

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

(Aus dem Botanischen Institut der Sächs. Technischen Hochschule Dresden.)

Eine Ökologie afrikanischer Rindenflechten.

Von

Rudolf Riehmer.

(Hierzu 10 Textfiguren und Tafel 9—11.)

Einleitung.

Wenn auch schon seit den 50er und 60er Jahren des vorigen Jahrhunderts verschiedene Gruppen der Laub-, Strauch- und Gallertflechten in anatomischer Hinsicht untersucht wurden (Arbeiten von TULASNE und SCHWENDENER), die Kenntnis der anatomischen Verhältnisse der Krustenflechten hinlänglich vertieft und erweitert wurde, so liegen doch über ihr Verhalten zueinander und zu ihrem Substrat noch verhältnismäßig wenig Bearbeitungen vor.

Arbeiten von BITTER, 1899, 1901 und LINDAU, 1895, sowie die Untersuchungen von DARBISHIRE, 1896 fußen stets auf einem mehr oder weniger zerstreut sich vorfindenden Material der gemäßigten Breiten. Die vorliegende Arbeit bringt ein Flechtenmaterial, das sich auf einheitlichen Rindenstücken befindet und ausschließlich dem tropischen Afrika entstammt. Nicht weniger als 38 Gattungen und Arten verschiedener Laub- und Krustenflechten bilden hier eine große Flechtengemeinschaft, die Rindenstücke von oben bis unten überziehend, ohne nur ein kleines Fleckchen der blanken Rinde freizulassen. Die Rindenstücke (drei an der Zahl) entstammen einer *Allanblackia floribunda* oder *Stuhlmanni* (?) (das Genus mußte erst durch vergleichend anatomische Untersuchungen mikroskopisch festgestellt werden, die Spezies an Hand einer Cortex außerdem genau nachzuweisen, war nicht möglich) der regenreichen Bergregionen von Ostusambara bei Amanni, aus 1000 m Höhe.

Herrn Prof. Dr. TOBLER gebührt besonderer Dank dafür, daß solch schöne Stücke zu uns gelangen konnten, während Sammler gewöhnlich nicht geneigt sind, ganze Pflanzengemeinschaften mitzunehmen.

Über die Methoden zur Bearbeitung des vorliegenden Exsikkatenmaterials sei folgendes gesagt.

Die äußerliche Verteilung der einzelnen Gattungen und Arten auf den Rinden konnte mit bloßem Auge und bei 10facher Lupenvergrößerung genau festgelegt und abgemessen werden; morphologische Abweichungen am Thallus waren oft erst nach längerem Betrachten unter einem sehr guten Binokularmikroskop der Firma REICHERT-Wien bei 30—86facher Vergrößerung möglich. Dieses Instrument diente dem Verf. auch zur Anfertigung mehrerer Zeichnungen *in situ* (siehe Textfig. 9).

Um die Fülle der Einzelformen zu benennen und zu unterscheiden, mußte zunächst eine Nummer genügen, die mittels einer kleinen Stecknadel an einem Schildchen dem Flechtenthallus fest aufgeheftet wurde. Später wurden ganze Teile der Rindenstücke zwecks genauer Untersuchung ihrer Epiphyten mit Messer und Laubsäge abgetrennt. Für weitere Untersuchungen und vor allem für die Bestimmung des völlig unbekannten Flechtenmaterials diente ein älteres aber sehr gutes Trockensystem der Firma WINCKEL-Jena; Vergrößerungen bis zu 1650fach waren damit möglich.

Eine besondere Schwierigkeit schien anfangs das Einbetten und Schneiden der überaus alten Stücke zu bereiten. Größere Thallusteile der Laubflechten erwiesen sich selbst nach tagelanger Aufbereitung (in einer weichend wirkenden Flüssigkeit von $\frac{1}{3}$ Raumteil Aqua dest., $\frac{1}{3}$ Glycerin und $\frac{1}{3}$ 96 proz. Alkohol) als ungeeignet für die Paraffineinbettung. Sie wurden stets wieder so hart, daß das Mikrotommesser keine Schnitte erbrachte. Eine zweite Einbettungsart in Gummiarabikum + Glycerin war ebenfalls für diese Zwecke ungeeignet.

Ich beschränkte mich infolge des mehrfachen Mißerfolges beim Einbetten größerer Formen auf die einfachsten Mittel. Die in destilliertem Wasser innerhalb weniger Stunden erweichten Exsikkaten ließen sich zwischen Holundermark aus freier Hand ganz vortrefflich schneiden; und bei geschickter und vor allem genauer Anwendung dieser primitiven Mittel lassen sich stets gute Flechteschnitte bis zu $10\ \mu$ Dicke anfertigen. Zur guten Sichtbarmachung der Querschnittselemente diente meist Milchsäure, oft auch eine 1 proz. Jod-Jod-Kaliumlösung mit nachfolgender K(OH)-Behandlung.

Oftmals wäre es indessen wünschenswert gewesen, wenn die Methoden der Aufhellung an Schnitten bessere Aufschlüsse ermöglicht hätten, besonders da, wo es galt, das Verhältnis artfremder Thalli zueinander an dem Verlauf ihrer Thalluselemente näher zu beleuchten.

Es dürfte gerade für den Flechtenbiologen keine unwesentliche Aufgabe bedeuten, einmal auf chemischer Grundlage bestimmte Reagenzien zu finden, die für bestimmte Flechtengattungen spezifisch wären. Die mikroskopische Erforschung vergesellschafteter Formen möchte damit neu belebt werden.

Als ein sehr wertvolles und beinahe unerlässliches Hilfsmittel zur Veranschaulichung des im Text Gesagten hat sich das photographische Bild erwiesen. Leider machte die geringe Plastik einer einfachen Schwarz-Weiß-Wiedergabe oftmals eine Wiederholung der photographischen Aufnahmen nötig; auch erfordern nichtfarbige Photographien ein längeres Sichhineinsehen von seiten des Betrachtenden. Dieses Übel haftet vor allen den Mikrophotos an, für welche um nachsichtige Kritik gebeten wird.

Die ökologischen Untersuchungen richteten sich zunächst an die Laubflechtenformen, doch die mannigfachen Beziehungen dieser zu dem Heer der Krustenflechten machten sehr bald eine vielseitige Betrachtungsweise unerlässlich, die alle Formen der Laub- und Krustenflechten bestimmter Wachstumsbereiche einbezog.

Soweit wichtige, für die Bestimmung unbedingt erforderliche Merkmalszeichen vorhanden waren und es die beschränkte Literatur gestattete, konnten Gattungen und Spezies bestimmt werden; doch bildet gerade der fehlende Name einer biologisch reizvollen aber leider steril gebliebenen Form eine häßliche Lücke.

Infolge des sehr alten und sehr empfindlichen Materials bedeutete die genaue Bestimmung der afrikanischen Rindenflechten eine besondere Schwierigkeit. Mangels geeigneter Literatur war es meistens nur möglich, das Genus zu bestimmen; für die Feststellung vieler Spezies mußte ich mich deshalb fremder Hilfe bedienen.

Auch an dieser Stelle möchte ich den Herren Hofrat Dr. ZAHLBRUCKNER und Dr. KEISSLER von Herzen Dank sagen für die Bestimmung und Nachprüfung vieler kritischer Arten.

Das folgende Verzeichnis der untersuchten rindenbewohnenden Flechten büßt damit weniger ein an Vollständigkeit.

I. Verzeichnis der untersuchten afrikanischen Rindenflechten.

Graphidaceae

1. *Graphis scripta* (L.) ACH.
2. " *elegans* (S.M.) ACH.
3. " *spec.*
4. *Phaeographis lobata* (ESCHW.) MÜLL.-ARG.
5. " *dendritica* (ACH.)
6. " *spec.*
7. *Phaeographina mesographa* (NYL.)

Chiodectonaceae

8. *Sarcographa tricosa* (ACH.)
9. *Sarcographina* *spec.*

Lecanoraceae

10. *Lecanora leprosa* FÉE
11. " *subfuscata* (L.) ACH.
12. " *subfuscata* var. *intumescens* (REBENT.) KBR.
13. " *glabrata* SCHAER.
14. *Ochrolechia pallescens* (L.) MASS.
15. *Haematomma puniceum* var. *breviculum* (STZBGR.)

Pertusariaceae

16. *Pertusaria subochrascens* R. RIEHMER, nov. *spec.*
17. " *spec.*
18. " *spec.*
19. " *spec.*
20. " *spec.*

Parmeliaceae

21. *Parmelia perforata* (WOLF) ACH.
22. " *perforata* var. *ciliata* ACH.
23. " *meiospora* NYL.
24. " *spec.*
25. " *spec.*
26. " *spec.*
27. " *spec.*

Usneaceae

28. *Letharia* *spec.*
29. *Ramalina complanata* (Sw.) ACH.

30. *Usnea florida* (L.) HOFFM.

31. " *hirta* ACH.

*Buellia*ceae

32. *Buellia Tobleri* A. ZAHLBR., nov. sp

33. " *crassa* R. RIEHMER, nov. sp.

34. " *Zahlbruckneri* STZBGR.

35. " spec.

Physciaceae

36. *Physcia picta* var. *erythrocardia* (TUCK.)

37. " *integrata* (NYL.) WAINIO

38. " spec.

II. Habitus der Flechtengemeinschaft.

Wenn man das größte der hier vorliegenden drei Rindenstücke aus einiger Entfernung betrachtet, so sieht man zunächst vorherrschend ein helles Aschgrau, das aber über und über größere oder kleinere, hellere und dunklere graue, auch gelbliche und bräunliche Flecke aufweist, als hätte ein Maler aus seiner Palette ein rundes Holz wahllos — wie aus Spielerei — mit unzähligen Farbflecken betupft, bis kein freier Platz mehr übrigblieb. Darüber sind hier und da zierliche Rosetten aufgesetzt, wie aus schwarzem oder weißem Stoff, der mit einer cremefarbenen oder rötlichweißen Sahne übergossen zu sein scheint; daneben sind derb-gekräuselte gelbe oder zierliche Bärte aus grünlichgrauem Haargeflecht der Rinde stellenweise angewachsen, entweder aufrecht abstehend oder sich horizontal ausspreizend oder schleierartig herabhängend.

Geht man näher an die Rinde heran, so offenbart sich dem erstaunten Blick der ganze Reichtum der Tropenwelt, nur nicht mit den leuchtenden, grellen Farben der Blütenpflanzen, sondern den bescheideneren, gedämpften der Kryptogamen. Auf engstem Raume finden sich hier die verschiedenartigsten Krustenflechten nebeneinander vor. An millimetergroßen bis zu solchen von 2—5 cm im Durchmesser sind alle Größen und viele Farben vertreten; hier erdbeerfarbene, da grüne, weiße, gelbe, graue und braune in allen Schattierungen, gegeneinander abgegrenzt durch helle bzw. schwarze Vorlagerlinien oder wahllos von ihnen durchzogen und wie marmoriert erscheinend, auch vielfach mit unzähligen gelben, roten oder schwarzen Tüpfelchen und Punkten übersät.

Betrachtet man diese bunte Landkarte aus nächster Nähe, so entschleiern sich die Tüpfelchen und Punkte als Früchte, deren

Dichte und Zahl auf solch kleinem Raum in Erstaunen setzt. Zumeist sind es kleine und kleinste, nur millimetergroße Schüsselchen oder Knöpfchen, manchmal aber die wunderlichsten Schriftzeichen von Graphideen. Auch die Bärte der Usneen und die schlangenartigen Gebilde der *Ramalina*-Arten tragen meist reichlich Früchte, während die großen, der Rinde platt angepreßten, zierlichen Rosetten der *Physcia* und die noch kräftigeren, aufgedunstenen und kohlblattartig gekräuselten Thalli der *Parmelia perforata* schon durch die Größe und Regelmäßigkeit ihrer Form das Auge entzücken.

Bei dieser Nahbetrachtung wird es dem Kenner klar, daß er es nicht mit einigen wenigen Arten zu tun hat, die in kleinen Lagern auftreten, sondern mit vielen Arten aus den Familien der *Lecanoraceae*, *Lecideaceae*, *Buellaceae*, *Graphidaceae* und anderer.

Wenn also noch einmal die Hauptpunkte des Eindruckes hervorgehoben werden dürfen, den der Habitus dieser Flechtengenossenschaft auf den Beschauer macht, so sind es:

1. Die allumfassende, lückenlose Besiedelung der Rinde mit Flechten,
2. das Überwiegen der Krustenflechten, die selbst noch unter den Thallusästen der Laubflechten auftreten,
3. die Mannigfaltigkeit und Buntheit der Arten,
4. das Auftreten in kleinen oder sehr kleinen Lagern,
5. die reiche Fruktifikation der Krustenflechten,
6. das gänzliche Fehlen von Laub- und Lebermoosen.

Länge des Rindenstückes I: 48,0 cm

Breite „ „ I: 18,0 cm.

III. Über die Faktoren der Einzelentwicklung und Gemeinschaftsbildung.

Ich weiß sehr wohl, daß man an Hand eines beschränkten und sehr alten Materials nicht ohne weiteres eine allumfassende Darstellung von dem Verhalten tropischer Formen geben kann, weil wertvolle Schlüsse fehlen, die sich sonst beim Betrachten ähnlicher Vorkommnisse im ganzen Vegetationsbilde des tropischen Urwaldes ableiten ließen. Immerhin darf man im Hinblick auf die Aussichtslosigkeit einer Tropenreise bestrebt bleiben, an Hand bekannter Verhältnisse aus unseren geographischen Breiten richtige Schlußfolgerungen für fremdartig scheinende Zusammenhänge zu gewinnen.

1. Einfluß der Bewässerung an der Einzelform wie an dem Gesamtbild der Flechtengemeinschaft.

Als Voraussetzung zur Besiedelung eines Baumstammes durch Flechten gilt meist eine genügende Luftfeuchtigkeit, die auch eine reiche Algenausbreitung auf der Unterlage möglich macht. Man darf trotz der mannigfachen Belege für die Richtigkeit dieser Annahme nicht die Fülle anderer Komponenten außer acht lassen, die alle zur Gestaltung einer Flechtengemeinschaft ihren Beitrag liefern. So wirken die Winde mit ihrer austrocknenden Tendenz und vor allem die Lufttemperatur und wechselnde Belichtung, die sich steigern kann bis auf ein kaum ertragbares Maß der Sonnenbestrahlung, bestimmd für die Charakterzeichen der Einzelform wie für das Gesamtbild einer Gemeinschaft.

Außer der allgemeinen und beinahe allseitig wirkenden Luftfeuchtigkeit des tropischen Urwaldes gelten größere Regenmengen und Wasserabläufe des Stammes entweder als wachstumsfördernder Faktor oder richtunggebend für die Neubesiedelung oder das Weiterwachsen schon vorhandener Flechten. (Im Urwalde von Amani herrscht fast immer voll dampfgesättigte Luft; nach BRUNNTHALER beträgt die jährliche Niederschlagsmenge in Amani 2078 mm bei einer mittleren Jahrestemperatur von $+18,4^{\circ}$ C.)

Von den Laubflechten werden vornehmlich wellige Vertiefungen der Rinde oder wasseransammelnde Aststellen und Astgabeln für die Besiedelung bevorzugt. Solche rauhe, vielleicht ehemalige Aststellen befinden sich (Taf. 9 Fig. 1 b) im oberen Teil der Rinde. Die hier zusammengelaufenen Wassermengen sind beim Ablauf zur Erde vermutlich infolge trennend wirkender Peridermwülste an den Flanken des Rindenstückes (s. Taf. 9 Fig. 1 b) niedergelaufen und haben einer reicheren Besiedelung durch Laubflechten, von oben nach unten weiterschreitend, richtunggebend vorgearbeitet.

Wir erkennen demzufolge auf Taf. 9 Fig. 1 b zwei fast parallel verlaufende Linien, die rechts von *Parmelia perforata* var. *ciliata*, *Usnea florida*, weiter unten von *Usnea hirta* und *Parmelia perforata* gebildet, links dagegen außerdem von einer *Ramalina complanata* besetzt sind.

Inwieweit das am Baumstamm herabrinnde Regenwasser der Besiedelung und weiteren Vermehrung der Krustenflechten nützlich gewesen sein mag, kann nur mit größter Vorsicht vermutet werden. Es erscheint indessen nicht ausgeschlossen, daß eine bestimmte, oft wiederkehrende Schrägrichtung im Thalluswachstum

der *Lecanora leprosa* infolge eines richtunggebenden Wasserablaufes sich herausgebildet hat; auch die symmetrische Reihung der Apothezien dieser Art in der gleichen Ablaufrichtung läßt diese Deutung zu.

Die Isidien- und Soralbildung ist immer durch die größere Befeuchtung der Thalli erklärt worden (s. BITTER, Lit. 7), scheint aber noch von manchem anderen Faktor abhängig zu sein. Über die Anlässe zur Soralbildung wird weiter unten noch genauer zu sprechen sein.

Welch große Bedeutung eine regelmäßige Befeuchtung des Stammes und seiner Epiphyten für die überaus reiche Vergesellschaftung der Formen untereinander hat, zeigt vielfach das ineinanderwachsen völlig fremder Gattungen und Arten. Daß sich mitten im Thallus einer *Parmelia perforata* var. *ciliata* eine junge *Usnea florida* erhebt, auf den schmalen Thallusästen der *Ramalina complanata* eine junge *Parmelia* spec. (27) herauswächst und lustig weiter gedeiht, ist als Erfolg der reichen Wasserversorgung zu verzeichnen.

Bemerkenswert ist der große Arten- und Individuenreichtum der in feuchtwarmem Medium entstandenen Pflanzengemeinschaften. Welche Bedeutung die größere Feuchtigkeit als wachstumsfördernder und zugleich arterhaltender Faktor hat, wird mir stets deutlicher, wenn ich artenreiche Gegenden mit meiner so artenarmen Dresdner Heimat vergleiche, wo mit der fortschreitenden Übervölkerung und nachfolgenden Entwässerung des Gebietes mehr und mehr Arten eingehen müssen. Als Beispiel ist die um 1830 in der Dresdner Heide vertretene *Anaptychia ciliaris* zu nennen, die früher bei der Gestaltung bescheidener Flechtengesellschaften auch an jüngeren Laubbäumen nicht fehlte, heute verschwunden ist.

Die Ausbildung besonders üppiger, schwelender Thalli an Krusten- und noch mehr an den Laubflechten ist im allgemeinen ein Kennzeichen, das einer Flechtengemeinschaft besonders feuchter Standorte zukommt.

Auch im einzelnen zeigen die Vertreter dieses Zusammenlebens Merkmale, die sich schließlich nur in dampfgesättigter Luft herausbilden können. Hierher gehört die Erscheinung, daß sich die Apothezien der Krustenflechten auf engstem Raume in übermäßig großer Zahl vorfinden, schließlich aus Platzmangel etagenartig übereinander sitzen oder aus dem Lagerrande eines älteren Apotheziums hervorsprossen, wie die Kinder einer Mutterfrucht, diese kranzförmig umgebend. Durch eine relative Überproduktion von Apothezien zeichnen sich ganz besonders die lecanorinischen Formen aus, wie *Lecanora*

leprosa, *L. subfuscata*, *L. intumescens* und *Haematomma puniceum* var. *breviculum*. *Lecanora leprosa* zeigt die Erscheinung der Weiterentwicklung ausgereifter Apothezien im Sinne der Erzeugung neuer Fruchtkörper besonders typisch.

Es ist vielleicht nicht ganz bedeutungslos, einmal das Verhältnis zwischen Thallusgröße und der darauf erzeugten Apothezien zahlenmäßig festzulegen und innerhalb möglichst vieler Krustenflechtenformen gleicher Standortsbedingungen zu werten. Es entfielen dann auf 1 qcm großen Thallusbezirk bei

<i>Lecanora leprosa</i>	90	Apothezien
" <i>subfuscata</i>	75	"
" <i>intumescens</i>	80	"
<i>Haematomma breviculum</i>	85	"
" <i>Zahlbrückneri</i>	58	"
<i>Buellia Tobleri</i>	50	
" spec. (10)	35	"
" <i>crassa</i>	34	"

Einzelne Thalli zeigen besonders winzige Apothezien, die in großer Zahl dicht nebeneinandersitzen, wahrscheinlich noch größer werden wollen. — Da sich beim Vergleich solch junger Ausbildungsstufen mit viel älteren extreme Verhältnisse gegenüberstehen, ist ein mittlerer Wert als ausgleichendes Maß angenommen worden.

