könnte hier von Parasymbiose sprechen, die aber jedenfalls nur eine sehr vorübergehende Episode im Leben dieser Algenzellen bildet, um bald durch Parasitismus abgelöst zu werden. Auch fern von den Perithezien sieht man vereinzelte braunwandige Hypphen das Flechtenlager nach den verschiedensten Richtungen durchziehen. Ihre Länge steigt bis $52,3\ \mu$, bleibt aber meist weit dahinter zurück, weil sie das Lager in vielen kurzen Windungen durchsetzen. Ihre Zellen sind bis $6,4\ \mu$ lang, $3\ \mu$ dick, in der Mitte schwach bauchig aufgetrieben, haben eine dunkelbraune Außen-, eine gelbliche Innenlamelle und einen höchstens $0,5\ \mu$ dicken Plasmafaden. An Gonidien, die in ihrem Wege liegen, gehen sie, ohne ihre Richtung und Zellform zu ändern, vorüber und umklammern sie in der durch Fig. 22 erläuterten Art nur ausnahmsweise. Diese Ausnahme ändert nichts an der Tatsache, daß *Phaeospora* als Schmarotzer in dem Thallus der *Biatorrella* lebt, und diese Tätigkeit äußert sich hauptsächlich darin, daß die Bildung von Apothezien fast ganz unterbleibt. Gesunde Lager derselben Flechte von anderen Standorten sind gewöhnlich mit den kleinen schwarzen Apothezien förmlich übersät, und die Früchte enthalten Schläuche, die von Sporen geradezu strotzen. Die Annaberger Flechte dagegen hat dort, wo die *Phaeospora* mit ihren Perithezien sitzt, nichts als arteigene Pykniden hervorgebracht, wie immer, in sehr ungleicher Form und Größe, aber in beträchtlicher Zahl; Apothezien sind nur ganz vereinzelt zu finden. Offenbar sind die zur Hervorbringung von Schlauchfrüchten nötigen Nährstoffe für Pilzperithezien und arteigene Pykniden schon verbraucht worden.

Das ist um so merkwürdiger, als eine fördernde Wirkung der *Phaeospora* auf die *Biatorella* ganz unverkennbar ist. Sie äußert sich in folgenden Anzeichen: a) das Lager ist mächtiger als das gesunder Exemplare, b) dementsprechend wachsen auch Mächtigkeit und Schichtenzahl der Gonidienzone. Als Höchstmaß ist in der Umgebung eines Peritheziums die Lagermächtigkeit zu $567\ \mu$ gefunden worden, einschließlich der großen Lücken des schwammähnlichen Lagers, ohne diese zu $334\ \mu$. Die Gonidien erfüllten die ganze Höhe in nicht weniger als 34 Schichten. In einem anderen Schnitt lagen zwei Perithezien übereinander, ein entleertes am Grunde, ein sporenreiches unmittelbar darüber. Beide waren zusammen $189\ \mu$ hoch und wurden noch um $118\ \mu$ von dem lückenarmen Lager überragt, dessen Gesamtmächtigkeit demnach $307\ \mu$ betrug. Die Gonidien in der Umgebung des unteren Peritheziums waren schon abgestorben und entleert, die um das obere herum waren noch jugendfrisch und auf $201\ \mu$ mächtiger Strecke in 19 Schichten übereinandergelagert. In $400\ \mu$ Entfernung von beiden Perithezien war das Flechtenlager nur noch $188,9\ \mu$ mächtig, 15schichtig, in $220\ \mu$ Entfernung $236,1\ \mu$ mächtig und 18schichtig, das Protoplasma in allen Gonidien sah schwarzblau aus.

Demgegenüber sind die Größenverhältnisse in dem pilzfreien Lager der *Biatorella moriformis* von Tauschwitz bei Plauen i. V. in einer höckerartigen Erhebung gefunden worden: $M=68\ \mu$; $Mg=38\ \mu$; $V=48$ Proz.; $Ms=3,16$. Dazu muß man noch von einer endoxylodischen Lagerausbreitung hinzurechnen für $M\ 20\ \mu$, $Mg\ 12\ \mu$, $Ms\ 1-2$. Unter dem Hypothezium der Apothezien zieht immer eine Gonidienzone, die weder von Rinde über-, noch von Mark unterlagert ist, hin; in ihr betrug $Mg=29,7\ \mu$, $Ms=3,16$.