Eine Überproduktion des Pilzelementes des Konsortiums wird an Laubflechten noch augenfälliger. Das gleichmäßige, strahlenförmige Wachstum an den Rndlappen der sterilen *Physcia*- und *Parmelia*-Arten ist auf glatter aber zugleich senkrechter Unterlage letzten Endes nur bei einer allseitig wirkenden, gleichmäßigen Durchfeuchtung des ganzen Thallus möglich. In gleichem Sinne kann die große Zahl und besondere Länge der Zotten und isidiösen Bildungen an Apothezien und Thallusästen der *Usnea* erklärt werden. Diese Flechtengattung gelangt auch in sehr feuchten Gebirgswäldern unserer Heimat zu solchen Bildungen, die im Volksmund unter entsprechendem Namen bekannt sind. Die hier vorhandene *Usnea florida* zeigt außer ihren vielen sehr langen Rhizinen und kleinen Verästelungen sogar an den Apothezien solche, die an ihrer Spitze ein junges zweites Apothezium herauswachsen ließen.

Eine stets befeuchtete Unterlage, auf der sich Algen in großer Zahl halten können, bietet den angewehrten oder herangespülten Sporen und Soredien gute Ansiedlungsmöglichkeiten. Hinzu kommt natürlich die Sonnenbestrahlung und gleichmäßige Durchwärmung

nächst Wasser das wichtigste Moment für alles Leben, das ja die Vegetation der Tropen im allgemeinen bemerkenswert erscheinen läßt.

2. Austrocknende Wirkung des Windes.

BITTER beobachtete an *Pertusaria*-Arten, die an Chausseebäumen Norddeutschlands gewachsen waren, die Erscheinung der Zonenbildung besonders gut. Er erklärt das als Folge der austrocknenden Wirkung atmosphärischer Einflüsse. So wirken an freien Plätzen im besonderen die austrocknenden Winde auf die feinsten peripherischen Hyphen und veranlassen die Braunfärbung derselben. Dieser Vorgang wiederholt sich beim Weiterwachsen eines solchen *Pertusaria*-Thallus randwärts mehrfach, so daß ältere Thalli schließlich durch mehrere konzentrische dunkle Linien gezont erscheinen.

An *Pertusaria*-Arten windstiller Orte vermißte BITTER die Ausbildung zahlreicher dunkler Randlinien, da hier die austrocknende Tendenz der Winde fehlt, außerdem eine grelle Sonnenbestrahlung nicht gleichzeitig die Wirkung der Winde unterstützen kann. BITTERS Ansicht kann an Hand des vorliegenden Materials bekräftigt werden: denn keine der oben aufgeführten *Pertusariaceen* zeigt eine Zonenbildung ihres Thallus, die der Trockenwirkung der Winde zuzuschreiben wäre.

Das Gebiet des tropischen Regenwaldes von Ostusambara wird von dem N-O-Passat beherrscht, dessen austrocknende Tendenz kaum zu beachten ist, da er als warmer Seewind dem Bergland beständig neue Feuchtigkeitswellen spendet und das ganze Gebiet erst zum Regenwaldgebiet werden läßt. Im Inneren des tropischen Urwaldes kommt die austrocknende Wirkung der Winde noch weniger in Betracht.

Um so verwunderlicher wollte es anfangs erscheinen, daß doch die *Pertusaria* spec. (18) (Rindenstück III) in dem unteren Thallusabschnitt zwei parallel verlaufende dunkle Abgrenzungslinien ausgebildet hat, die eine durch Winde unterstützte Trockenwirkung vortäuschen. *Pertusaria* spec. (18) überwuchert mit ihrem kräftig braunen Vorlager Vorlager + Thallus einer milchweißen *Pertusaria* spec. (19); außerdem erscheint auf ihrem Thallus eine zweite dunkle Linie, eine scheinbare Zonenbildung. Diese innere Linie ist dagegen sehr schwach und undeutlich und wird stellenweise nur mit 10 facher Lupenvergrößerung sichtbar. Die Anatomie dieses Thallusabschnittes zeigt, daß die innere Linie einst die offen liegende Vorlagerlinie der *Pertusaria* spec. (19) gewesen war, nach der nun erfolgten Über-

wucherung dieser durch die *Pertusaria* spec. (18) ebenfalls überdeckt wurde und im Durchschimmern eine Zonenbildung der letztgenannten Art vortäuscht. Ihre wahre Zugehörigkeit war mit Hilfe der verschiedenen Merkmale beider *Pertusaria*-Thalli eindeutig nachweisbar (verschiedene Dicke und Dichte des Lagers, verschiedene Thallusfarbe).

Diese Ausbildungsweise solch parallel verlaufender Vorlagerlinien begegnet uns auch beim Zusammentreffen einer *Graphis scripta* mit *Pertusaria subochrascens* noch einmal und soll in Kapitel 4 in ganz neuem Lichte gezeigt werden. Daß sie hier nicht als ein Erfolg der austrocknenden Windwirkung im Sinne BITTERS zu buchen ist, bedarf keiner weiteren Beweise.

3. Die Wirkung von Licht und Schatten auf das Wachstum im allgemeinen und auf die Farbgebung der Flechten.

Welch hervorgehobene Rolle das Licht bei der Besiedelung neuer Plätze sowie für ein geregeltes Weiterwachsen der Flechten einhält, tritt uns in der Natur allerorts wieder entgegen. Man kann geradezu von einem „Lichtthunger“ bestimmter Arten sprechen, deren größeres Streben zum Licht hin für die Gemeinschaftsgestaltung oftmals entscheidend wird.

So mag wohl ein Kampf ums Dasein, wie wir ihn später darzustellen versuchen, mit dem endlichen Sieg der einen Art über eine andere mitbestimmt sein von dem größeren Lichtbegehr der autotrophen Elemente, die ihrerseits bei regster Zellvermehrung und größerem Stoffumsatz dem Flechtenpilz ein schnelles Weiterwachsen ermöglichen. So ist auch das energische Rückkrümmen äußerer Thalluslappen der durch überwachsende *Parmelien* verdunkelten *Physcia erythrocardia* im Sinne des positiven Heliotropismus zu erklären, als ein inniges Zusammenwirken von außen wirkender Reize (Sonne, Feuchtigkeit, warme Luft) und innerer Kräfte („Lichtthunger“, Vermehrungskraft). Im Zusammenwirken von Licht und Feuchtigkeit sind beiden Komponenten bezüglich ihrer Intensität Grenzen gesetzt, wenn das Wachstum des Konsortiums begünstigt werden soll. Eine dauernde Befeuchtung der Flechtenthalli würde vielen fremdartigen Mikroorganismen, Bakterien und Schimmelpilzen, günstige Ansiedlungsmöglichkeiten bringen, so daß bei gleichguter Erwärmung sehr bald die Flechten völlig überwuchert und abgetötet würden. Die Periodizität der Tropenregen verhindern eine übermäßige und fort dauernde Durchfeuchtung der Flechtenthalli: Einem warmen Platzregen folgt zugleich stärkste Besonnung und läßt die äußersten Thalluspartien

sehr schnell abtrocknen. Dieses innige Verquicktsein von größter Befeuchtung und entsprechend hoher Insolation bedeutet bei der üblichen raschen Aufeinanderfolge für das Wachsen von Flechtenpilz und Alge einen ganz hervorragenden positiven Faktor. Gleichzeitig wirkt eine rasche Austrocknung an den zarten Myzelien feindlicher Pilze ebenso plötzlich und verhindert, daß diese auf dem Flechtenthallus festen Fuß fassen können. Abgesehen von dieser rein physikalischen Erscheinung spielen natürlich im Sinne einer Abwehr und Reinhaltung der Flechtenthalli von allerlei feindlichen Mikroorganismen die chemischen Verhältnisse des Konsortiums eine hervorgehobene Rolle. So kommen den Flechtensäuren (wie KOBERT für Vulpinsäure nachweisen konnte) antiseptische Eigenschaften zu, insofern, als sie die Entwicklung der Bakterien hemmend beeinflussen.

Auch STAHL hat auf diese Zusammenhänge bei der Betrachtung der Schutzstoffe der Flechten gegen Tierfraß hingewiesen, sie mögen hier nur kurz gestreift sein.

Daß das Sonnenlicht bei der Herausbildung eines bestimmten Farbstoffes nötig ist, der in die Oberrinde an Krustenflechten abgeschieden wird, ist bekannt. BITTER hat das Auftreten solcher Farbstoffe bei *Pertusariaceen* als Mittel zu erhöhtem Lichtgenuss zwecks vermehrter Assimilation durch die Gonidien erklärt, was sich aus einer größeren Gonidienzahl gelber *Pertusaria*-Thalli gegenüber den grauen und weißen Arten ableiten ließ. BITTERS Ansicht möchte ich mit der Untersuchung einer gelbgrünen *Pertusaria subochrascens* nov. spec. neu belegen.

Die Erscheinung der Farbstoffabscheidung an den oberflächlichen Thallushyphen kann vielfach an der sog. Sonnenform der Laubflechten nachgewiesen werden, während der Schattenform solche Farbstoffe fehlen. So sind an besser besonnten Standorten gewachsene Thalli einer Art gewöhnlich mehr oder weniger durch dunklere Farbtöne von den an schattigen Stellen stehenden, viel heller gefärbten Individuen deutlich zu unterscheiden; und dieses augenfällige Merkmal hat oft den Systematiker zur Aufstellung neuer Arten veranlaßt.

Wenn auf dem Rindenstück I die *Parmelia perforata* in zwei verschiedenartig gefärbten Formen vorkommt, so darf man wohl annehmen, daß es sich um die Sonnenform und die Schattenform der gleichen Art handelt, zumal die Stellen ihres Anhaftens weit voneinander abliegen und gegensätzliche Belichtungsverhältnisse vermuten lassen. Der Thallus der Sonnenform trägt hier eine bräunlichgelbe bis rostrote Tönung, während die Schattenform nur einen gleichmäßig hellen gelblichweißen Farbton hat.

Auch bei den Laubflechten, die keinen spezifischen Rindenfarbstoff ausbilden, kann man eine Verschiedenartigkeit der Thallusfarbe infolge von ungleich stark wirkenden Lichtintensitäten nachweisen (BITTER, 1901). So kann wohl nach BITTER der grünliche Farbton der „Schattenform“ einer *Parmelia* spec. (24) infolge eines stärkeren Durchscheinens der Gonidienschicht durch die dünnere Oberrinde erklärt werden; die „Sonnenform“ der gleichen Art dagegen ist mit einer dickeren Oberrinde ausgestattet, die das Durchscheinen des Gonidiengrüns unmöglich macht und dafür graugelb erscheint.

Wenn auf der einen Seite das Sonnenlicht auch für die Flechten Lebensspender ist, so wirkt andererseits Lichtmangel als hemmender Faktor auf ihr Wachstum. Wohl haben wir Flechtenformen in dunklen Höhlen aufgefunden; ihre Lebenstätigkeit war aber mangels der normalen Fruchtentwicklung nur auf ein vegetatives Wachstum beschränkt. (Z. B. findet man in unseren Breiten *Diploschistes scruposus* (L.) NORM. außer an sehr besonnten auch an dunklen Orten, aber dann steril.) Immerhin sind es Arten, die ein Minimum des Lichtgenusses ohne Schädigung vertragen.

Manche *Lecanora*-Arten unter den Krustenflechten scheinen bei Lichtmangel empfindlich zu reagieren. *Lecanora leprosa*, ein typischer Vertreter der Tropenzenen, zeigt an Thallus und Apothezien stets Ausfallserscheinungen bei Verdunklung durch mehr oder weniger lose sie abdeckende Laubflechtenthalli. In mehreren Fällen wurden die Maße der unter Lichtentzug gewachsenen Apothezien der *Lecanora leprosa* mit denen der Normalform verglichen. Es zeigten sich folgende Verhältnisse.

a) Anatomie der Lichtform:

Lager: grauweiß,

Apothezien: gelbbraun,

Epithezium: 14 μ breit, 19 μ dick, gelbbraun,

Lagerrand: 32—70—88 μ dick,

Hymenium: hell, Jodreaktion intensiv +, 56,2—84,3—127 μ dick,

Hypothezium: blaßgelb,

Asci: keulenförmig, 11,0 \times 55,2 μ ,

Paraphysen: hell, einfach, locker, 0,7—1,3 μ breit,

Sporen: einzellig, kugelig bis oval, mit dicker Haut versehen (0,69 μ breit), hell oder schwach gelb gefärbt, je 8 im Ascus:

Maße: 7,0—10,5 \times 4,2—6,6 μ ,

Gonidien: blaßgrün, straff, $5,6-10,35\ \mu$ dick; sie zeichnen sich durch große Zahl und rege Teilbarkeit aus, daher erklärt sich das geringe Maß der kleinsten Gonidien ($5,6\ \mu$).

b) Anatomie der Dunkelform:

Lager: graubraun bis schwarzbraun,

Apothezien: graubraun bis schwarzbraun,

Epithezium: nur $5,6-8,2\ \mu$ breit; dunkelbraun,

Lagerrand: **112,4—140,5 μ dick**,

Hymenium: blaßgelb, Jodreaktion ebenso intensiv +, Höhe $68,0-140,5\ \mu$,

Hypothezium: intensiv gelbbraun, durch Jod stärker gebräunt (rotbraun) in dünnsten Schnitten weinrot werdend; $28,1$ bis $68,4\ \mu$ dick,

Asci: nicht nachzuweisen!

Elemente des Hymeniums: $45-84,3 \times 3,5-6,9\ \mu$,

Gonidien: bräunlich, geschrumpft, $6,9-7,6\ \mu$ breit; in beschränkter Zahl.

Die braun verfärbten und geschrumpften Gonidien der Dunkelform mögen tot sein, die Asci fehlen ganz. Die Flechte hat offenbar ihr Wachstum auf die Erhaltung des Vegetierens schlechthin einschränken müssen. Der übermäßig starke Thallusrand, der sich wallartig über das Hymenium erhebt, weist auf die Annahme eines rein vegetativen Weiterwachsens hin, ein letztes Zeugnis von dem kräftigen Ringen nach Licht.

Wie eindrucksvoll die Wirkung von Licht und Schatten bei der *Lecanora leprosa* sich darbietet, beweist eine zweite Gruppe ganz normal ausgebildeter Apothezien, die ganz in der Nähe der Dunkelform auch unter dem Thallus derselben Laubflechte verborgen waren, aber durch eine kleine Lücke so viel Licht erhielten, als für die Fruchtbildung unbedingt benötigt wurde.

Die Tatsache, daß Lichtmangel auch eine Minderzahl der Gonidien nach sich hat, konnte außerdem an einer *Usnea hirta* und einem Thallus von *Physcia erythrocardia* nachgewiesen werden.

Die geschilderten Verhältnisse waren Ausdruck eines übermäßig hohen Lichtentzuges. Bei mäßiger Verdunkelung hat TOBLER (Biologie der Flechten, 1925, S. 145) am Thallus von Cladonien morphologische Abweichungen nachgewiesen. Unter den hier untersuchten afrikanischen Laubflechten befindet sich eine *Parmelia* spec. (24), deren Schattenform (durch die viel größere *Parmelia perforata* leicht überdeckt und abgedunkelt) derbe, breite Thalluslappen zeigt (äußere

Lappenbreite 1,5—2,0—3,1 mm), während die Sonnenform zarte, schmale Thallusteile besitzt (äußere Lappenbreite 0,8—1,0—1,7 mm).

Weitere Maße der Licht- bzw. Schattenformen scheinen anfangs die oben erwähnte Kongruenz von Thalluslappenbreite und -dicke zum Belichtungsgrad der bestimmten Form negativ zu belegen.

Am Thallus der Lichtform von *Physcia erythrocarda* waren demnach folgende sehr hohe Maßzahlen zu beachten:

Dicke des Gesamtthallus	192,5—411,2 μ
„ der Oberrinde	27,5—35,7 „
„ „ Gonidienschicht	41,5—68,75 „
„ „ Markschicht	96,2—165,0 „
„ „ Unterrinde	27,5—82,5 „

Die Schattenform dieser *Physcia* zeigte bei weitem viel niedrigere Werte.

Dicke des Gesamtthallus	—184 μ
„ der Oberrinde	8,0—12,8 „
„ „ Gonidienschicht	37,0—40,0 „
„ „ Markschicht	80,0—104,0 „
„ „ Unterrinde	16,0—20,8 „

Die Lichtform der *Parmelia* spec. (24) zeigte einen Thallusdurchmesser von 90,7—110,0—151,0 μ gegenüber ihrer Schattenform, mit einem Thallusdurchmesser von 137,5—178,7 μ .

Die einander widersprechenden Maße der Schattenform und Lichtform von *Parmelia* spec. (24) einerseits und *Physcia erythrocarda* andererseits sprechen für die Tatsache, daß gerade bei Krustenformen oder zartlappigen Laubflechten außer der Beschattung die Unterlage für die Ausbildung des Thallus maßgebend wird. So findet man auf rauher, schwer zu überwindender Unterlage dicke, wulstige Thalli, dagegen auf glatten, leicht zu bezwingenden Substraten dünne, ebenmäßige Lager.

Die *Physcia erythrocarda* besitzt normalerweise im Mark eine dicke Lage roter Hyphenelemente, die von anhaftenden Kristallen eines abgeschiedenen Flechtenfarbstoffes rot erscheinen. Der Farbstoff erweist sich bei dieser Flechte als ein charakteristisches Merkmal der Sonnenform; er verleiht der milchgrau-weißen Oberrinde im Durchscheinen einen feinen Violetton. Die Schattenform unterscheidet sich durch eine gelblichweiße Färbung ihres Thallus, ihr fehlt die Ausbildung des roten Flechtenfarbstoffes.

Der Nachweis dafür, daß auf der einen Seite die Sonnenbestrahlung für die Abscheidung des Farbstoffes, zum anderen die

Schattenwirkung für den Ausfall dieser physiologischen Erscheinung maßgebend wird, wurde durch ein genaues Abtasten aller erreichbaren Thallusstücke erbracht. An Querschnitten sowie mittels mit 96 proz. Alkohol versetzter Quetschpräparate ließ sich das Vorhandensein oder Fehlen der Farbkristalle nachweisen. Nach dem Entfernen der schattengebenden Thalli der überlagernden *Parmelia perforata* lässt sich rückschließend an der Anatomie des *Physcia*-Thallus eine Licht-Schattengrenze erkennen, die mit einer Linie gleichläuft, die zwischen farbstoffführenden und farbstofflosen Thalluspartien zu denken ist.

Soralbildung.

Daß mäßige Verdunkelung die Laubflechten zu Soral- und Isidienbildung reizt, hat schon BRTTER durch einen Versuch mit einer *Cladonia* erkannt, doch scheint mir beim Eingraben von Flechten in Erde die Versuchsanordnung nicht einwandfrei festgelegt, da doch durch Luftabschluß und Fäulnis noch viel schwerwiegendere Hemmungsfaktoren wirksam werden als eine reine Beschattung. Hier möge die *Physcia erythrocarda* vorgestellt sein, die bei der Verdunkelung durch locker aufliegende *Parmelia perforata*-Thalli plötzlich zu einer reichen Soralbildung schreitet, während sie an sonnigen Orten in dieser Gemeinschaft niemals dahin gelangt.

Die *Parmelia perforata* var. *ciliata* selbst zeigt auch an einem Thallus auf dem Rindenstück II Soredienentwicklung, gerade an einer Stelle, wo große Thalli der *Usnea florida*, *Usnea hirta* und *Ramalina complanata* dicht gedrängt nebeneinandersitzen und sich wirr über ihr ausbreiten. Zwischen dem dichten Geäst dieser Strauchflechten kann sich das Regenwasser besonders gut und lange halten und wird den darunterliegenden *Parmelia*-Thallus entsprechend länger befeuchten als es andernorts geschieht. Da nun der Thallus in seiner vegetativen Entwicklung einen bestimmten höheren Grad erreicht hatte, konnte infolge größerer Befeuchtung die Erzeugung von Soredien beginnen.

Es kann indessen sehr wohl sein, daß außerdem ein bestimmter Druckkreis auf der Thallusoberfläche der *Parmelia ciliata* infolge der Belastung durch überlagernde *Usnea*- und *Ramalina*-Äste wirksam ist und die Soredienerzeugung fördert. Ich stehe nicht an, diesem eine besondere Bedeutung zuzuschreiben, solange darüber noch keine exakten Untersuchungen am Lebendobjekt vorliegen.

4. Über das Verhalten der Flechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder.

Außer der großen Individuenzahl und der Fülle verschiedener Gattungen und Arten aus dem Reich der Laub- und Krustenflechten interessieren den Flechtenbiologen vor allem die Beziehungen, wie sie zwischen den Einzelarten einer Gemeinschaft afrikanischer Rindenflechten bestehen. Dieses für eine Flechtenökologie so bedeutungsvolle Moment drängt sich hier mit so großer Eindringlichkeit dazwischen, daß es immerfort neuen Anreiz schafft, das Verhalten artgleicher wie artfremder Krustenflechten, die nahen Beziehungen dieser zu den Laub- und Strauchflechten eingehender zu studieren; denn eine solche Häufung und Veränderlichkeit der Lagebeziehungen unter Rindenflechten ist in neuerer Zeit meines Wissens noch nicht zur Untersuchung gelangt und innerhalb unserer Breitengrade überhaupt unbekannt. Hierin zeigt sich wieder einmal der Reichtum der tropischen Pflanzenwelt, wo in dem feuchtwarmen Gebirgsurwalde alle günstigen Bedingungen gegeben sind, die gerade dieser bescheidenen Gruppe des Kryptogamenreiches eine schöne Heimat sichern.

Der Vereinheitlichung gemäß sollen bei der Besprechung dieses Kapitels die Krustenflechten den Laub- und Strauchflechten vorausgehen. Einzelne Arten treten ohne veränderte Merkmale ihres Lagers an einen Nachbarthallus heran. In einem Durcheinander und Übereinander verschiedener Flechten sind an bestimmten Stellen oftmals die Lagebeziehungen benachbarter Thalli durch nichts gekennzeichnet, so daß sich in dem Erkennen und für die Deutung solch verworrener Verhältnisse sehr wenige Anhaltspunkte finden lassen.

Indessen fallen viele von ihnen (siehe Taf. 9 Fig. 1 a und 1 b) durch die Ausbildung schwarzbrauner Vorlagerlinien auf, die oft wie feingezogene Federstriche anmuten, zuweilen auch wie mit einem etwas groben Pinsel gemalte Zeichen aussehen. Diese Linien werden von stark gefärbten Hyphenenden gebildet, sie beschreiben meist mehr oder weniger breite oder auch sehr verschmälerte Mäanderlinien, können gelegentlich auch einen Kreis oder eine Gerade darstellen, wie wir noch sehen werden. Ihre Breite und Konsistenz sind von der Eigenart des dazugehörigen Thallus abhängig und nehmen gelegentlich andere Formen an, sobald diese Vorlagerlinien zu Abgrenzungssäumen zwischen Einzellagern werden. Ein aus dem Verbande benachbarter Arten völlig losgelöster, frei

auf der Rinde sich ausbreitender Thallus ist in dieser Flechtengemeinschaft aber sehr selten, wie früher bemerkt wurde; es handelt sich bei der Betrachtung der Vorlagerlinien meist um solche, die durch angrenzende Nachbararten zu Abgrenzungssäumen geworden sind.

Hier ist also das kleine Fensterchen, das Einblick in eine neue Welt gestattet; an dieser Stelle sind mikroskopische Untersuchungen vorzunehmen, die uns das biologische Verhalten der Einzelform in ihren bunten Wechselbeziehungen zu benachbarten Flechten vor Augen führen sollen.

A. Zusammentreffen artgleicher Individuen.

Das Zusammentreffen der Lagerränder von zwei Krustenflechten der gleichen Art war trotz der Fülle kleiner und kleinster Lager, die hier aneinander stoßen, nur an wenigen Spezies eindeutig nachweisbar. Mit dem Hinweis auf die Ergebnisse BITTER's (5) lassen sich aber daraus schon Beziehungen festlegen, die innerhalb dieser Flechtengemeinschaft den Anspruch auf allgemeine Gültigkeit erheben dürfen.

An Krustenflechten, die ein farbloses oder ganz verschwindendes Vorlager haben, fehlt natürlich die Ausbildung einer dunklen Abgrenzungslinie, wenn solch gleichnamige Thalli zusammentreffen. Die äußersten Randhyphen werden an der Begrenzungszone von neuen Hyphenaussprössungen beider Thalli so überwachsen, daß eine feine Abgrenzungszone sehr bald nicht mehr zu sehen sein wird, da beide Thalli ein geschlossenes Ganze bilden. In dieser Weise pflegen viele grauweisse *Pertusariaceen* mit benachbarten Lagern der jeweils gleichen Art zu verschmelzen. Die auf Taf. 9 Fig 1a vertretenen unbenannten weißgrauen Spezies dieser Gattung verhielten sich in der beschriebenen Weise.

Auf Taf. 10 Fig. 1b befindet sich im Mittelteil die *Pertusaria subochrascens*; dieser Thallus ist ebenfalls durch randlose Verschmelzung aus zwei kleinen Lagern entstanden, was an einem Thallus im ausgetrockneten Zustande geahnt werden kann.

Artgleiche Krustenflechten, die eine dunkle Vorlagerlinie besitzen, verhalten sich beim Zusammentreffen ihrer Ränder ganz anders. Die Ausbildung einer gemeinsamen dunklen Abgrenzungslinie gilt als Zeichen dafür, daß dort die Flechten ihr Hyphenwachstum eingestellt haben und nach dieser Richtung keine weitere Ausdehnung der beiden Lager erfolgt. Die außerordentlich rasch-

wüchsige und sehr bildungsfähige *Lecanora leprosa* macht darin gelegentlich eine Ausnahme.

Zwischen zwei Thalli der *Lecanora leprosa* des Rindenstückes III war zunächst eine deutliche schwarzbraune Abgrenzungslinie ausgebildet, das Lager war zugleich an dieser Zone viel scholliger und wulstiger geworden als der übrige Thallus. Auch der Nachbarthallus war zur Ausbildung großer Wülste und scholliger Lagerkomplexe gelangt, die wechselweise mit den Lagerteilen der Nachbarart die gemeinsame dunkle Abgrenzungslinie zu überdecken begannen.

Obwohl diese noch teilweise zu sehen war, zeigten doch die Durchbrechungen an ihr das stellenweise Überfließen der beiden *Lecanora*-Thalli, daß aus zwei getrennten Lagern von derselben Art ein einheitlicher Thallus zu werden begann.

B. Zusammentreffen von Krustenflechten verschiedener Arten.

- a) Bildung von Abgrenzungssäumen.
- b) Überwucherung schwächerer Thalli durch stärkere.

Die Bildung von Abgrenzungslinien beim Zusammentreffen von Flechten verschiedener Arten kann in dieser Gemeinschaft an zahlreichen Beispielen gesehen werden. Die Oberfläche des Rindenstückes III ist von so vielen dunklen Linien durchzogen, daß diese zusammen mit den dazwischenliegenden verschiedenfarbigen Lagern dem bunten Bild einer Landkarte nicht unähnlich sehen. Leider konnte von dem zu einer Rolle verkrümmten Rindenstück III kein photographisches Bild angefertigt werden; somit fehlt für die nackte Beschreibung ein besonders wertvolles Hilfsmittel.

Die Beziehungen der Krustenflechten untereinander, die Fülle der Gattungen und Arten, die in buntstem Wechsel hier aneinandertreten, sind so reich, daß sie sich wie kaleidoskopartige Bildgruppen zueinander zu verhalten scheinen. Wer diese rollenförmige Rinde dreht, wird bei aufmerksamem Betrachten stets neue biologische Momente zwischen den vielfältigsten Arten entdecken können.

Ich greife zunächst einen Ausschnitt aus der Flechtengemeinschaft von Rindenstück 1b heraus. Die in der folgenden Situszeichnung 7fach vergrößerten Formen befanden sich ursprünglich unter einem darübergewachsenen Lagerkomplex der *Parmelia perforata*. Die rechts auf Textfig. 1 bezeichneten zum Teil schraffierten

Stellen sind frühere Ansatzpunkte der Rhizinen. Das *Parmelia*-Lager aber erstreckte sich, frei über der Unterlage schwabend, bis zu der punktierten Grenzlinie ihrer Lagerränder nach links. Die Krustenflechten hatten lange schon an dieser Stelle Fuß gefaßt

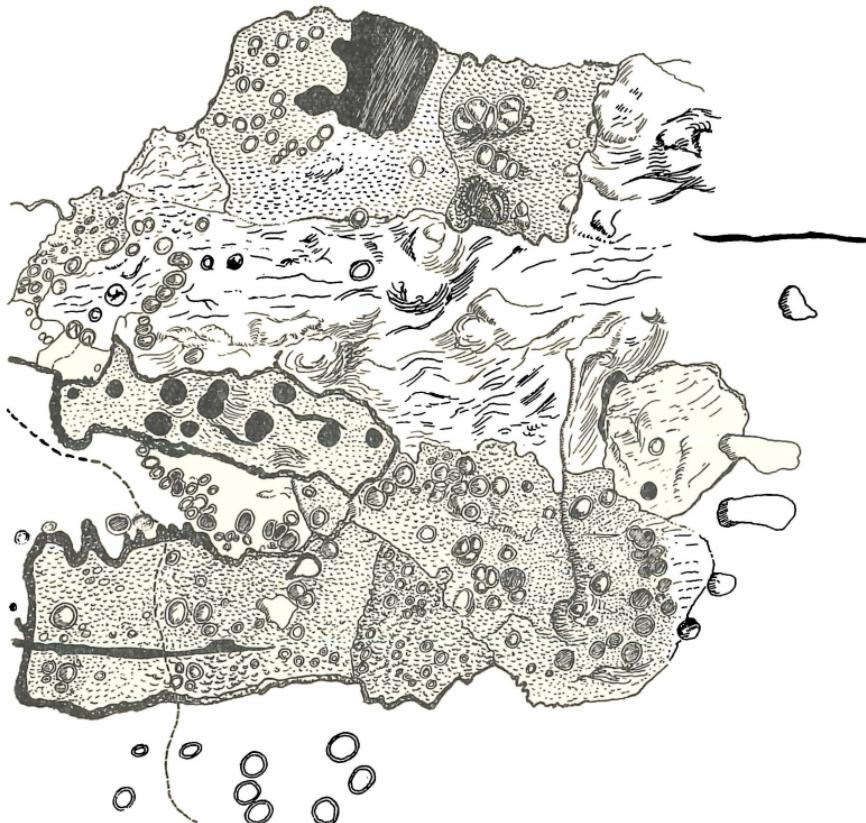


Fig. 1. Ausschnitt aus der Flechtengemeinschaft I b, nach Entfernen der sie überdeckenden Lager von *Parmelia perforata* (siehe Taf. 9 Fig. 1b unten Mitte!). Zusammentreffen der hier vertretenen Krustenflechten (aus den nummerierten Feldern des Transparents, Fig. 2, ersichtlich): *Lecanora leprosa*, vertreten durch folgende nummerierte Thalli: 1a, 1b, 2, 4, 6, 7a, 7b, 9a, 9b; *Lecanora intumescens*, 8; *Pertusaria subochrascens*, 3a, 3b; *Buellia Zahlbrückneri*, 5; *Buellia Tobleri*, 10. := Randlinie der von rechts nach links über die Krustenflechten ausgebreiteten, nunmehr entfernten Lagerlappen von *Parmelia perforata*. Zeichnung in situ. Vergr. 7 : 1.

und waren bereits zur Fruktifizierung gelangt, als die Laubflechte sie zu überlagern begann.

Natürlich macht sich der Lichtmangel durch die veränderte Ausbildung der am meisten verdunkelten Lager und ihrer Apothecien bemerkbar, eine Ausfallserscheinung, die schon in Kapitel III, 3

eingehend erörtert wurde. Die an dieser Stelle erwähnten Apotheken der Lichtform und Schattenform von *Lecanora leprosa* sind hier in dem oberen Thallus rechts als Gruppe 1a und 1b wieder zu erkennen (siehe Transparent, Textfig. 2).

Die verstreute Lage und Kleinheit flach angedrückt sitzender Apotheken des linken benachbarten *Lecanora leprosa*-Thallus sind ein Merkmal eines hier sehr kümmerlich gewachsenen Lagers. Die

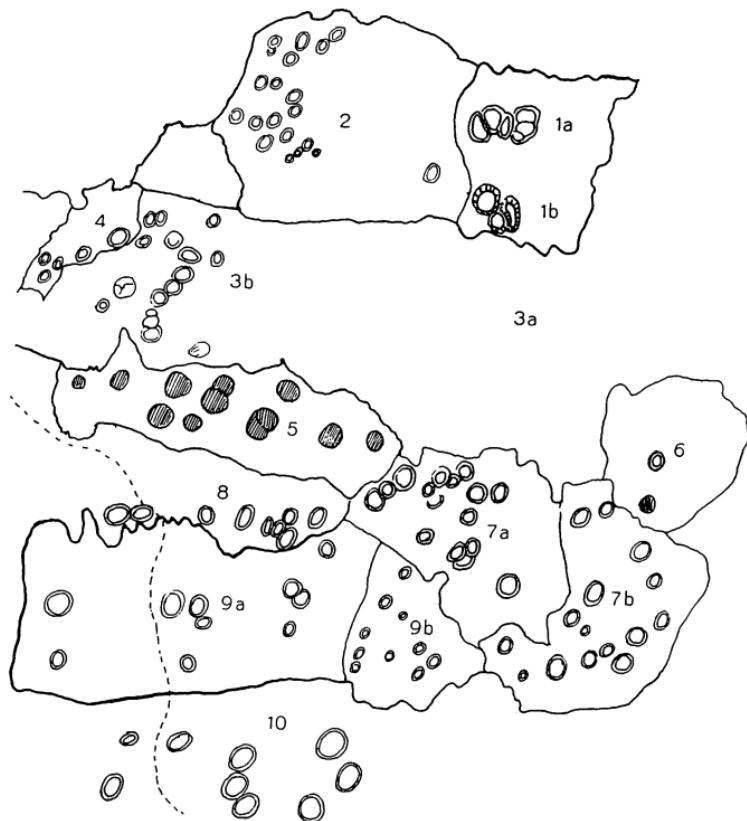


Fig. 2. Transparent von Fig. 1, schematisches Übersichtsbild.

Abgrenzungslinie zwischen beiden Formen ist nur in der oberen Hälfte vollkommen ausgebildet, fehlt aber in der unteren Hälfte, wo sie bereits durch überwuchernde Lagerschollen beider Thalli undeutlich geworden ist.

Die Abgrenzung des *Lecanora leprosa*-Lagers wird im unteren Teil durch eine deutlich unterschiedene Abgrenzungslinie gebildet. Hier stößt die *Lecanora leprosa* mit *Pertusaria subochrascens* zusammen. Das Hyphenwachstum beider Lagerränder ist zunächst zum Stillstand gekommen, indessen zeigen feine Zipfelchen der rechten Flankenlinie

mikroskopisch, wie an diesen Stellen ein kräftiges Hyphenwachstum von seiten der *Pertusaria* gegen die fremde Gattung vorzudringen beginnt.

Im folgenden wird gezeigt werden, daß es sich bei der hier neu auftretenden *Pertusaria*-Art um eine außerordentlich wuchskräftige Form handelt, die wohl stets in kleineren Lagern zwischen anderen Krusten- und Laubflechten auftritt, sich aber dort recht gut zu behaupten versteht. In vorliegendem Ausschnitt erstreckt sich *Pertusaria subochrascens* von rechts oben schuhförmig nach links bis zu einem kleinen Thallus der *Lecanora leprosa* (4)¹. Ihre Oberflächenstruktur zeigt hier nur flache Wülste und wenige fruchtragende Lagerwarzen, während sie in normal belichteten Lagen ein schön gekörntes, reich mit Fruchtwarzen besetztes Lager ausbildet. Wie an Querschnitten genau festzustellen war, wuchert die *Pertusaria* (3 a) mit dem größten Teil der nach links hin sich erstreckenden Lagerfläche auf dem Thallus und den Apothezien der *Lecanora leprosa*. Wie wirksam diese Flechte an der Stelle von dem *Pertusaria*-Thallus überwachsen wurde, erkennt man noch an so vielen Apothezien, die hier als sichtbare Reste der verdrängten *Lecanora* schwach aus dem *Pertusaria*-Lager hervorschauen, aber schon ganz von den Fremdhyphen eingenommen und mehr oder weniger überwältigt werden; Abgrenzungssäume waren nicht mehr zu erkennen.

Textfig. 3 zeigt einen Querschnitt durch ein solches von *Pertusaria subochrascens* überwalltes Lagerstück mit einem Apothezium von *Lecanora leprosa*; das Apothezium ist eine ausgesprochene Kümmerform. Ein Epithezium ist niemals vorhanden, Asci fehlen ganz. Es ist anzunehmen, daß das Epithezium entweder gar nicht erst ausgebildet wurde oder sehr bald in dem vordringenden Hyphengeflecht der *Pertusaria* (3 b) aufging; auch Spuren einer gekörnten, gefärbten Epitheziumsschicht waren nicht nachzuweisen. Die Dicke der überwuchernden Hyphenschicht von *Pertusaria subochrascens* beträgt 27,6–28,3 μ , die Dicke des Hymeniums von *Lecanora leprosa* 42,0–64,6–84,6 μ ; der Lagerrand war nur in der Höhe des Hypotheziums angelegt und gewährte damit dem Hymenium keinen Schutz; die Paraphysen waren sehr dünn.

Es ist anzunehmen, daß die minimale Längenentwicklung der Hymenialelemente, die geringe Höhe des gesamten Apotheziums, das Fehlen des Epitheziums, der Asci und Sporen sowie der Mangel eines

¹⁾ Diese Ziffern beziehen sich auf die im Transparent (Textfig. 2) eingefügten Nummern der einzelnen Thallusabschnitte

wohlgebildeten Lagerrandes in erster Linie dem bestimmenden Einfluß der *Pertusaria* zuzuschreiben ist, als eine Degenerationserscheinung der Flechtenelemente infolge der wachstumshemmenden Wirkung irgendwelcher art- und gattungsfremder Stoffwechselprodukte.

Nach vorhergehenden Untersuchungen an Apothezien der *Lecanora leprosa* als „1a-Lichtform“ und „1b-Verdunkelungsform“, deren Elemente mit verhältnismäßig geringfügigen Abweichungen (Lagerranddicke, Gonidiengröße) wohlgebildet waren, sind diese letztgenannten Abweichungen nicht nur als Folgeerscheinung der Verdunkelung durch überlagernde Laubflechtenthalli anzusehen, sondern dem Einfluß der benachbarten *Pertusaria subochrascens* (3a, 3b) zuzurechnen.

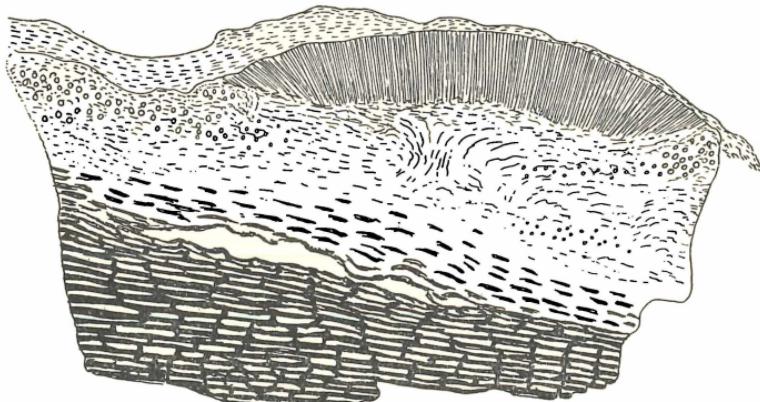


Fig. 3. Überwallung von Lager + Apothezium der *Lecanora leprosa* durch den Thallus der *Pertusaria subochrascens* (Einzelheiten siehe Text!). Querschnitt, teilweise schematisiert. Vergr. 80:1.