Kurz, wenn das Lager von *Biatorella moriformis* von dem Pilz *Phaeospora parasitica* befallen wird, nimmt die Mächtigkeit seines Lagers und die Schichtenzahl seiner Gonidienzone ganz bedeutend zu, wenn auch nicht so sehr, wie in den durch *Phyllosticta uncialicola* und *Diplodina Sandstedei* verursachten Gallen. Wie bei diesen beiden ist es aller Wahrscheinlichkeit nach ein von der *Phaeospora* (Mycel und Perithezien) ausgehender Reizstoff, der einen erhöhten Nahrungsstrom auslöst; dieser kommt zunächst dem Flechtenpilz zugute, dann aber auch dem fremden Pilz, so daß er mehr und größere, sporenreichere Früchte hervorbringen kann, als wenn er auf bloßem Holze saprophytisch lebt. Ob das spätere Absterben der Flechtengonidien eine Wirkung der *Phaeospora* ist, kann nicht bestimmt behauptet werden, gehen doch in vielen Krustenflechten

die tieferen Teile des Lagers von selbst in Nekralschichten über. Jedenfalls ist die Schädigung des Wirtes durch den Schmarotzer nicht tiefgreifend, wie die vielen arteigenen Pykniden beweisen, aber auch die beiden übereinandersitzenden *Phaeospora*-Perithezien. Denn da sie verschiedenen Jahrgängen angehören, kann das Flechtenlager durch das untere Perithezium nicht so geschwächt worden sein, daß es außerstande gewesen wäre, noch ein zweites, unmittelbar über dem ersten liegendes zu ernähren. Jedenfalls spricht dieses nicht vereinzelte Vorkommen dafür, daß Wirt und Schmarotzer jahrelang mit- und ineinander leben können.

Noch wechselvoller ist das Leben von

5. *Tichothezium pygmaeum* KOERB.

Nach KOERBER¹⁾ „scheint die Flechte überall verbreitet zu sein und auf einer großen Menge verschiedener Krustenflechten schmarotzend vorzukommen“. Ich habe sie von einer kalkbewohnenden *Verrucaria*, von *Rhizocarpon geographicum* und von Erlenrinde untersuchen können.

Das erste Vorkommen stammt von der Südseite des Monte Castelazzo in Tirol und ist durch ARNOLD gesammelt und bestimmt worden. Seine Hyphen bilden auf der Oberfläche des Dolomits stellenweise ein kleinmaschiges Netz, dringen aber, wie an Dünnschliffen und Mikrotomschnitten nachgewiesen werden konnte, auch in den Stein ein, breiten sich hauptsächlich in der bis 50 μ mächtigen Epinekralschicht der *Verrucaria* aus und können hier natürlich nur als Saprophyten leben. Selten gelangen einzelne von ihnen bis in die Gonidienzone, treten jedoch mit den Algenzellen nicht in Berührung und lassen keinerlei gegen- oder auch nur einseitige Beeinflussung erkennen.

Auf dem Lager von *Rhizocarpon geographicum* L. lebt der Pilz als echter Schmarotzer und resorbiert weniger durch sein Mycel als durch seine kugeligen Perithezien nicht unbeträchtliche Teile des dürftigen Flechtenlagers, läßt aber nicht die geringste Reizwirkung erkennen.

Endlich ist *Tichothezium pygmaeum* noch von NORMAN auf der Rinde von Erle und anderen Laubhölzern in Norwegen gesammelt und als *Spheconisca littoralis* und *luctuosa* zu den Flechten gerechnet worden, aber mit Unrecht. Die Identität dieses Rindenbewohners mit dem bekannten „Flechtenschmarotzer“ hat Herr Dr. KEISSLER in dankenswerter Weise festgestellt, nachdem ich ihm NORMAN'sche

¹⁾ KOERBER, G. W.: Parerga lichenologica. p. 467. Breslau 1865.