In anderen überwallten *Lecanora leprosa*-Apothezien spielen die Hymenialgonidien eine besondere Rolle. In Textfig. 4 sind sie als kleine und wahllos nur im unteren Hymenialabschnitt verteilte Zellen eines normal ausgebildeten Apotheziums zu sehen (Querschnitt!). Innerhalb eines durch *Pertusaria subochrascens* überwallten Apotheziums waren an Stelle der Ascii ganze Nester von vorgewanderten Hymenialgonidien zu finden, wie Textfig. 5 zeigt. Es sind hier fast ausschließlich mächtig vergrößerte Muttergonidien, die bei einer nachfolgenden Teilung den Algenbestand der überwucherten *Lecanora* beträchtlich zu vermehren imstande sein werden. Eine sich vorbereitende erneute Tetradenteilung der größten Pleurococcoiden war noch nicht nachzuweisen.

Der Grund für eine so rege Vermehrungstätigkeit und für das Vordringen der Hymenialgonidien zwischen die Paraphysen ist wohl auch zu suchen in dem dichten Beieinander chemisch verschiedener Thalli, als ein direkt wirkender Wachstumsreiz durch die feindliche Art.

Ich komme wieder auf die kleine Flechtengemeinschaft in Textfig. 1 zurück. Das schmale, graugrüne bis braungraue Lager der *Buellia Zahlbrückneri* hat sich durch eine schmale Vorlagerlinie gegen die *Pertusuria subochrascens* nach oben hin abgegrenzt (siehe Nr. (5) im Transparent, Textfig. 2). Querschnitte ergeben, daß es sich um die dunkelgefärbten Hyphen von *Buellia* und *Pertusaria* handelt, die von beiden Seiten gegeneinander vordringend, senkrecht aneinander emporwachsen und so förmlich einen feinen schwarzen Grat zwischen beiden fremdartigen Lagern bilden. Nun kommt es darauf an, ob andere, noch frische Hyphen, über den Grenzwall zu klettern imstande sind. Je nachdem, von welchem der beiden Lager eine Überwach-

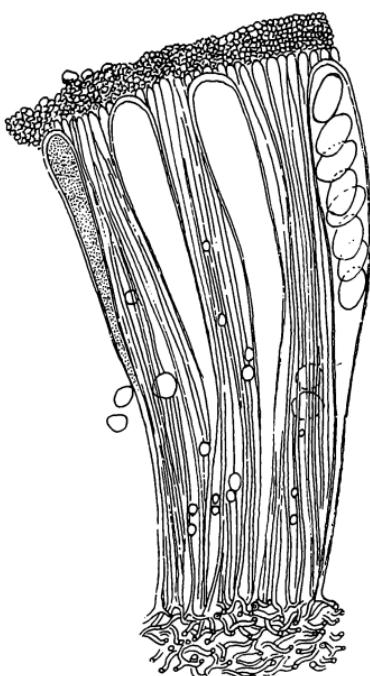


Fig. 4. *Lecanora leprosa*. Teil eines normal ausgebildeten freigewachsenen Apotheziums, mit Epithezium und wenigen Hymenialgonidien. Querschnitt. Vergr. 275 : 1.

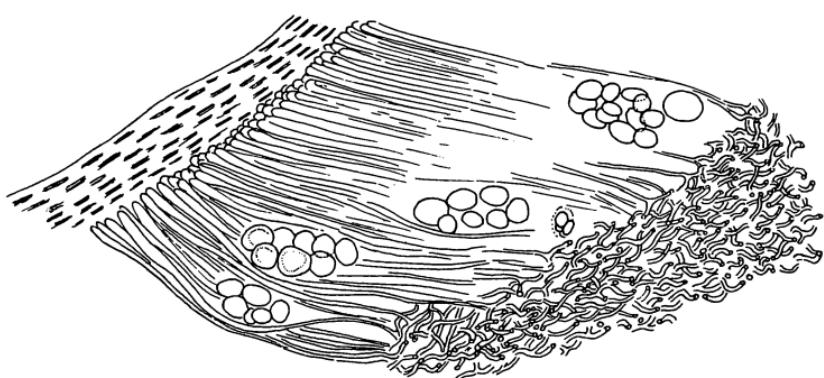


Fig. 5. *Lecanora leprosa*. Teil eines von *Pertusaria subochrascens* überwucherten und daher krankhaft veränderten Apotheziums. Fehlen des Epitheziums und krankhafte Häufung der Hymenialgonidien an Stelle der Ascusbildung. Querschnitt. Vergr. 275 : 1.

sung ausgeht, kann dann der Nachbarthallus in seinem unversehrten Bestand bedroht werden.

Welch große Bedeutung hieraus die Platzfrage und damit ein Kampf um den Platz und um das Dasein überhaupt unter den Krustenflechten hat, wird klar, wenn man die beiden schmalen Thalli im Mittelteil der Zeichnung betrachtet (5) und (8). *Buellia Zahlbrückneri* (5) tritt nach unten hin mit einer wesentlich breiteren, oft doppelt verbreiterten Abgrenzungszone an ein Lager der *Lecanora leprosa* (8) heran, die ihrerseits von kleinen Lagerschuppen der *Lecanora intumescens* so überwuchert und saprophytisch ausgenutzt wird, daß diese wohlgebildete große Apothezien erzeugen konnte, dagegen die *Leprosa*-Früchte Kümmerlinge bleiben mußten. (Die schraffiert gezeichneten Apothezien sind zu *Lecanora intumescens*, die hellgezeichneten zu *Lecanora leprosa* gehörig.)

Eine breite Abgrenzungslinie ist bei den hier untersuchten Krustenflechten stets ein Zeichen für intensives Hyphenwachstum.

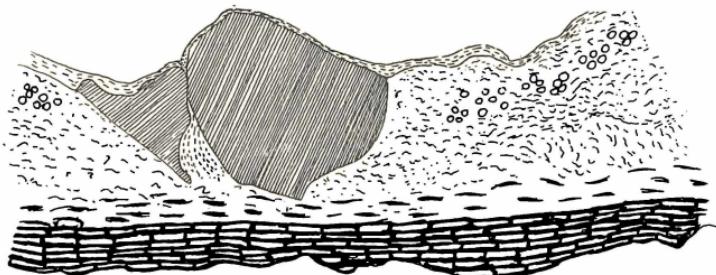
Mikroskopisch war festzustellen, daß die dunklen Vorlagerhyphen der *Buellia Zahlbrückneri* und *Lecanora leprosa* + *Lecanora intumescens* dicke, breite Wülste bildeten, an denen man ein Überwiegen der *Buellia*-Hyphen vermuten konnte. Die breite, überaus wellige, viele Falten und Areolen bildende Abgrenzungslinie, die sich mäanderartig zwischen das Doppelager des Lagerfeldes (8) und das einfache Lager von Lagerfeld (9 a) legt, läßt schon makroskopisch den Kampf ahnen, den hier feindliche Pilzelemente zu führen scheinen; wogegen der eine gleichmäßige Gerade bildende kurze Teil ein gleichmäßiges, ruhiges Hyphenwachstum der beiderseitigen Thalluselemente anzeigt.

Die ganz rechts an die *Lecanora leprosa* (9 a) angrenzenden Thalli (9 b), (7 a) und (7 b) sind wieder Lager der *Lecanora leprosa*. Sie bilden nur schmale Vorlagerlinien und grenzen sich als gleichnamige Arten so gegeneinander ab, ohne daß ein weiteres Hyphenwachstum ihrer Randpartien erfolgt.

Die im untersten Teil dieser Flechtengemeinschaft an die *Lecanora leprosa* (9 a), (9 b), (7 b) angrenzende Krustenflechte (10) ist die rötlichgraue *Buellia Tobleri*. Unter den drei hier vertretenen *Buellia*-Arten bildet sie die größten Lager, von denen das eine bis 3,5 cm diametr. beträgt. Die Abgrenzungslinie, die hier eine breite, ziemlich stark wulstige bewegte Wellenlinie darstellt, ist in dem beleuchteten Teil rein schwarz, dagegen in dem beschatteten (rechts von der punktierten Grenzlinie) Teil aus grauschwarzen, viel helleren Hyphen gebildet. Ich nehme an, daß dieser bemerkenswerte Farbunterschied auf die geringe Bestrahlung und damit weniger intensive

Austrocknung verdunkelter Vorlagerhyphen zurückzuführen ist. An Querschnitten durch den dunklen Teil der Begrenzungszone konnte das biologische Verhalten der beiden hier zusammentretenden verschiedenenartigen Thalli genau nachgewiesen werden.

Wenn vorher an den äußersten Thallushyphen der Kampf gezeigt wurde, der sich zwischen zwei ungleichartigen Flechtenlagern abspielt, so können wir mit folgendem von einer stufenweise dargestellten Entwicklung eines solchen Kämpfens sprechen. (Die folgenden



Entwicklungsstufen in der Überwallung des Vorlagers von *Lecanora leprosa* durch Vorlager + Thallus der *Buellia Tobleri*, an Querschnitten. Dunkles Vorlager schraffiert. Vergr. 80:1.

Fig. 6 a. Stufe I. Aneinanderlegen der Vorlagerhyphen von *Lecanora leprosa* (links) an das sehr viel kräftigere Vorlager der *Buellia Tobleri* (rechts); gleichzeitiges Weiterwachsen der oberen Hyphenelemente des Lagers.

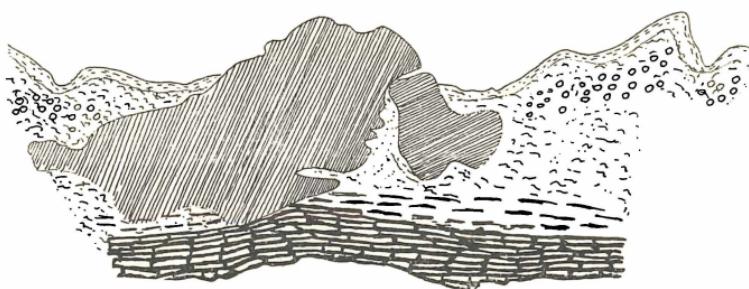


Fig. 6 b. Stufe II. Beginn der kräftigen Überwucherung des Vorlagers von *Lecanora leprosa* (rechts) durch das Vorlager der *Buellia Tobleri* (links).

Querschnittszeichnungen sind durch Schraffieren der kompakten, dunklen Masse der verschiedenenartigen Vorlagerhyphen vereinfacht.) Textfig. 6 a zeigt ein sehr frühes Stadium im Kampf der Vorlagerhyphen gegeneinander. Wir sehen aus der bedeutenden Größe des *Buellia*-Vorlagers (rechts), daß das gegnerische Verhältnis zwischen beiden recht ungleich ist. Die *Lecanora*-Hyphen versuchen in Steilstellung, dicht an die *Buellia*-Hyphen angelegt, emporzudringen, was ihnen aber schwerlich gelingt, wie später zu sehen sein wird. Das

rege Wachstum im Kampf um die Vorhand wird von nachfolgenden oberflächlichen Thallushyphen der beiden Thalli unterstützt.

In Textfig. 6 b beginnt das Vorlager der *Buellia*, das der *Lecanora* (rechts) zu überwuchern. Ein massiger Hyphenkomplex der *Buellia* legt sich allmählich über das schmale *Lecanora*-Vorlager, droht dieses zu erdrücken. Damit ist eine dritte Stufe der Überwachung zwischen beiden Flechten erreicht, woraus sehr bald ein

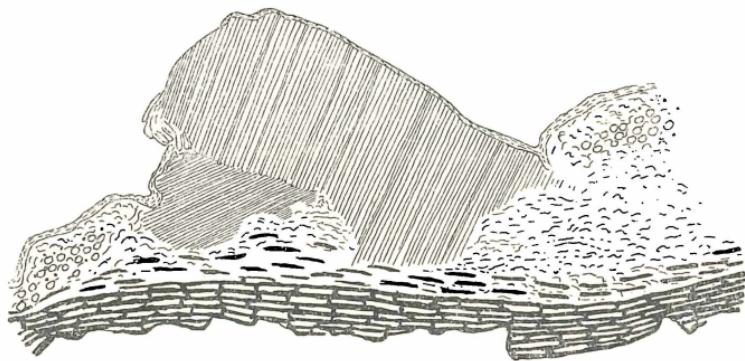


Fig. 6 c. Stufe III. Weitgehende Verdrängung des *Lecanora*-Vorlagers (links) durch das *Buellia*-Vorlager (rechts).

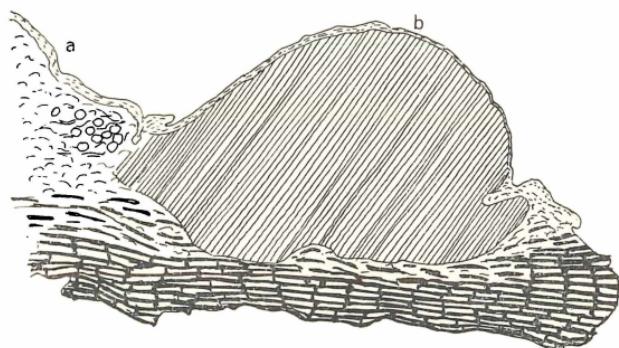


Fig. 6 d. Stufe IV. Völlige Überwucherung des *Lecanora*-Vorlagers (rechts) durch das Vorlager und die nachdringenden Thallushyphen der *Buellia* (links).

völliges Verdrängen und Verwachsen des *Lecanora*-Vorlagers durch die Vorlagerhyphen der *Buellia* folgt.

In Textfig. 6 c erkennen wir im rechten Teil noch einen kleinen Zipfel von dem *Lecanora*-Vorlager, das ganz von seiner Nachbarflechte eingenommen wurde. Ein weiteres Vordringen über den Thallus der *Lecanora* wird nunmehr von weiterwachsenden oberflächlichen Lagerhyphen der *Buellia* fortgesetzt. Der feine Hyphensaum, dessen Wachstum von a nach b erfolgte, hat in Textfig. 6 d be-

reits den Thallus der *Lecanora leprosa* erreicht. Immer dichter und mächtiger werdend, wird er sich sehr bald zu einer Verbindungsbrücke entwickeln, die ehemalige Lagebeziehungen der beiden verschiedenen Arten unkenntlich macht.

Die Vorlagerhyphen der *Buellia Zahlbrückneri* unterschieden sich in dieser Abgrenzungslinie von denen der *Lecanora leprosa* durch ihre besondere Größe und die Dicke der Membranen. Die oberflächlichen Lagerhyphen der *Lecanora leprosa* waren perl schnurartig parallel zu den Vorlagerhyphen weitergewachsen und hatten sich in dem Winkel zwischen den gegnerischen Vorlagerhyphen ausgebrettet (Textfig. 6 e). Wie sie zur Lockerung und Sprengung des unter den gegeneinander vordringenden Vorlagermassen liegenden Peridermgefüges beitragen können, beweist Textfig. 7. Das Aufspringen der umstrittenen Unterlage kommt auch dadurch zustande, daß sich die Vorlager der beiden verschiedenen Flechtengattungen wallartig gegeneinander aufzubauen; die Spannungsverhältnisse, die dabei auf die Unterlage wirken, führen zur Sprengung ihres Zellverbandes. Aus der Beziehung der *Buellia Tobleri* zu *Lecanora leprosa* bei der Abgrenzung ihrer Ränder wird klar, daß die *Buellia* eine bei weitem wuchs kräftigere, aggressivere Flechte ist als *Lecanora leprosa*.

Noch deutlicher tritt diese Eigenschaft an *Buellia crassa* in Erscheinung. Diese graugrüne Krustenflechte, die ich hier neben

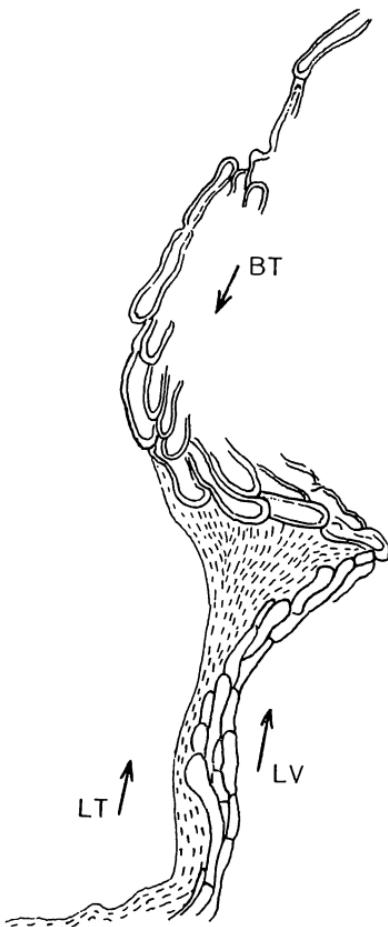


Fig. 6 e. Stufe III (Teilansicht). Eindrucksvolles Vorwärtsdringen der von oben kommenden Vorlagerhyphen von *Buellia Tobleri* gegen die schwächeren Hyphelemente von *Lecanora leprosa*. Kräftiges Vorwärtsdringen der oberflächlichen Thallushyphen von *Lecanora leprosa* mit kettenartiger Gliederung. **BT** = Vorlagerhyphen von *Buellia Tobleri*, **LT** = Thallushyphen von *Lecanora leprosa*, **LV** = Vorlagerhyphen von *Lecanora leprosa*. Querschnitt wie in Fig. 6 c. Vergr. 275 : 1.

der vorgenannten *Buellia Tobleri* und *Pertusaria subochrascens* als neue Spezies bekanntmachen darf, bildet ein feinkörniges, lockeres Lager und fällt durch ein breites, bis 0,2 cm breites, schwarzes Vorlager auf, besitzt ebenso schwarze, dick berandete Früchte. Zwei Exemplare sind in Taf. 9 Fig. 1 a, in der Mitte und rechts unten unter dem Heftfaden zu sehen, eine genaue Diagnose folgt am Schluß der Arbeit.

Buellia crassa bietet beim Zusammentreffen mit *Lecanora leprosa* ein ganz neues, sehr reizvolles Bild. Auf der Mikrophotographie, Taf. 11 Fig. 2, sieht man rechts $\frac{4}{5}$ der Bildfläche von fruchtendem Lager der *Buellia crassa* eingenommen. Ein breites, sehr feines schwarzes Vorlager grenzt diese gegen ein reich mit Apothezien besetztes Lager der *Lecanora leprosa* ab. Das *Lecanora*-Lager erstreckte

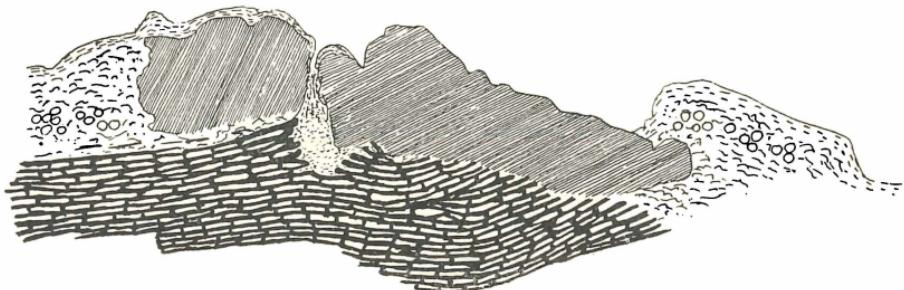


Fig. 7. Zusammentreffen der Lager von *Lecanora leprosa* (links) und *Buellia Tobleri* (rechts). Sprengung und Auseinanderweichen der Peridermzellen infolge erhöhter Spannungsverhältnisse in der Rinde. Querschnitt. Vorlager schraffiert.

Vergr. 80 : 1.

sich früher in einer breiten Zunge über den mittleren Teil der nackten Unterlage und wurde später hier von dem *Buellia*-Lager ganz überwuchert. An vier Stellen sind kleine *Lecanora*-Apothezien noch schwach zu erkennen; ihr eigener Lagerrand ist nicht mehr sichtbar und erscheint wulstig und ganz grün von aufsitzenden Lagerschuppen der *Buellia*. An Querschnitten durch solche überwallte Apothezien war die Überwachung des Lagerrandes und ein Vordringen der *Buellia*-Hyphen zwischen die Paraphysen deutlich (Textfig. 8). Das *Buellia*-Lager bildet beim Vorwärtswachsen nicht sogleich eine geschlossene Thallusoberfläche, wie sie ältere Lagerteile besitzen, sondern auf dem mehr oder weniger breiten, geschlossenen Geflecht schwarzer Vorlagerhyphen entstehen an getrennten Stellen kleine knopfförmige, offenbar schnell heranwachsende und später ergrünende Lagerschuppen, wie sie in Taf. 11 Fig. 2 zu sehen sind. Diese Lagerteilchen bieten auf ihrem schwarzen Untergrund in breitem Saum ein buntes Bild, das wie ein mit grünen

Glasperlen bestickter Teppich anmutet. In dem schnellen Ergreifen eines geeigneten Symbionten mögen die Hyphen der *Buellia crassa* ganz besondere Spezialisten sein, wie überhaupt ihre große Wuchskraft einer *Lecanora* gegenüber besonders zu beachten ist.

Über die Formenverbreitung der hier vorkommenden Algen kann ich an Hand dieses schon sehr ausgetrockneten Herbarmaterials nichts Bestimmtes sagen; es ist aber durchaus nicht anzunehmen, daß jedes Flechtenpilzmycel an seinem Entstehungsort zugleich auch den passenden Symbionten zur Ausbildung eines Lagers finden müßte. Die Entwicklung einer Krustenflechte ist vielmehr ganz von dem

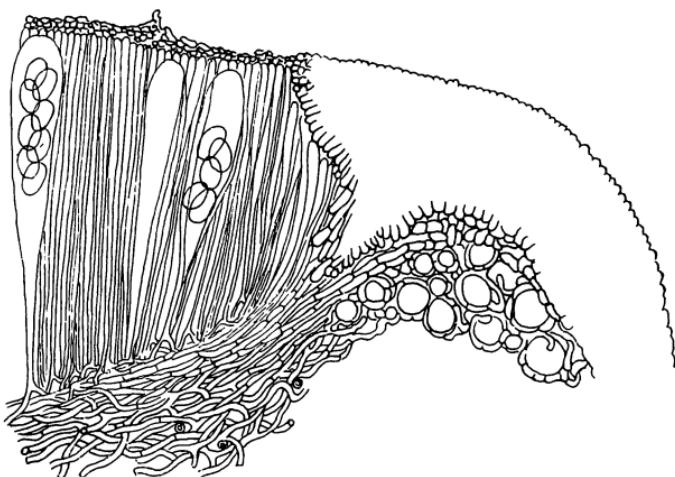


Fig. 8. Randpartie eines vom Lager der *Buellia crassa* teilweise überwucherten Apotheciums der *Lecanora leprosa*. Eindringen der *Buellia*-Hyphen in die Gonidenschicht des *Lecanora*-Lagers und zwischen die Paraphysen des Hymeniums von *Lecanora leprosa*. Querschnitt. Vergr. 275:1.

zufälligen Zusammentreffen der geeigneten Flechtenbildner abhängig. Welche Bedeutung demgegenüber den Soralbildnern zukommt, soll an anderer Stelle erörtert werden.

Wie sich *Ochrolechia pallescens* zu einer *Phaeographina mesographa* beim Zusammentreffen der Ränder verhält, war an Rindenstück Ia zu beobachten (zwischen VII und 3,3)¹⁾. Der linke dunklere Teil des herzförmigen, grauweißen Lagers trägt mehrere Apothizien, er gehört zu *Ochrolechia* und wird an seinem linken Rande durch eine jnnge *Ramalina complanata* begrenzt. Gegen den helleren, rechts befindlichen Thallus der *Phaeographina* bildet die *Ochrolechia* eine ganz feine, graubraune Abgrenzungslinie. An Querschnitten ist zu

¹⁾ Als gedachte Eintragung im Sinne des Koordinatenkreuzes (s. Tafel 9).

sehen, daß das Lager der *Phaeographina* in der Partie, die sich in der Umgebung des schwarzen Fleckes im Lager befindet (herausgebrochenes Lagerstück), vom *Ochrolechia*-Thallus überwuchert wurde. Ein Eindringen in die dichte Masse der oberflächlichen Lagerhyphen dieser oberrindigen *Phaeographina* war an den *Ochrolechia*-Hyphen nirgends nachzuweisen. Sie legten sich in gleichmäßigem Geflecht prall auf die glatte Thallusoberfläche der fremden Gattung an, offenbar auf dieser eingeebneten Grundlage besser vorwärtskommend, als auf der bedeutend rauheren nackten Rinde.

Ein flaches, eben erst aus dem Lager hervorbrechendes *Phaeographina*-Apothezium war gleichmäßig von den überwuchernden *Ochrolechia*-Hyphen überzogen worden. Das Fehlen der sonst reichlich vorhandenen Sporen konnte als Ausfallserscheinung infolge des fremdartigen Reizes festgestellt werden. Die Ausbildung von Spermogonien ist auf dem *Phaeographina*-Thallus gerade in nächster Nähe der fremdartigen Nachbarform erfolgt, während der mittlere Teil keine Spermogonien trägt.

Da an anderen *Phaeographina*-Lagern der Rindenstücke die kleinen punktförmigen, schwärzlichen Pykniden fehlen, aber in der Umgebung der Abgrenzungszone an verschiedenen *Lecanora*-Arten in gleicher Weise wieder auftreten, kann es wohl sein, daß für ihre Bildung hier ein fremder Stoffwechselreiz maßgebend wird, der zu produktiverem Hyphenwachstum des Flechtenlagers zwingt. Wo sich auf engstem Raum das Pilzelement schwelend drängt und keine weitere Ausdehnungsmöglichkeit hat, wird dieser eng beschränkte Platz im Sinne der Pilzvermehrung genutzt und zur Bildung von Pykniden und Apothezien verwendet. Dieses Moment bedeutet einen typischen Faktor einer Flechtenökologie und kann hier geradezu als ein Regulativ dieser Vermehrungsart der Flechte angesehen werden.

Man braucht nur einmal die Rindenbilder mit der Lupe zu betrachten; immer wird man die verhältnismäßig größte Zahl der Pilzfrüchte auf den verhältnismäßig kleinsten Lagerabschnitten finden. Besonders ausgeprägt zeigt die *Lecanora leprosa* dieses Verhältnis auf Rindenstück Ia in der Mitte. Ihr Thallus ist bis zum äußersten Rande gleichmäßig von Apothezien besetzt, die im mittleren Teil die gleiche Größe haben, nur am Thallusrande noch kleiner bis sehr klein sind. In der Anordnung und Ausbildungsweise der Apothezien unterscheiden sich die lecideinischen grundsätzlich von den hier untersuchten lecanorinischen Arten. Die eben beschriebene Form der Fruchtbildung wird durch die

übrigen Lecanoraceen (*Lecanora subfusca*, *Lecanora intumescens* u. *Haematomma puniceum* var. *breviculum*) typisch vertreten.

Die *Ochrolechia pallescens* und die *Buellia*-Arten zeigen hier keinesfalls eine so vollkommene Raumausnutzung bei der Apothezienbildung. Auch bei den Lagern der *Buellia crassa*, *Buellia Tobleri* und *Buellia Zahlbruckneri*, die zwischen fremden Arten eingezwängt sitzen, sind die Apothezien nur in beschränkter Anzahl vorhanden und nehmen fast regelmäßig nur den Mittelteil ihres Thallus ein, einen breiten peripherischen Lagerabschnitt freilassend.

Diese Verteilungsart der Apothezien erscheint um so ausgeprägter, je freier und ungehinderter der zugehörige Flechtenthallus gedeiht (z. B. *Buellia crassa*) und büßt ihre Wesenheit in dem Maße ein, wie die *Buellia* von anderen Flechtenarten in ihrem Wachstum hindernd beeinflußt wird.

Die Erscheinung, daß eine *Phaeographina* infolge ihres verhältnismäßig tiefen, unterrindigen Hyphenwachstums und einer glatten Lageroberfläche von einer *Ochrolechia* leicht überwuchert wurde, darf nicht kurzerhand auf alle *Phaeographina*- bzw. *Phaeographis*-Arten ausgedehnt werden. *Phaeographis lobata* verhält sich auf Rinde III einem Lager der *Ochrolechia pallescens* gegenüber als sehr standhaft. Zwischen beiden fremdartigen Lagern hat sich eine sehr feine, schmale Abgrenzungslinie gebildet, an der mikroskopisch ein gleichmäßiges Verharren des Randhyphenwachstums festzustellen war. Bemerkenswert ist außer diesem konstanten Wachstumsgleichgewicht der äußeren Hyphen noch die Tatsache, daß beide Lager, die mehr hypophlooeidische *Phaeographis* und die epiphlooeidische *Ochrolechia pallescens* an dieser Stelle den gleichen Eindringungsgrad in der Rinde zeigen. Von 25 von den unteren Hyphen erfüllten Peridermlagen sind 10 bei beiden Arten mehr oder weniger auseinandergewichen und liegen mitten im Thallus, die tiefer gelegenen 15 weiteren Peridermschichten sind von den Hyphen gelockert und nur schwach durchdrungen worden.

Gegenüber *Buellia Zahlbruckneri* zeigt *Ochrolechia pallescens* auf Rinde III ein größeres Randwachstum. Die Verhältnisse sind hier ähnlich, wie sie schon beim Aufeinandertreffen von *Buellia Zahlbruckneri* und *Lecanora leprosa* geschildert wurden. Die dunkle Abgrenzungslinie zeigt schon im Lupenbild einen sehr welligen Verlauf. Vom Lager der *Ochrolechia* sind stellenweise kleine zäpfchenartige Hyphenvereinigungen über die Vorlagerlinie gegen den Thallus der *Buellia* vorgewachsen.

Beim Zusammentreffen der *Pertusaria subochrascens* mit einem wenig einheitlich gestalteten Lager zweier übereinandersitzender *Graphideen* auf Rindenstück III waren zwei parallel verlaufende Vorlagerlinien ausgebildet, eine Erscheinung, die gerade am Thallus einer *Pertusaria* in deren Beziehung zur Atmosphäre in Kapitel III, 2 näher besprochen wurde. Die beiden Vorlagerlinien schließen zwischen sich einen 1 mm breiten Lagerstreifen ein, der ein etwas helleres Grün gelb aufweist als das benachbarte *Pertusaria*-Lager. Dieser Farbunterschied zeigt sich nur an dem mit *Graphis* zusammentreffenden Lagerabschnitt der *Pertusaria*, er fehlt aber auf der anderen Seite, wo *Lecanora leprosa*, *Ochrolechia pallescens* und *Phaeographis lobata* die Nachbarformen bilden.

Diese Einseitigkeit der Ausbildung konnte damit ein Hinweis darauf sein, daß wir in den parallel laufenden Vorlagerlinien nicht eine Zonenbildung vor uns haben, wie sie an grauen *Pertusaria*-Arten auftritt. Querschnitte durch den Grenzabschnitt beider oben genannter Lager ergaben, daß die erste der beiden Vorlagerlinien eine frühere Abgrenzungslinie war zwischen einem jungen Thallus einer *Phaeographis* spec. (6) und der *Pertusaria subochrascens*. Die Vorlagerhyphen beider Lager bildeten hier einen feinen Grenzwall, wobei das Wachstum offenbar zunächst stillgelegt worden war. In der nachfolgenden Zeit hatte sich auf dem steril gebliebenen Lager der *Phaeographis* eine zweite Art dieser Gattung angesiedelt. Die Vorlagerhyphen dieser waren über den Grenzwall auf dem Lager der *Pertusaria* weiter vorwärts gewachsen und bildeten nunmehr ihrerseits parallel zu der alten Abgrenzungslinie einen unregelmäßig breit verlaufenden Grenzsaum. Die äußersten Hyphen waren teilweise auf Lagerwülsten und über den halbkugeligen Fruchtwarzen der *Pertusaria* vorgedrungen und verhielten sich gegenüber denen der *Pertusaria* an dieser Stelle als bedeutend wuchs kräftiger. Das hellere Grün, das den Thallusstreifen kennzeichnet, der zwischen der älteren, noch schwach durchschimmernden und der jüngeren, kräftiger erscheinenden Vorlagerlinie liegt, wurde bedingt durch die grauweisse Hyphenschicht des jüngeren *Phaeographis*-Lagers, das den *Pertusaria*-Thallus an dieser Stelle überlagert. Die an den mehr zentral gelegenen Lagerteilen des überlagernden *Phaeographis*-Thallus untersuchten untersten Lagerhyphen bildeten mit denen des älteren Lagers eine enge Verflechtung. Auch waren an der inneren Struktur des älteren (tiefer gelegenen) der beiden Lager und seiner Elemente keinerlei Abweichungen zu bemerken, die man mit einem saprophytischen Vordringen der überlagernden

jüngeren Form in dem älteren Lager in Einklang zu bringen vermöchte.

Diese kampflose, innige Verbindung der Hyphenelemente beider Lager deutet darauf hin, daß wir in den beiden *Phaeographis-Thalli* zwei Exemplare der gleichen Gattung und Art vor uns haben. Die Apothezien, die erst in geringerer Zahl und in dürftiger Ausbildung aus dem jüngeren Lager hervorgebrochen sind, enthalten leider noch keine Sporen, so daß die Spezies nicht festzustellen war.

Alle Beziehungen der vielen Krustenflechten bei ihrer gegenseitigen Abgrenzung erschöpfend systematisch durchzusprechen, soll nicht meine Aufgabe sein. Dann würden gerade die biologisch so reizvollen Erscheinungen in dieser Flechtengemeinschaft zu kurz kommen, während eine Schilderung vieler bereits bekannter Lebensäußerungen an Flechten auf breiterer Basis wiederholt werden müßte.

C. Überwucherung von Laub- und Strandflechten durch andere.

Beim Zusammentreffen verschiedener Krustenflechten mit Laubflechten ergaben sich interessante Beziehungen, die ein erneuter Beweis sein mögen für die große Veränderlichkeit und Gestaltungskraft innerhalb des Flechtenreiches. Zur besseren Veranschaulichung der Lagebeziehungen unter den Einzelarten halte ich mich an die auf Taf. 11 wiedergegebenen Photos 3 und 4, die Ausschnitte aus dem Rindenstück 1a bzw. 1b abbilden.

Wiederum fällt der große Artenreichtum, das Sichdrängen verschiedenster Formen auf engem Raum sofort ins Auge. Den Mittelteil beherrscht eine offenbar sehr bildungsfähige *Parmelia* spec. (25). Ihre dunklen, sehr welligen Teile tragen eine intensiv gelbbraune bis rötlichbraune Oberrinde, die von unzähligen, bis 1 mm langen Isidien ganz bestäubt erscheint. Die jüngeren, den äußeren rechten Thallusrand bildenden Lagerlappen sind heller gefärbt und besitzen erst wenige Isidien. Ihr Rand ist völlig glatt. Die älteren Teile des Lagers werden durch feine schwarzbraune Rhizinen der ebenso gefärbten Unterrinde auf der Unterlage angeheftet. Die äußeren jüngsten Lagerlappen tragen zwar noch keine Rhizinen, liegen aber dennoch fest angedrückt ihrer Unterlage auf, scheinen förmlich darauf fortzukriechen. Hierin unterscheidet sich diese *Parmelia* grundsätzlich von *Parmelia perforata* und *Parmelia ciliata*, die mit breiten Randlappen lose dem Substrat anliegen und so ein reiches Leben (und Fruchten) schon vorhandener Krustenflechten unter sich gestatten. Wie verhalten sich die Lagerlappen der *Parmelia* spec. (25)

zu ihrer Unterlage, wenn diese gleichzeitig von Krustenflechten besiedelt wird?

Auf Taf. 11 Fig. 3 sehen wir fünf mehr oder weniger kreisförmige Thalli, die mit dem Lager der *Parmelia* spec. (25) zusammentreffen, oben zwei kleinere der *Buellia crassa*, einen größeren der gleichen Art unten rechts; zwei weitere Krustenflechten sind vom Lager der *Parmelia* völlig eingeschlossen, eine kleine *Haematomma breviculum* und eine größere *Lecanora leprosa*.

Die Krustenflechten werden von dem Lager der *Parmelia* spec. (25) nicht etwa überwuchert, sondern deren äußere Thalluslappen gehen allen drei verschiedenen Gattungen sorgfältig aus dem Wege. Der Reiz des fremden Konsortiums wirkte sehr kräftig und zwang die äußeren Thalluslappen zu peinlichstem Ausweichen. Nun ist aber der wachstumshemmende Reiz nicht bei jeder der drei Krustenflechtenlager der gleiche. Die Wirkung, die von *Haematomma breviculum* und *Lecanora leprosa* ausgeht, erreicht noch nicht die Bedeutung wie die des *Buellia*-Lagers, wie wir noch sehen werden.

Beim Zusammentreffen der *Parmelia* spec. (25) mit den beiden *Lecanoraceen* bilden die randständigen *Parmelia*-Lappen einen sehr lockeren Ring; sie zeigen stets deutlich den Charakter einer welligen Laubflechte, indem sie zum Teil gerollt sind und locker der Unterlage aufliegen. Einen kleinen Zwischenraum freilassend, sind einzelne Lappen ein beträchtliches Stück über die Randteile der Krustenflechten hinübergewachsen. Das gilt für den oberen und unteren Saum, der von älteren Thalluslappen gebildet wird; der äußerste rechte Rand zeigt daneben die Umgehung eindeutig, indem hier jüngere Thallusläppchen schmal und kurz geblieben sind und im Halbkreis deutlich die Umgehungslinie halten. Der Raum, der bei dieser Umwachsung den beiden ohnehin bedrängten Krustenflechten innerhalb des Thallusringes verbleibt, zwingt nun diese zu sparsamster Ausnutzung desselben. Obwohl das Kräftegleichgewicht zwischen beiden verschiedenen Arten in der Abgrenzungszone zunächst gewahrt bleibt, wirkt dennoch der fremde Einfluß von seiten des *Haematomma*-Lagers auf die *Lecanora leprosa*, die infolgedessen parallel zur schwarzen Abgrenzungslinie eine Anzahl Pykniden ausgebildet hat. Diese winzigen, schwarzbraunen Körperchen enthalten reichlich Pyknokonidien oder Spermatien vom Typus „*Placodium*“ (nach H. GLÜCK), sie verraten mit dem Zweck ihrer Ausbildung die größere Vermehrungskraft des Flechtenpilzes. Auf der Gegenseite sucht die an sich viel jüngere *Haematomma* mit der Ausbildung kleiner, blutroter und weiß berandeter Apothecien

der Vermehrung ihres Pilzkörpers nachzukommen. Die vier kleinen Früchte, die sich in nächster Nähe der dunklen Grenzlinie rechts oben befinden, sind jüngst entstandene Apothezien einer ganzen Reihe, die offenbar hier parallel zu der Grenzzone entstehen sollte.