Original Exemplare und meine nach Mikrotomschnitten angefertigten Zeichnungen eingesandt hatte. Das Mycel der Rindenbewohnerin ist teils epi-, teils endophloeodisch und lebt ausschließlich von den organischen Stoffen, die es der toten Rinde entzieht, und das ist wieder *Saprophytismus*¹⁾. Nur ganz selten findet man auf der Rinde den Anfang einer symbiontischen Vereinigung ihrer Hyphen mit einzelligen Chlorophyceen. Sie tritt in der niedrigsten Form der *Goniocystulae*, der krallenförmigen²⁾ auf und steht in dieser Beziehung hinter der Flechte *Paraspheconisca conjungens* NORM. (als Pilz *Amphisphaeria umbrina* (FR. DE NOT.)) zurück. Denn diese bildet mit *Cyanophyceen* auch noch napf- und kugelartige *Goniocystulae* und sogar, wenn auch selten, echte *Goniocysten*.

Dagegen übertrifft das rindenbewohnende *Tichothecium pygmaeum* andere, auf denselben Rindenstücken lebende Schmarotzerpilze, Arten aus den Gattungen *Strickeria* und *Zygnölla*, denn deren Hyphen kriechen an den im Wege liegenden Algen vorüber, als wären es Steinchen. Sie haben offenbar nicht die geringste Fähigkeit, mit Algen zusammen eine Lebensgemeinschaft zu bilden, wie das *Tichothecium* und anscheinend noch schwächer *Phaeospora parasitica*.

So wenig wir über das Wesen der Flechtensymbiose wissen, solch gegensätzliches Verhalten verschiedener Pilzhypen spricht doch dafür, daß es Pilze gibt, die mit Algen bei unmittelbarer Berührung in ein Verhältnis gegenseitiger Förderung treten können, und darin besteht eben die Symbiose.

Zusammenfassendes.

1. Arteigene Pykniden können in den mit Pleurokarpie und Pyknothelizie bezeichneten Fällen, auf *Anaptychia ciliaris*³⁾ u. a. Flechten ganz ähnliche, wenn auch kleinere Wucherungen hervorbringen, wie die artfremden (Gallen), beide erfahren beim Altern auch die gleichen Veränderungen. Man wird daher für beide dieselbe Art der Entstehung annehmen müssen: nach dem Ort, an dem die Früchte entstehen, fließt ein vermehrter Nahrungsstrom, der zunächst den dort vorhandenen Flechtenbestandteilen zugute kommt, später den schnell heranwachsenden Fruchtprimordien. Wahrschein-

¹⁾ BACHMANN, E.: Die Moriolaceen. p. 188. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne. Oslo 1926.

²⁾ BACHMANN, E.: Die Moriolaceen. Taf. II Fig. 8.

³⁾ BACHMANN, E., Über das Verhältnis der Gonidien zum Flechtenpilz. Hedwigia 64, p. 438. Dresden 1923.

lich wird dieser Nahrungsstrom durch einen von den Pykniden stammenden Reizstoff in Bewegung gesetzt.

2. Größe und Form ein und derselben Pyknidenart kann außerordentlich wechseln, konstant sind allein die Konidien. Bei artfremden Pykniden ist die Beschaffenheit der Früchte auch von der Flechtenart abhängig, auf der sie entstehen. So große Gegensätze, wie sie die artfremden Pykniden (z. B. die von *Phyllosticta uncialicola* auf *Cl. destriata* und *Cl. uncialis*) zeigen, kommen bei arteigenen Pykniden nie vor.

3. Auch die durch ein und denselben Pilz hervorgebrachten Gallen können nach Form und Größe abändern, je nach der von ihm befallenen *Cladonia*-Art; besonders der Gonidienreichtum ist hierbei ausschlaggebend.

4. Die oben behandelten Pilze können nach ihrer Beschaffenheit folgendermaßen angeordnet werden:

A. Ohne Mycel; nur Pykniden vorhanden:

- a) mit dünner Gehäusewand, die nie Gonidien in sich aufnimmt; bringt sehr hohe und gonidienreiche, mit vielen Pykniden besetzte Gallen hervor, deren Gonidien zuletzt entleert werden: *Phyllosticta uncialicola* auf *Cl. destriata*.
- b) mit dicker Gehäusewand, die stets konkav-konvexe Riesengonidien einschließt, ohne sie zu schädigen; bringt nur kleine Hügel hervor, jeden mit einer Pyknide: *Phyllosticta uncialicola* auf *Cl. uncialis*.