Beim Zusammentreffen der *Parmelia* spec. (25) mit den Lagern der drei Exemplare von *Buellia crassa* wird das Randwachstum der Thalluslappen in der gleichen Weise gerichtet, und der Reiz der fremden Krustenform zwingt zu einer kreisförmigen Umgehung, die an dem größeren *Buellia*-Thallus besonders deutlich wird. Daneben zeigen die angrenzenden, dicht der *Buellia* aufliegenden Lagerlappen aber weitgehende morphologische Abweichungen und deuten auf den größeren Einfluß, den die *Buellia* auf die Laubflechte auszuüben imstande ist. Diese feinen äußersten Lagerlappen werden durch die Ausbildung einer breiten, dunklen Abgrenzungslinie der eigenen Thallusteile (Oberrinde und Markschicht) vom Mutterthallus nach außen hin abgegrenzt und damit scheinbar aus dem Lagerverband der *Parmelia* ausgeschaltet. Allem Anschein nach werden sie völlig in das Lager der *Buellia crassa* einbezogen, der sie dicht anliegen, und von deren Hyphen überwuchert. Ihr bräunlicher Rindenfarbstoff verblaßt; schließlich haben solche Thallusläppchen, die infolge der Überwucherung durch die Krustenflechte in innigste Verbindung zu dem *Buellia*-Thallus zu treten scheinen, die grüne Farbe dieser Krustenform angenommen. Die nichtgeflederte Oberflächenstruktur erscheint, mit unbewaffnetem Auge betrachtet, noch unverändert; aber große Eintiefungen in der oberen Rindenschicht und die nachfolgende Bildung von Rissen und Feldern deuten, im Lupenbild gesehen, darauf hin, daß selbst die für Krustenflechten so typische Rißbildung an dem mit geschlossener Rinde ausgestatteten Laubflechtenlager erfolgt ist, wenn auch die hier entstandenen Einzelfelder die verhältnismäßig kleinen *Buellia*-Areolen an Größe bei weitem übertreffen.

Eine Überwucherung der *Parmelia* spec. (25) durch *Buellia crassa* konnte tatsächlich an sehr vielen angrenzenden Thalluslappen der *Parmelia* durch Querschnitte nachgewiesen werden. Die Querschnitte zeigen stets an den noch gebräunten oder schon verblaßten *Parmelia*-Lappen entweder keine oder eine noch sehr schwach entwickelte Überwucherung durch *Buellia*-Hyphen, schließlich an schwach oder stärker „*buellia*-grün“ gefärbten *Parmelia*-Teilen eine kräftige Überwucherung oder sogar ein Eindringen der *Buellia*-Hyphen in Oberrinde und Mark der *Parmelia*.

Querschnitte durch einen solchen von *Buellia*-Hyphen überwucherten Lagerlappen zeigten drei Schichten übereinander: im untersten Teil früheres *Buellia*-Lager, darüber *Parmelia*-spec. (25)-Thallus, der am Rande bereits von vordringenden *Buellia*-Hyphen überwachsen und teilweise durchdrungen wird. Einzelne Hyphenenden des *Buellia*-Pilzes sind bis unter die Oberfläche der *Parmelia* vorgedrungen und erfüllen schon die Markschicht. Daß damit die saprophytische Ausnutzung des Fremdlagers eingeleitet worden ist, liegt auf der Hand und wird durch die Verfärbung der ursprünglich braun gefärbten Oberfläche am *Parmelia*-Lager deutlich.

Rückschließend können wir also schon der rein äußerlichen Erscheinung der Farbgebung und Farbveränderung der oberflächlichen Thallusteile die Bedeutung zusprechen, die beim makroskopischen Betrachten oder an dem Lupenbild vorausgeahnt werden konnte. So bedeutet die der *Parmelia* spec. (25) eigentümliche Braunfärbung in all ihren Helligkeitswerten Gattungs- und Artmerkmal dieser bestimmten Laubflechtenart; das zarte Grün der *Buellia crassa* daneben ist als ein auf ganz andersartiger und damit physiologisch sehr bestimmter Grundlage herausgebildeter Farbton der Krustenflechte anzusehen. Wie bestimmte Grade der Einbeziehung und zuletzt erfolgenden Überwucherung der Laubflechte durch die Krustenflechte festgelegt werden können, so läuft damit parallel das physiologische Moment, die stufenweise erfolgte Änderung der braunen in eine blaßgrüne Thallusfarbe.

Die Ausbildung einer braunen Abgrenzungslinie, die als Absterbeerscheinung der *Parmelia*-Hyphen auch durch deren Schrumpfung deutlich wird, erfolgt erst dann, wenn die Verfestigung des Lagerlappens auf dem *Buellia*-Lager vollkommen geworden ist. Bei diesem Vorgang mag wohl die Quellbarkeit der Thalluselemente und die damit erhöhte Haftfähigkeit der gequollenen Stücke eine bestimmte Rolle spielen. — Bemerkenswert ist die Sonderstellung, die der Thallus der *Buellia crassa* in dieser Flechtengemeinschaft inne hat hinsichtlich seines Verhaltens der letztgenannten Laubflechte gegenüber. *Buellia crassa* kann als einzige Krustenflechte hier genannt werden, die eine Laubflechte überwuchert.

Zuletzt möchte ich eine sehr wuchskräftige *Physcia*-Art in ihrem biologischen Verhalten zu anderen Flechten vorführen. Diese Flechte ist schon mit der wunderlichen Ausbildung eines roten Farbstoffes im Mark bekannt geworden; hier soll sie uns beim Zusammentreffen der Ränder noch einmal interessieren. *Physcia erythrocardia* bildet auf dem etwas vergrößert wiedergegebenen Rindenausschnitt (Taf. 11

Fig. 2) auf sehr welliger Unterlage ein runzliges, fast scheibenförmig gestaltetes Lager. Wie sich durch Abheben der einzelnen Lagerabschnitte von der Unterlage ergibt, ist diese an der gleichen Stelle sehr uneben und von mehreren anderen Laub- und Krustenflechten schon vorher besiedelt worden. Im oberen Teil sehen wir das reichlich mit Isidien überzogene Lager einer kleinlappigen *Parmelia* spec. (26), die auf dem zerklüfteten Untergrunde einer früheren Aststelle eine uneben gelappte Oberfläche bildet. Die obersten Thalluslappen legen sich dicht unter den beiden schwarzen Befestigungsfäden fest an die muldenförmig vertiefte Unterlage an und überwuchern hier eine zartlappige grauweiße *Physcia* spec. (38). Querschnitte zeigen, daß es sich nur um eine äußerliche, aber sehr feste Auflagerung der Lagerlappen auf dem Fremdthallus handelt.

Wenn der obere Teil der *Parmelia* auf der fremden *Physcia* fortwächst und diese unter sich zwingt, so wird andererseits ihr unterer Lagerabschnitt beim Zusammentreffen mit *Physcia erythrocarda* in wirksamster Weise von dieser zierlichen Laubflechte überwuchert. Die an der senkrechten Unterlage am Baume emporklimmenden oberen Lagerläppchen sind zum Teil über tiefliegenden *Parmelia*-Lappen emporgewachsen. Bei diesem Vordringen haben sie einen Lagerabschnitt der fremden Laubflechte völlig eingeschlossen und vom zugehörigen Thallusverband ganz abgedrängt. Dieses nierenförmig verkrümmte Thallusstück fällt durch seine besondere Größe zwischen den zierlichen Lagerwülsten der *Physcia erythrocarda* sofort in die Augen. Seine wahre Zugehörigkeit ist auch im Bilde an der einförmigen Oberflächenstruktur ersichtlich, kann aber erst nach Entfernen des festen Ringes einschließender *Physcia*-Läppchen eindeutig bestimmt werden. Das Auftreten von Abgrenzungssäumen war an keinem der drei erwähnten Laubflechtenlager zu beobachten, auch drangen die unterrindigen Hyphen der *Physcia* niemals in den Thallus der überwallten *Parmelia* spec. (26) ein.

In ihrem Verhalten zu den benachbarten Krustenflechten zeigt *Physcia erythrocarda* einige Besonderheiten. Die Lagerlappen, die auf der glatten Rinde frei entfaltet sind, bleiben beim Vordringen auf wulstiger Unterlage kurz und bilden dicke Wülste, wie bei der Überwucherung der *Haematomma*-Apothezien links unten zu sehen ist. Das Lager der *Ochrolechia pallescens*, die daneben rechts große Apothezien entwickelt hat, wird in der gleichen Weise vom Lager der *Physcia erythrocarda* überwallt. Anders verhält sich der Lagerrand beim Zusammentreffen mit der gelbgrünen *Pertusaria subochrascens*, die im Mittelteil zwischen dem Thallusgeäst einer gold-

gelben sterilen *Letharia* spec. (28) hervorschaut und weiter unten nach rechts hin durch einen zweiten, sorediösen Thallus der *Physcia* abgegrenzt wird. Auf einem von der Besiedelung mit Krustenflechten völlig freien kleinen Rindenbezirk entfaltet die *Physcia erythrocycla* frei ihren Thallus und bildet schöne Lagerlappen aus, dagegen bleibt die Normalgestaltung breiter Thallusabschnitte dann aus, wenn das Lager auf der Kruste von *Pertusaria subochrascens* fortzuwachsen strebt, wie 1 cm unterhalb bzw. oberhalb des unteren Befestigungsfadens im Bilde zu sehen ist (Taf. 11 Fig. 4).

Obwohl auf der anderen Seite eine Überwucherung offenbar sehr schwer zu überwindender Apothezien der *Haematomma breviculum* durch gleichzeitige Wulstbildung möglich wird, machen beim Zusammentreffen mit *Pertusaria subochrascens* die äußeren Lagerlappen energisch Halt und bilden, indem sie ganz kurz bleiben, eine gerade Randschicht, obwohl ihrem Weiterwachsen auf dem *Pertusaria*-Thallus geringere mechanische Schwierigkeiten entgegenstehen. Die Auflagerung des Laubflechtenlagers auf dem der *Pertusaria subochrascens* ist außerordentlich dicht, erstreckt sich aber nur über eine $\frac{1}{2}$ mm schmale Fläche. Ein Eindringen in das Lager der Krustenflechte oder eine gegenseitige Verschmelzung von Hyphen war nirgends zu bemerken.

Der große *Physcia*-Thallus der Bildmitte grenzt sich gegen die im rechten Teil anstoßende *Pertusaria subochrascens* in ähnlicher Weise ab. Wenn auch eine so vollkommene Linie durch die zurückgebliebenen Thalluslappen hier nicht erreicht wird, so ist doch zu sehen, daß diese der normalen Ausbreitung gegenüber kurz geblieben sind; vielleicht hängt das damit zusammen, daß hier ihre Verbindung mit dem Krustenthallus viel lockerer ist als im vorher geschilderten Verhältnis. Die Tatsache, daß beim Vorwärtswachsen der *Physcia* auf dem Thallus der *Pertusaria* der fremdartige Flechtenkörper als solcher das Wachstum energisch hemmt und für die kümmerliche Ausbildung der Lagerlappen verantwortlich gemacht werden muß, möge damit erwiesen sein, daß es sich um eine wuchsstarke Laubflechte handelt, die eine große Anpassungsfähigkeit für jede Unterlage besitzt.

In nächster Nähe eines Lagers von *Parmelia perforata* konnte an Rindenstück II ein soraltragendes Exemplar von *Physcia erythrocycla* untersucht werden, dem es gelungen war, nach der Überbrückung des verhältnismäßig großen Luftraumes, der sich zwischen der Unterlage und den äußeren *Parmelia*-Lappen befindet, auch sogleich mehrere Thallusläppchen zu entwickeln, die sich energisch

an dem Rand der *Parmelia* festklammerten und auf der fremden Laubflechte weiterwachsen konnten. Dieses Hochklettern der kleinen *Physcia* mußte in sehr kurzer Zeit erfolgt sein, noch bevor das Randwachstum des *Parmelia*-Thallus zu einer Überlagerung der soviel tiefer gelegenen fremden Gattung gediehen war. Die Erscheinung, daß ein schmallappiges und sehr zierliches Lager einer *Physcia* imstande ist, die mit gewaltig breiten Lagerlappen ausgestattete *Parmelia perforata* im Wettstreit um den Platz gleichsam zu bezwingen, gibt wieder einen Hinweis auf die größere Wuchskraft einer Art und ihre hohe Bedeutung für die Flechtenökologie.

Am Ende der Reihe von biologischen Beziehungen im Zusammenleben afrikanischer Rindenflechten möchte ich noch von einem Zusammentreffen der *Physcia erythrocarda* mit *Usnea hirta* sprechen. *Usnea hirta*, die als eine Strauchflechte nur mit einer verhältnismäßig schmalen Haftscheibe auf der Unterlage verankert ist und ihren ästigen Thallus frei über dem Substrat erhebt, tritt im allgemeinen wenig zu Laub- und Kru-
stenflechten in eine nähere Be-
ziehung, wenn nicht durch ihre

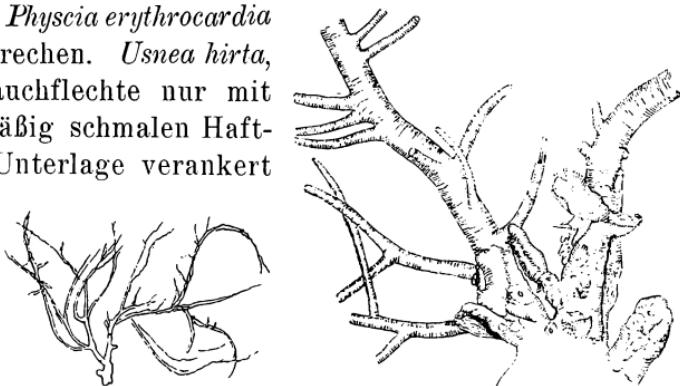


Fig. 9. Zusammentreffen der *Physcia erythrocarda* mit *Usnea hirta*. *Usnea hirta*, im basalen Thallusteil von soraltragendem Lager der *Physcia erythrocarda* überwuchert. Einzelne Thalluszweige der *Usnea* vom *Physcia*-Lager völlig eingeschlossen. Zeichnung *in situ*, links nat. Größe, rechts.

Vergr. 10:1.

Haftscheibe. Im vorliegenden Fall, der durch die Situszeichnung (Textfig. 9) illustriert werden soll, war es einem Thallus der *Physcia erythrocarda* in nächster Nachbarschaft der *Usnea hirta* möglich gewesen, mit den jüngsten Lagerlappen den Thallus der Strauchflechte völlig zu umwachsen und Stamm und Zweige mit einer dichten Manschette zu umgeben. An den feinen Verwachsungslinien, die auf der Oberfläche der durch den *Physcia*-Thallus umkleideten Aststücke sichtbar sind, kann man noch deutlich erkennen, daß hier verschiedene Thalluslappen zusammengewachsen sind, die von mehreren Seiten her zunächst getrennt gegeneinander vorwärts wuchsen, schließlich an den wie Nähte aussehenden Stellen verschmolzen sind, so den Thallus der *Usnea* zwischen sich einschließend. Wo ein junger Seitenzweig sehr früh von der *Physcia*

überwachsen wurde, konnte er durch die raschwüchsige Laubflechte völlig zugedeckt und ersticket werden, wie das mittlere und das äußere, rechts gelegene Aststück beweisen. Bei anderen wieder war der Abschluß der umhüllenden Lagerkomplexe nicht vollkommen genug, so daß zwischen kleinen Lücken, die frei geblieben waren, ein Hervorschlüpfen kleiner Thallusneubildungen der *Usnea* möglich wurden, wie an dem langen Hauptast zu sehen ist. Was der äußere Eindruck vorausahnen läßt, so sind anatomisch an den überwucherten Aststücken der *Usnea hirta* deutlich Krankheitserscheinungen nachzuweisen. Das Querschnittsbild zeigt eine völlige Veränderung der Gonidien. Aus der gelbbraunen Verfärbung ehemals hellgrün ausschender Algenzellen müssen wir entnehmen, daß diese für den *Usnea*-Thallus wertlos geworden sind, infolge Lichtmangels getötet wurden. Die Umspinnungshyphen waren unverändert, wie sich durch Vergleiche mit normalen Verhältnissen ergab. Aber die ursprünglich kugelige Gestalt der Gonidien hatte oft unregelmäßig polyedrischen Formen Platz gemacht, so daß diese Gebilde manchmal Algenzellen recht unähnlich sahen. Wie schon früher erwähnt, hatten die durch Lichtmangel veränderten Gonidien gegenüber den wohlgebildeten Algenzellen durchschnittlich nur die halbe Größe. Die durch Lichtmangel gebräunten und geschrumpften Gonidien sind in Textfig. 10 mit mehr oder weniger starker Schraffur deutlich gemacht.

Die Thalluslappen der auf der *Usnea* gewachsenen *Physcia erythrocarda* sind ihrer neuen Unterlage dicht angepreßt; kleine Rhizinen beginnen zwecks Hapterenbildung und einer intensiveren Verankerung des *Physcia*-Lagers aus der Unterrinde gegen die Unterlage zu vorzuwachsen. Ein Eindringen der *Physcia*-Hyphen in die Rindenschicht der *Usnea* war nirgends nachzuweisen. Auch bei der vorher beschriebenen Überwucherung der Lagerlappen der *Parmelia perforata* durch äußere Thalluslappen von *Physcia erythrocarda* konnte kein Eindringen in den fremden Thallus nachgewiesen werden.

An all den auf den Rindenstücken untersuchten und so reichlich vertretenen Exemplaren der *Physcia erythrocarda* war niemals eine Ascusfrucht ausgebildet. Diese Flechtenart, die wir über alle anderen hier besprochenen Laubflechenspezies stellen müßten, wenn wir das biologische Moment der Wuchskraft und Bildungsfähigkeit allein maßgebend sein ließen, zeigt stets die besonders günstige vegetative Vermehrungsart der Soredienbildung und erzeugt daneben gelegentlich Pykniden. Die Soredien treten hier an kleinen rosettenförmigen, meist rötlichen Aufbrechungen der oberen Rindenschicht hervor.

Zur Entwicklung der Sorale sei folgendes gesagt: Solche rötlich bestäubte Sorale sind bereits ältere Bildungen, die sich an den Thallusteilchen vorfinden, die einen bedeutend höheren Reifegrad

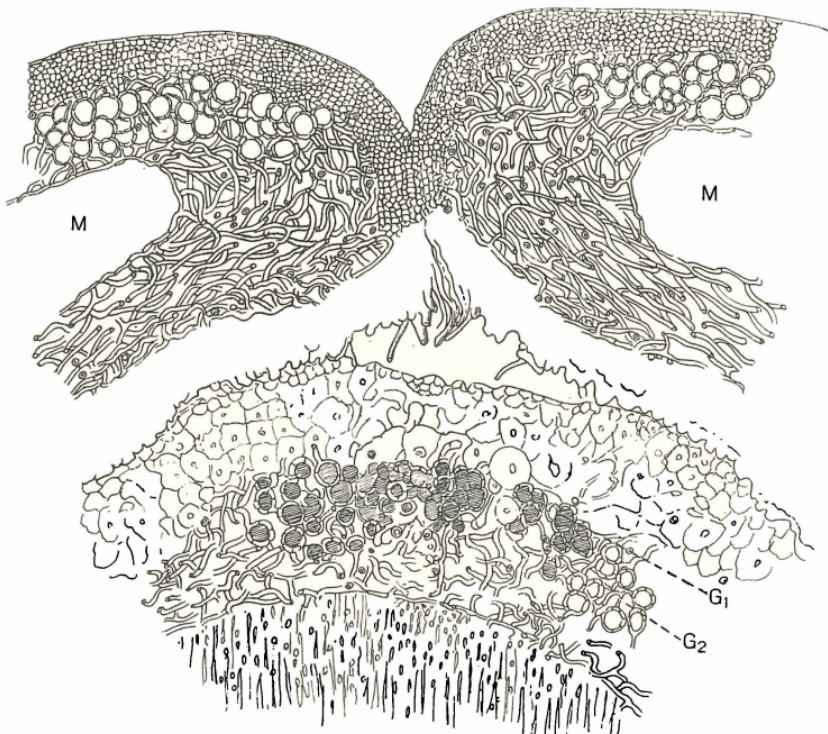


Fig. 10. Überwucherungszone der *Physcia erythrocarda* auf *Usnea hirta* im Querschnitt. Oberer Teil: zwei aneinanderstoßende und miteinander verschmelzende Lagerteile von *Physcia erythrocarda*, mit kräftig entwickelter, gesunder Gonidien- schicht. **M** = farbstoffführendes Mark. Unterer Teil: überwucherter Thallus- abschnitt der *Usnea hirta*, mit gebräunten und geschrumpften Gonidien (G_1), unten rechts unveränderte (G_2). Vergr. 210:1.

Fig. 10 a. Gesamtbild eines Querschnittes durch die Überwucherungszone zwischen *Physcia erythrocarda* und *Usnea hirta*; schematisch. Mittelteil: Thallusast der *Usnea hirta*, äußerer Teil: Thallus der *Physcia erythrocarda*. Oberrinde hell, Unterrinde und farbstoff- führende Markschicht schraffiert. Vergr. 38:1.

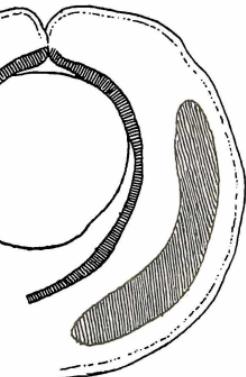


Fig. 10 a.

erreicht haben. Die weiter nach der Peripherie hin gelegenen halbkugeligen Thalluserhebungen jüngerer Lagerabschnitte des größeren *Physcia*-Lagers (siehe Taf. 11 Fig. 4) stellen jüngere weißbestäubte Sorale vor, an denen ein Vorbrechen der tiefer gelegenen roten Markhyphen noch nicht eingetreten ist. Wenn mit zunehmendem Alter der soraltragenden Lagerteile die Bildung der Soredien einen breiteren Raum eingenommen hat, wächst eine solche kleine Halbkugel zu einem breiten Lagersattel heran, der auf seiner Höhe die Soredien trägt, die jetzt rosettenartig eine von roten Markhyphen durchsetzte mittlere Soralgruppe umschließen.

IV. Über das Verhalten afrikanischer Rindenflechten zu ihrer Unterlage.

In ihrem Verhalten zur Unterlage unterscheiden sich die Laubflechten grundsätzlich von ihren krustenbildenden Verwandten.

Die Festheftung der ersteren ist meist eine weniger innige Verbindung mit der Unterlage und wird entweder durch eine zentral gelegene Haftscheibe und die anstoßenden unteren Thallusteile oder mit Hilfe von Rhizinen oder sie vertretende Hyphenelemente besorgt.

Die anderen Formen sind dagegen mit ihrem gesamten Lager der Unterlage fest aufgepreßt oder mehr oder weniger tief in diese eingesenkt.

Die Krustenflechten sind den Laubflechten gegenüber insofern im Nachteil, als diese infolge der lockeren Anheftung ihren Thallus ohne Behinderung durch die Unterlage frei entfalten können, daher meist in derselben Zeitfolge unter gleichen Bedingungen größere Flächen zu besiedeln imstande sind (Beobachtungen an Laub- und Krustenflechten von Straßenbäumen des westlichen Erzgebirges, Sommer 1929); andererseits sind die rindenbewohnenden Krustenformen bei der Ansiedelung besonders glatter Rinden oft besser geeignet als die Laubflechten.

Bekannt ist die Tatsache, daß die Krustenflechten für die Aufschließung (Lockierung, chemische Auflösung) des geschlossenen Peridermgefüges von großer Bedeutung sind und einer nachfolgenden Besiedelung durch Laubflechten als „Pioniere“ wertvolle Vorarbeit leisten. So mag wohl, vor allem an den glatten Rindenstücken der Besiedelung durch Laubflechten eine intensive Entfaltung der Krustenformen auf breiter Basis vorausgegangen sein, wie an so vielen durch

älteste Laubflechtenthalli überdeckten fertilen Krustenflechten zu erkennen ist.

Die Laubflechten heften sich sehr oft durch Gallertabscheidungen ihrer Rhizinen oberflächlich an die Rinde an, oder feine Klebhyphen oder Hapteren verankern sich nach einem Berührungsreiz an benachbarten Flechten. Andere Rhizinen legen sich in feinen Rissen und Spalten der Rinde fest. Ein aktives Eindringen in lebende und gesunde Flechtenthalli mit vorheriger Auflösung fester Zellmembranen war nicht nachweisbar und muß als unnatürlich verneint werden (siehe auch bei LINDAU (14)).

Die Festheftung einer sterilen *Parmelia*-Spezies nahm auf lebender wie auf toter Unterlage die gleiche Ausbildung der Rhizinen, mit der von ROSENDAHL (21) erstmalig beschriebenen Eigentümlichkeit der Gallertabscheidung.

Die Rhizinen sind im Jugendzustand zapfenförmig und scheiden einen feinen Gallertsauum an ihrem Ende ab. Nach längerem Weiterwachsen in Richtung auf die Unterlage zu verbreitert sich ihre Spitze, indem die Endhyphen auseinanderweichen und reichlicher Gallerte erzeugen. Ihren Ursprung nehmen die Rhizinen durch ein vermehrtes Wachstum der unterrindigen Hyphenelemente und durch ein intensives Nachdringen junger Markhyphen. In der Regel trifft man einfache Rhizinen an, es gibt auch gabelige Formen.

Daß sich die tropischen Laub- und Strauchflechten hier durch sehr viele und für die Befestigung auf einer senkrechten Unterlage besonders gut geeignete Rhizoidbildungen auszeichnen, kann wohl durch eine höhere mechanische Beanspruchung derselben notwendig bedingt sein, da die herabhängenden und durch größere Feuchtigkeitsmengen reichlich erfüllten Lager für die Haftorgane eine größere Belastung bedeuten (TOBLER (28), S. 135, Z. 19). Mit der willkürlichen Loslösung eines *Usnea*- oder *Ramalina*-Thallus war stets zugleich ein Herausbrechen der Halt bietenden Rindenschichten verbunden mitsamt dem darin verankerten Hyphengeflecht der Haftscheibe.

An Querschnitten durch den Thallus einer *Ramalina complanata* und eines darauf epiphytisch wachsenden jungen *Parmelia*-Thallus konnten Entwicklungsstufen der *Parmelia*-Rhizinen studiert werden. Ältere, schon an die Rinde der *Ramalina* gelangte Rhizinen hatten lange Hyphenäste über die Unterlage breit entfaltet; feinste Hapteren waren fest an die Rinde der *Ramalina complanata* aufgepreßt, doch niemals in den fremden Flechtenthallus eingedrungen.

1. Morphologisches, Wuchsform und Ausdehnung der Thalli.

Die Art des Anwachsens, die Form des Lagers und der Grad seines Weiterwachsens sind abhängig außer von so vielen anderen Bedingungen auch von der Struktur der Unterlage. Ganz allgemein kann gesagt werden, daß die Rinde dieser *Allanblackia* eine sehr günstige Besiedlungsfläche für alle hier so reichlich vertretenen Krusten- und Laubflechtenarten sein mag. So manches wichtige Merkmal gibt dafür die Deutung, und gerade diese Flechtengemeinschaft entbehrt nicht leicht gewisse Momente, die sich zunächst auf die Gestaltung der Einzelform beziehen, schließlich bei einer Schau der Verhältnisse das Gesamtbild der Flechtenökologie gestalten helfen.

Die Rindenoberfläche ist zum größten Teil glatt und nur an früheren Aststellen wulstig und knorrig, im übrigen aber eben gestaltet und stellenweise von feinen horizontalen Rissen durchzogen, die aber für die Besiedelung durch Flechten nur förderlich sein können. Eine solche ebenmäßige Unterlage kann für die Formbildung und ein ungehindertes Weiterwachsen eines Flechtenthallus nur von Nutzen sein.

Am eindeutigsten lassen sich die Beziehungen einer Flechte zu ihrer Unterlage an völlig freistehenden Formen beurteilen, wo die Festheftung und Ausbreitung des Thallus nicht durch benachbarte Fremdformen irgendeine Störung erfährt.

Sehen wir uns zunächst einmal einige Vertreter der Laubflechten daraufhin an. Unter günstigen Lebensbedingungen ist die radiäre Ausbreitung eines weiterwachsenden jungen Lagers die normale Wuchsform; sie gelangt aber erst auf horizontaler Unterlage zur allseitigen gleichmäßigen Ausgestaltung.

Um wieviel bemerkenswerter tritt uns hier die *Parmelia ciliata* entgegen! Sie bildet in einem Exemplar an senkrechtem Substrat, wo sich andere Laubflechten und viele Krustenformen gleicherweise ausdehnen und um den Platz streiten, eine vollendete Rosette, wie sie schöner nicht gestaltet werden konnte; ihr an breiten Lappenrändern mit Wimpern versehener steriler Thallus ist in Taf. 10 Fig. 1 b rechts oben zu sehen. Die freie, ungehinderte Ausbreitung der äußeren Lagerlappen wird bei *Parmelia ciliata* nur infolge ihres lockeren Anwachsens auf der Unterlage möglich, da sich den breiten und über der Rinde schwebenden Rändern kein Hindernis entgegenstellt und das glatte Substrat ein ungehemmtes Weiterwachsen nach allen Seiten hin gestattet. Die Festheftung des gesamten Lagers wird durch wenige derbe, schwarzbraune Rhizinen einer dunkelbraunen

Unterrinde besorgt und ist zunächst an den ältesten zentral gelegenen Thalluslappen vollkommen und schreitet mit dem peripherischen Weiterwachsen des Lagers radial nach außen zu vorwärts, stets erst mit großem Abstand dem Randwachstum der äußeren Lappen nachfolgend. So bleiben die Randlappen zunächst regelmäßig ohne eine Festheftung an der Unterlage, sie werden lediglich durch die innere Verbindung mit dem Lager festgehalten, schweben aber frei über dem Substrat.

Welche Bedeutung dieses verschiedenartige Verhalten der Thallusteile zur Unterlage für die Gestaltung des Gesamtlagers hat, wird noch klarer an einer anderen *Parmelia*, deren Lager der Unterlage dicht aufliegt. Diese feingliedrige aber leider sterile *Parmelia* spec. (27) kommt durch die enge Verbindung mit der Unterlage zu dieser in ein größeres Abhängigkeitsverhältnis. Das in Taf. 9 Fig. 1 a oben wiedergegebene Exemplar hat nicht die vollkommene Rosettenform. Die nach links oben hin ausstrahlenden Zentrallappen sind kurz geblieben, offenbar im Weiterwachsen behindert durch feine Rindenwülste, aber auch infolge des hemmenden Einflusses, der von einer hier ansitzenden grauen *Pertusaria* spec. (20) ausgeht. Die Festheftung des letztgenannten *Parmelia*-Thallus auf der Unterlage ist besonders wirksam und allseitig und wird durch sehr viele feine Rhizinen möglich, die als dunkelbraune Anhangsgebilde aus der gleichfarbigen Unterrinde hervorgehen.

Je inniger die Beziehung eines Flechtenlagers zur Unterlage ist, desto bedeutsamer wird dieses Abhängigkeitsverhältnis für die Morphologie und Ausbreitung des Thallus. Das war besonders gut an dem Lager der *Physcia erythrococaria* zu beobachten. Nur auf weniger unebenem Untergrund, der auch durch das Lager einer Krustenflechte gebildet werden konnte, zeigte diese interessante Art ein ebenmäßiges mehr oder weniger flächenhaftes Lager; auf unebener, wulstiger Unterlage dagegen eine entsprechend wulstige Ausgestaltung ihrer Oberfläche. Daß dabei auch an den äußersten Randlappen entsprechende Gestaltveränderungen eintraten, konnte bereits im vorhergehenden Kapitel dargestellt werden. Eine besonders gute Ausbreitung der Lagerlappen kam auf leicht zu überwindender Unterlage zustande, auf schwerer zu überwachsendem Substrat nahmen die Lagerlappen besondere Dicke und eine kurze und wulstige Gestalt an.

In ihrem Verhalten zur Unterlage bieten die Krustenflechten für den oberflächlichen Betrachter bei weitem nicht so klare Verhältnisse, wie sie bei einzelnen Laubflechten zu erkennen waren.

Unter dem Heer von Arten, die sich hier auf engstem Raume dicht zusammendrängen, sind auch nur wenige einzeln stehende Exemplare zu finden, meist wird das Verhältnis zur Unterlage durch mannigfache Beziehungen zu anstoßenden fremden Arten empfindlich gestört. Auf einer solchen verhältnismäßig glatten Rinde zeigen selbst viele Krustenflechten die Neigung zu scheibenförmigem Wachstum ihrer Thalli, sofern sie allseitig freie Ausbreitungsmöglichkeiten haben.

Besonders schöne Scheiben bildet *Buellia crassa* mit ihrem hellgrünen Lager und den dickberandeten Apothezien. Ein scheibenförmiger Thallus der *Buellia crassa* ist auf Taf. 9 Fig. 1a unter dem Heftfaden rechts unten zu sehen.

Wenn auch von anderen *Buellia*- und *Pertusaria*-Arten die radiäre Thallusform auf glatter Rinde angestrebt wird, so kommt es doch niemals zu einer vollendeten Ausbildung; der Widerstand, den benachbarte Arten den raschwüchsigen Thallusteilchen entgegenstellen, wirkt jedesmal hindernd, daß selbst die Lagerform der stärksten Krustenflechte in ihrer Gestalt verändert wird (siehe Taf. 9 Fig. 1a, unter Lupenvergrößerung!).

2. Vom Eindringen in die Rinde.

A. Lockerung des Peridermgefüges.

Im besonderen betrachtet, gehen die rindenbewohnenden Krustenflechten eine überaus innige Verbindung mit ihrer Unterlage ein, obwohl auch bei ihnen niemals von Durchbohrung oder direkter Auflösung von Zellmembranen die Rede sein darf. Indessen sind die unteren Thalluselemente imstande, zwischen feinste Spalten des Periderms aktiv vorzudringen, damit Lockerung und Auseinanderweichen ganzer Zellverbände bewirkend. Das Querschnittsbild von zwei jungen Apothezien der *Lecanora leprosa* (Taf. 11 Fig. 5) mag veranschaulichen, wie durch ein vermehrtes Hyphenwachstum zwischen die Korkzellen diese schichtweise in die Wuchsrichtung der nach oben zu weiterwachsenden Hyphen verlagert wurden, so daß das neu entstandene Apothezium (links im Blickfelde) mit seiner Unterlage einen harmonischen und organischen Zusammenhang vortäuscht.

Spannungen, die dabei im Periderm wirksam sind, werden durch das sekundäre Dickenwachstum des Baumes noch verstärkt und führen endlich zum Aufbrechen größerer Spalten. Diese Art der Aufschließung der oberen Rindenschichten kommt den Laub- und Strauchflechten wieder zugute und kann deren ungehinderte Festheftung nur fördern.

Die reiche Zerklüftung im Thallus vieler Krustenformen (*Lecanora leprosa*, *L. intumescens*, *Buellia crassa*, *B. Zahlbrückneri*) mag zum guten Teil als Folge der Rißbildungen des Periderms erklärt werden.

Die Krustenflechten liegen oft so dicht mit ihrem Thallus der Rinde an, daß deren Unebenheiten von ihrem Lager völlig nachmodelliert werden. Ganz besonders zeichnen sich darin die Graphideen und die Pertusariaceen aus. Querschnitte ergeben, daß die Lager dieser Arten von einem ganz besonders dichten und schmalen Hyphengeflecht gebildet werden. Damit wird auch verständlich, daß ein solch feines Geflecht jede Unebenheit der Rinde nachzubilden imstande ist, während ein sehr lockeres, lufthaltiges Hyphengeflecht weniger dicht sich anzulegen vermag.

Mit ihrem mehr oder weniger grobkörnigen Thallus würden sich die *Lecanora*- und *Buellia*-Arten unter diesem Gesichtspunkte wesentlich von den feinkörnigen und deshalb so anpassungsfähigen Lagern der Graphideen und Pertusariaceen unterscheiden. Am weitesten gehen die *Graphidaceae* in der Herausmodellierung ihrer Unterlage.

Wenn unter den anderen Krustenflechten auch manche Formen zu finden sind, die ebenso sehr endo- wie epiphloeoedisch an der Rinde der *Allanblackia* wachsen, so macht bei ihnen die größere Mächtigkeit der epiphloeoedischen Thalluselemente eine solche enge Anpassungsfähigkeit und Schmiegsamkeit unmöglich.

Die Graphideen dagegen zeichnen sich gerade durch außergewöhnlich geringe Epiphloeoedie aus und beweisen damit ihre weitgehende Anpassungsmöglichkeit an die Unebenheiten der Unterlage. Ihr endophloeoedischer Teil braucht dabei nicht so riesenhafte Ausmaße anzunehmen, wie oft ganz allgemein angenommen wird, er steht nur zu dem absolut schmalen epiphloeoedischen Thallusabschnitt mit seiner relativen Dicke regelmäßig in einem außergewöhnlichen Mißverhältnis.

Beim Eindringen der Krustenflechten in ihre Unterlage kann man schließlich vergleichsweise bestimmte Maße des endophloeoedischen Vordringens der Hyphenelemente festlegen; als Maßstab mögen dabei die Zahl der von Hyphen durchsetzten Zellreihen des Periderms, Zahl und Anordnung schon gesprengter und zerstreuter Korkzellen innerhalb des Flechtenthallus gelten. Wohl drangen feinste Hyphenverzweigungen, selbst Gonidien (*Graphis scripta* z. B.) zwischen dicht geschichteten Peridermzellen nach dem Stammzentrum vor, aber die Lockerung der oberen Korkzellenschichten und vor

allem das Zerbrechen und die Verteilung einzelner Zellen waren in beschränktem Maße ausgeprägt.

Die hier vertretenen *Ochrolechia*-, *Buellia*- und *Lecanora*-Arten zeigten einen bei weitem höheren Grad von Lockerung und Zerstreuung der Peridermelemente. An Querschnitten durch Thallus + Unterlage der *Lecanora leprosa* war zu erkennen, wie lückenhaft mehrere (die oberen, bis fünf) Zellagen des Periderms werden können und wie weit einzelne Zellwände, selbst ganze Korkzellen, im Flechtenthallus nach außen hin verschleppt werden.

B. Auflösung der Zellwände.

An Querschnitten durch die Krustenflechten und ihre Unterlage erkennt man ganz allgemein eine reinliche Trennung der von den Flechtenelementen durchdrungenen oder wenigstens von ihnen beeinflußten Peridermzellen, in eine obere, hellere, oft lückenhafte Schicht und eine tiefer gelegene, dunklere, noch unversehrte Rindschicht. Die Lumina der oberen Peridermzellen sind oft viel weiter, selbst von doppeltem Durchmesser als die der unteren Peridermschicht; sie sind erfüllt und umlagert von hellgefärbten Hyphen, die hier an der mechanischen Lockerung und Verschiebung der Zellen rege tätig zu sein scheinen.

Die Membranen der oberen Peridermzellen sind zitronengelb oder wasserhell, die der tiefer gelegenen Zellen gleich ihrem Zelllumen dunkelbraun gefärbt, von den hier reichlich abgelagerten Exkretstoffen.

Die Pilzhyphen reichen bei ihrem Vordringen nach unten hin stets nur bis in die letzte hellgefärbte Zellreihe. Die angrenzenden dunklen Peridermzellen waren immer unversehrt und in ihrem Verband verblieben, in ihnen konnten niemals Flechtenelemente nachgewiesen werden.

So mag wohl der Flechtenpilz durch abgeschiedene Stoffwechselprodukte imstande sein, die Stoffe seines umgebenden Mediums (Zellulose und Suberin) in bestimmter Weise anzugreifen und umzusetzen, wie durch die Verfärbung der Peridermzellen und ihrer Inhalte deutlich wird.

Leicht mag gerade bei stoffreichen Formen (wie *Lecanora*, auch *Pertusaria*) die Erzeugung von Flechtensäuren für die Zerstörung der Peridermschichten von ausschlaggebender Bedeutung sein, was an übermäßig stark verjüngten Zellwänden zerstreuter und im Hyphengeflecht fest verwachsener Peridermzellen und auch an dem Fehlen ganzer Zellwände zu erkennen ist.

Endo- und epiphloeoische Krustenflechten kann man mit Recht als die „Pioniere“ unter den rindenbewohnenden Flechten bezeichnen, die Wegbereiter für die Besiedelung durch Laubflechten und höhere Kryptogamen (Moose, Farne).