B. Das dürftige Mycel entspringt an der dünnen Sohlwand in Form kurzer Papillen oder längerer Rhizoiden; oft fehlt den Pykniden beides:

- a) der Pilz verursacht die Entstehung von Gallen: *Diplodina Sandstedei*,
 - α) die Gallen sind kleinere oder größere Knötchen (*Cl. major*, *chlorophaea*, *cornuta* u. a.),
 - β) die Gallen sind krustenförmige Ausbreitungen (*Cl. major*),
 - γ) die Gallen sind hexenbesenartig (*Cl. turgida*, *ochrochlora*),
- b) der Pilz bringt keine Verdickungen hervor: *Coniothyrium cladoniae*.

C. Mit wohlausgebildetem Mycel, das Perithezien hervorbringt:

- a) in einem Flechtenlager,
 - α) bewirkt Verdickung des krustenförmigen Lagers und Vermehrung der Gonidien: *Phaeospora parasitica* auf *Biatorrella moriformis*,
 - β) bewirkt weder Verdickung des Lagers noch Vermehrung

der Gonidien: *Tichothecium pygmaeum* auf *Verrucaria* und *Rhizocarpon*.

- b) lebt auf und in altem Holz oder abgestorbener Rinde,
 - a) epixylodischer Teil von einem Lager einzelliger Algen überwuchert: *Phaeospora parasitica*,
 - β) ohne solches Algenlager: *Tichothecium pygmaeum*.

5. Die oben behandelten Pilze nach ihrer Lebensweise angeordnet: sie sind sämtlich Parasiten, aber in sehr verschiedenem Grade.

A. Reiner Parasit ohne nennenswerte Förderung der Flechtengewebe: *Coniothyrium cladoniae* auf *Cl. alpicola*, *Tichothecium pygmaeum* auf *Rhizocarpon*.

B. Reine Saprophyten: *Tichothecium pygmaeum* a) in der Epinekralzone v. *Verrucaria*, b) auf Baumrinden. *Phaeospora parasitica* auf altem Fichtenholz.

C. Der Schmarotzertätigkeit geht eine Periode der Förderung der Flechtenbestandteile voraus:

- a) Diese Förderung äußert sich in außerordentlich starkem Wachstum der Einzelgonidien, seltener in der Bildung von Autosporen innerhalb der entstandenen Riesengonidien: *Phyllosticta uncialicola* auf *Cl. uncialis*,
- b) sie äußert sich in außerordentlich starker Vermehrung der Gonidien innerhalb großer Gallenhöcker: *Diplodina Sandstedei* auf *Cl. major* u. a., *Phyllosticta uncialicola* auf *Cl. destriata*,
- c) in der Bildung kleiner Hexenbesen, denen auch gesunde Blätter entsprossen: *Diplodina Sandstedei* auf *Cl. turgida* und *ochrochlora*,
- d) in der Zunahme der Mächtigkeit der Kruste und der Schichtenzahl ihrer Gonidienzone ohne Gallenbildung: *Phaeospora parasitica* auf *Biatorrella moriformis*,
- e) darin, daß das lockere Markplektenchym zu dichtem, plasmareichem Paraplektenchym wird: die von *Diplodina Sandstedei* befallenen Flechten, bei denen es nicht zur Gallenbildung kommt.

D. Parasymbiontische Vereinigung kommt:

- a) regelmäßig vor bei *Phyllosticta uncialis* auf *Cl. uncialis*,
- b) gelegentlich bei *Tichothecium pygmaeum* auf Baumrinde, bei *Phaeospora parasitica* in *Biatorrella moriformis*.

Mein Untersuchungsmaterial stammt von Herrn Lehrer LANGE in Annaberg, hauptsächlich aber von Herrn HEINRICH SANDSTEDÉ in Zwischenahn; es drängt mich, beiden Herren auch hier bestens zu danken.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [58_1927](#)

Autor(en)/Author(s): Bachmann E.

Artikel/Article: [Das Verhältnis flechtenbewohnender Pilze zu ihren Wirtspflanzen 143-172](#)