V. Vom Mosaik der Flechtengemeinschaft und seiner Entwicklung.

Welch hervorragende Bedeutung die Beziehungen der Einzel-form zur Unterlage sowie das wechselvolle Verhältnis der benach-barten Arten zueinander für die Flechtenökologie haben, wird erst ganz deutlich, wenn man sieht, wie sich die vielen einzelnen Formen zu einer Gemeinschaft gruppieren und das bunte Bild ent-stehen lassen, das die Rinde zeigt. Das Verhältnis, das die ver-schiedensten Arten zur Lichtquelle und zur Feuchtigkeit haben, ist nicht weniger bedeutsam als die vorher genannten Faktoren dieser Ökologie; alle helfen sie an dem buntfarbigen Bild der Gemein-schaft mitzuwirken, das sehr wohl als ein **Mosaik** bezeichnet werden darf.

Die Eigenart mancher Krustenlager, auf anderen Formen sich anzusiedeln, allmählich andere, selbst Laubflechten zu überwuchern, ist ebensosehr ein Zeichen für eine besondere Eignung für das Wachstum auf einer mehr oder weniger unebenen Unterlage, wie dafür, daß nicht jede Flechtenform den gleichen Wachstumsgrad, die gleiche Wuchskraft neben Nachbarformen zeigt. Diese scheinbar regellose Verteilung und Vermischung der verschiedensten Gattungen und Arten sowie das wahllose Zusammentreffen von Laub-, Strauch- und Krustenformen bei der Besiedelung lenkt das Augenmerk des Betrachters auf die Entwicklungsfrage, die gerade hier ein Hauptgegenstand der Flechtenökologie sein muß.

Erstbesiedler der Rindenstücke sind die Krustenflechten ge-wesen. Das läßt sich am besten an den Stellen nachweisen, wo sie in gedrängter Ordnung beieinander vorkommen und von jungen und auch älteren Laubflechtenlagern überwuchert werden.

Da mir zum Vergleich junge, erst im Werden begriffene Flechtengemeinschaften an *Allanblackia* fehlen, ziehe ich meine biologischen Beobachtungen an Rindenflechten des Erzgebirges und Riesengebirges heran. Der Besiedlung von glattrindigen Straßen-bäumen (meist *Acer Pseudoplatanus* L. und *Sorbus Aucuparia* L.) sowie freistehenden Waldbäumen (*Abies alba* MILL., *Fagus silvatica* L.) durch Laubflechten geht dort regelmäßig eine reiche Vegetation

verschiedener Krustenflechten voraus. Die größere Eignung der Krustenformen, auf jüngeren, besonders glattrindigen Bäumen rasch Fuß zu fassen, gibt ihnen bei der Besiedelung freier Plätze vor den Laub- und Strauchflechten einen bedeutenden Vorsprung. Sie können nicht nur einen ansehnlichen Thallus entfalten, sondern finden hinreichend Zeit, mit der Ausbildung von Apothezien und Pykniden für ihre Vermehrung Sorge zu tragen, bevor sie durch Laubflechten überwuchert werden.

Wenn man unter den Krustenformen nach einer Art suchen wollte, der vor anderen der Vorzug einer größeren Vermehrungskraft und damit einer rascheren Ansiedlungstätigkeit zuzusprechen wäre, so könnte der *Lecanora leprosa* diese Beachtung gelten. Sie ist es, die auf allen drei vorhandenen Rindenstücken am reichlichsten vorkommt und zu den mannigfaltigsten Veränderungen in der Ausbildung des Lagers und in Zahl und Form der Früchte hinneigt. An Rindenstück I sind nicht weniger als 52 Exemplare der *Lecanora leprosa* zu zählen. Allein, nur wenigen von den sehr früh entstandenen Lagern dieser *Lecanora*-Art war eine unbegrenzte Ausbreitung auf der Unterlage möglich gewesen; meist hatten sehr bald benachbarte Arten bedeutende Hemmnisse in den Weg gestellt, so daß im Laufe der Besiedelung durch Krustenformen allmählich alle noch vorhandenen Lücken besetzt worden waren, mit der Abgrenzung von Art gegen Art schließlich das Flechtenrelief eine feste Prägung erhielt. Nach *Lecanora leprosa* zeichnet sich *Buellia Zahlbrückneri* durch große Individuenzahl immer noch vor den übrigen Arten aus, sie ist an Rindenstück I mit 28 Lagern vertreten; die anderen haben weit weniger Exemplare aufzuweisen.

Im Verlauf der Entwicklung einer geschlossenen Gemeinschaft von Krustenflechten vollzog sich nun ein Ringen um den Platz, wie wir es aus den oben beschriebenen Beziehungen einzelner Arten zueinander an besonders deutlichen Verhältnissen nachweisen konnten. Daß in diesem Kampf ums Dasein nicht bloß wenige, dafür besonders ausgezeichnete, sondern alle vorhandenen Flechten beteiligt gewesen sind, wird klarer, wenn man das Durcheinander und Übereinander verschiedenster Formen einmal überschaut und gleichzeitig die beinahe übernatürlich anmutende Raumverteilung beachtet, wo auf einem Bezirk von nur 770 qcm (an Rindenstück I, bei einer Länge von 43 cm und einer Breite von 18 cm gemessen) nicht weniger als 300 Flechtenexemplare dicht gedrängt beieinander sitzen.

Während die junge Gemeinschaft der Krustenflechten bestens gedieh und für die Auflockerung der oberen Peridermschichten, aber

auch durch die Anwesenheit wulstiger Lager für einen rauheren Untergrund gesorgt war, konnten nun auch die Laub- und Strauchflechten festen Fuß fassen. Vor allen anderen Formen siedelten sich zuerst *Parmelia perforata* und *Usnea florida* an. Ganz wahllos wurden teils kleine freigebliebene Flächen der Rinde besetzt, teils die Krustenlager selbst als Ansiedlungsplätze benutzt. Durch eine rasche Ausbreitung der Lager und Überwucherung von Krustenformen wurden die Laub- und Strauchflechten allmählich zu den beherrschenden Typen ihres Siedlungsbereiches. Mit dem zunehmenden Alter einer Flechtengemeinschaft werden schließlich die von Krustenformen völlig überzogenen Bezirke der Rinde ganz durch Laub- und Strauchflechten überwuchert, die nun ihrerseits untereinander um den Platz an der Sonne kämpfen, bis mit der dichtesten Verwachsung aller freien Räume auch in diesem zweiten Entwicklungsgang der Flechtenökologie eine äußerste Grenze gesetzt sein mag.

In der Aufeinanderfolge der Entwicklungsphasen ist in Stufe 1 ein reines Vorherrschen der Krustenflechten zu beobachten; darauf folgt in Stufe 2 das erste Auftreten von Laub- und Strauchflechten als Gemeinschaftsbildner. Stufe 3 bringt ein schwankendes Gleichgewicht zwischen Laub- und Krustenformen und eine teilweise Unterdrückung dieser durch jene, wie an Rindenstück I zu sehen ist. In einer nachfolgenden Stufe 4 würde dann die vorwiegende Besiedelung durch Laub- und Strauchflechten mit einer mehr oder weniger vollkommenen Verdrängung und Unterdrückung der Krustenformen das Bild der Ökologie kennzeichnen.

Daß diese Zustände in einer Entwicklung nicht fest sind, sondern alle erdenklichen Übergänge zeigen können, bedarf wohl keiner besonderen Erörterung.

Die als Höhepunkt der Besiedelung durch Flechten angegebene letzte Entwicklungsstufe setzt naturgemäß älteste Baumbestände als Unterlage der Flechtengemeinschaften und einen verhältnismäßig großen Artenreichtum des Gebietes voraus. So wird man finden, daß gewissen Floren manche Arten abgehen, weil Baumunterlagen höheren Alters fehlen (siehe TOBLER (28), S. 147). Und somit können wir eine in dem Bestand ihrer Vertreter uneingeschränkte Flechtenökologie nur dort erwarten, wo alle Jahrgänge eines von Menschenhand unberührten Baumbestandes zur Verfügung stehen.

Ein sehr auffallendes Merkmal der Flechtengemeinschaft ist das reiche Fruktifizieren der Krustenarten. Auch die kleinsten Lager zeigen Ascii und Pykniden, ein Beweis für die begünstigte Entwicklung des Flechtenpilzes. Daß einige Laubflechten, besonders

jüngere Thalli, keine Apothezien besitzen, ist ein Beweis dafür, daß auch sie erst einen bestimmten reiferen Entwicklungsgrad erreicht haben müssen, bevor die Ausbildung von Fruchtkörpern beginnen kann. Einige Laub- und Krustenflechten erzeugen gar nicht Apothezien, sondern vermehren sich rein vegetativ durch Soredien und Bruchstücke ihrer Thalli.

Bezüglich der biologischen Wertung der beiden verschiedenen Vermehrungsweisen kann gesagt werden, daß die soraltragenden Flechten viel ungehinderter und rascher ihre Art fortzupflanzen vermögen, da beide Partner des Konsortiums dem Soredium mitgegeben werden, während die durch Sporen sich vermehrenden Lichenen auf den glücklichen Zufall angewiesen sind, weil die keimende Spore den geeigneten Symbionten nicht auf jeder Unterlage zwecks Lagerbildung zur Verfügung haben kann.

Wenn auf der einen Seite die reiche Pilzfruchtbildung als ein wesentliches Charakterzeichen der meisten Krusten- und Laubflechten in der Ökologie allgemein auffiel, so konnte andererseits an soraltragenden Arten eine größere Entfaltung und offenkundige Begünstigung des Algenpartners nachgewiesen werden. Besonders schön konnte das an *Physcia erythrocarda* studiert werden, einer Art, die offenbar in diesem Florenbezirk zur rein vegetativen Fortpflanzung durch Soredien gelangt ist und die Pilzfruchtbildung als eine unrationelle Materialvergeudung gänzlich aufgegeben hat.

Bei ihrem Vorkommen auf Rindenstück I handelt es sich um noch verhältnismäßig jugendliche Exemplare, die aber unter normalen Standortsbedingungen schon die für diese Art so typische Soredienvermehrung zeigen (Taf. 11 Fig. 4). Eine bessere und reichere Entfaltung der Gonidien war an Querschnitten durch den Thallus der *Physcia erythrocarda*, an der besonderen Dicke der Gonidienschicht und der regen Teilbarkeit der Einzelzellen nachweisbar; siehe Textfig. 10.

Im Hinblick auf die Entwicklung dieser Flechtengemeinschaft, die wir wegen der besonderen Art ihrer Gestaltung hier mit einem zusammengefügten Bildwerk vergleichen konnten, kommt gerade einer Fortpflanzung durch Soredien oder Thallusbruchstücke eine hervorgehobene Bedeutung zu. An einigen von oben nach unten zu reihenförmig entwickelten Lagern von *Usnea florida* und *Physcia erythrocarda* konnte auf Rindenstück II erkannt werden, daß die unteren Lager die jüngeren Exemplare der oberhalb gelegenen Mutterthalli sind und aus vegetativen Vermehrungskörpern dieser hervorgehen konnten. Diese Art der Kettenbildung, wie sie sich durch eine stufenweise von oben nach unten fortschreitende Entwicklung einer bestimmten

sterilen Laubflechte im Laufe der Zeit herausbildet, ist dem Flechtenbiologen nichts Neues; sie wurde bereits von TOBLER an einer norddeutschen *Cladonia*-Art eingehend studiert und kann damit als besonders eindrucksvolles Vorbild gelten (siehe TOBLER 1924). Es wird dadurch deutlich, welche Bedeutung das an Stämmen ablaufende Regenwasser für die senkrecht nach unten erfolgende Verbreitung der Flechten mittels Soredien und Thallusbruchstücken hat. Daß das Bild der tropischen Flechtenökologie nicht eine zusammenhängende senkrechte Reihe von Tochterkolonien unterhalb eines mütterlichen Flechtenlagers ergibt, ist in der Fülle von Arten und Gattungen begründet, die die ungehinderte Entfaltung einer einzigen Art unmöglich machen.

Und damit sei noch einmal zusammenfassend hingewiesen auf die besondere Eigenart dieser Flechtengemeinschaft, in der nicht bloß Feuchtigkeit, Licht, Wärme und die Art der Unterlage die Bildungselemente sind, sondern außerdem gerade die Fülle der Arten und Individuen und deren mannigfache Beziehungen zueinander die Entwicklung des Gesamtbildes gestalten hilft sowie das Werden und Vergehen der einzelnen Glieder des Mosaiks eben auch abhängig wird von ihrer Zahl und Gruppierung auf der Besiedelungsfläche.

VII. Anhang.

Im folgenden mögen die Diagnosen der drei neuen Spezies sich anschließen.

1. *Pertusaria subochrascens* R. RIEHMER, nov. spec.

Thallus ochraceo-viridis, substrato adpressus, confluens, caespites parvos formans, superne corticatus, verrucis et semiglobulis; gonidia pleurococcoidea, glomerata, cellulis laete viridibus, globosis; medulla alba; protothallo puro, angusto, 0,1—0,3 mm lato; apothecia bina, globosa vel ampullacea, in verrucis fructuosis immersa; discus angustissimus, convexus, cum thallo concolor; excipulum latum, cum thallo concolor, evolutum; hymenium non perspicuum, J+; hypothecium angustum, incolor, ex hyphis intricatis formatum; paraphyses tenues, filiformes, laxae, furcatae, ad apicem plus minus serpentiformes; asci longi, clavato-cylindrici, membrana aequabiliter crassa, 8 spori; spora e hyalinae, simplices oblongae sive ellipsoideae, membrana tristriata; 47,0 ad 74,0 μ longae et 19,25 ad 30,0 μ latae, membrana valide crassa, 2,5—5,5 μ latae.

2. *Buellia (Eubuellia) Tobleri* A. ZAHLBRUCKNER, nov. spec.

Thallus epiphloeodes, crustaceus, uniformes, substrato arcte adhaerens, modice expansus, tenuis, ad 0,1 mm crassus, subtartareus, rosaceo-glaucescens, opacus, K ex aurantiaco sanguineo-rubens, C-, continuus, subpulverulentus, sorediis et isidiis destitutus, in margine linea tenui nigraque cinctus. Apothecia lecideina, sessilia, ± dispersa, rotunda vel rotundata, ad basin leviter constricta, 0,8—1 mm lata, planata, primum cinerascenti-suffusa, demum nigra, opaca, margine tenui, integro, prominulo, et persistente, cinerascente cineta, excipulum dimidiatum, intus obscure fuscum vel fusconigricans, ad ambitum (etiam in parte basali constricta) latiuscule pallidum vel subdecolor, ex hyphis tenuibus, radiantibus, dense contextis formatum, plectenchymaticum, cum hypothecio obscure fusco, plano-convexo confluens; hymenium superne anguste et obscure fuscum, non pulverulentum, caeterum decolor et purum, 70—75 μ altum, J coeruleum; paraphyses filiformes, densae, strictae, simplices, eseptatae, ad apicem clavato-capitatae et obscuratae: asci oblongo-clavati, 8 spori sporae biserialis, fuscae, ellipsoideae vel suboblongae, utrinque leviter angustato-rotundatae, rectae, uniseptatae, septo et membrana tenui, loculis aequalibus, 9—12 μ longae et 6 μ latae. Pycnoconidia non visa.

Herr Hofrat Prof. Dr. ZAHLBRUCKNER hatte die Güte, mir diese Diagnose brieflich zwecks Veröffentlichung an dieser Stelle mitzuteilen. Die neue Spezies lag unter anderen in Wien vor zur Nachbestimmung.

3. *Buellia (Eubuellia) crassa* R. RIEHMER, nov. spec.

Thallus cinereo-viridis ad viridem, crustaceus, uniformis, subradiatim vel late expansus, tenuis, granulosus, decorticatus, ad 30 μ crassus, K(OH)-, protothallo cinereo-nigro, dilatato ad 1,2 mm; gonidia protococcoidea, nucleo nullo; apothecia in centro thalli sita, adpresso sessilia, plus minus rotundata, 0,3—1,0 mm lata, atra, plana, margine nigro crasso, disco coerulescente pruinoso; excipulum laterale, atrum; epithecium olivaceum sive nigro-fuscum; hymenium incolor vel paulum olivaceo-viride ad fuscescere; hypothecium nigro-fuscum, in excipulum crassum protinus transiens; asci longi clavati, 170 μ longi, 20 μ lati, membranā pari tenui, 8 sporis; paraphyses longae, graciles, uniformes, non ramulosae, integerrimae et incrassatae; sporae in ascis biserialis vel inordinatae, ellipsoideae sive oblongo-ellipsoideae, rectae vel subcurvatae, bicellulatae, fuscescentes ad cinereo-nigrae, 24,1—27,5 μ longae et 10,0—11,2 μ latae, J-.

Deutsch-Ostafrika, Ostusambara, Regenwald bei Amani, 1000 m ü. d. M., an *Allanblackia Stuhlmanni*(?) ENGL., legit Prof. Dr. TOBLER, 1913 febr.

Es sei mir erlaubt, auch an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. TOBLER, unter dessen gütiger Leitung und Beratung die vorliegende Arbeit entstanden ist, meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Literaturverzeichnis.

- 1) ACHARIUS, E. (1803): *Methodus qua omnes detectos Lichenes.*
- 2) — (1814): *Synopsis Methodica Lichenum.* Lund.
- 3) ANDERS, J. (1926): Zur Flechtenflora der Umgebung von Krimml in Salzburg. *Hedwigia* Bd. 66.
- 4) ARNOLD, F. (1891—1901): Zur Lichenenflora von München. *Berichte der bayr. bot. Gesellsch.*
- 5) BITTER, G. (1899): Über das Verhalten der Krustenflechten beim Zusammentreffen ihrer Ränder. Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Lichenen auf anatomischen Grundlagen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 33 p. 47—127.
- 6) — (1901): Zur Morphologie und Systematik von *Parmelia*, Untergattung *Hypogymnia*. *Hedwigia* Bd. 40 p. 171—274.
- 7) — (1901): Über die Variabilität einiger Laubflechten und über den Einfluß äußerer Bedingungen auf ihr Wachstum. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 36 p. 421—492.
- 8) — (1904): Zur Soredienbildung. *Hedwigia* Bd. 43 p. 274—280.
- 9) DARBISHIRE, O. V. (1897): Die deutschen Pertusariaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Soredienbildung. *Bot. Jahrb.* Bd. 22 p. 593—671.
- 10) FRIES, TH. M. (1871): *Lichenographia Skandinavica.* Upsala.
- 11) FRÉ, A. L. A. (1824 u. 1837): *Essai sur les Cryptogames des écorces exotiques officinales.* Paris.
- 12) FÜNFSTÜCK, M. (1926): Flechten (ENGLER und PRANTL, Die nat. Pflanzenfamilien 2. Aufl. 1. Teil 1. Abt. A. Allgem. Teil). Leipzig.
- 13) GLÜCK, H. (1890): Entwurf zu einer vergleichenden Morphologie der Flechten-spermogonien. Heidelberg.
- 14) LINDAU, G. (1895): Lichenologische Untersuchungen. Dresden.
- 15) MIGULA, W. (1929 u. 1931): *Kryptogamenflora von Deutschland, Deutschösterreich und der Schweiz.* Flechten I und II Bd. 4. Berlin.
- 16) MÜLLER, J. (1895): *Lichenes usambarenses* (A. ENGLER, Beiträge zur Flora von Afrika IX). *Bot. Jahrb.* Bd. 20 p. 238—298.
- 17) — (1888): Lichenologische Beiträge. *Flora* Bd. 71 p. 528—553.
- 18) NIENBURG, W. (1926): Anatomie der Flechten. *Handb. d. Planzenanat.* Lief. 17 Berlin.
- 19) NYLANDER, W. (1858 u. 1860): *Synopsis Methodica Lichenum.* Paris.
- 20) v. OYE, P. (1921): Influence des facteurs climatiques sur la répartition des epiphytes à la surface des troncs d'arbres à Java. *Rev. gén. d. Bot.* T. 33 p. 161—176.

- 21) ROSENDALH, F. (1907): Vergleichend anatomische Untersuchungen über die braunen Parmelien. *Nova Acta Ac. Leop.* Bd. 87 p. 405—459.
- 22) SANDSTEDE, H. (1911—1912): Die Flechten des nordwestdeutschen Tieflandes und der deutschen Nordseeinseln. *Abh. d. Nat. Ver. Bremen* Bd. 21 p. 1—243.
- 23) SMITH, A. L. (1926): A Monograph of the British Lichens Bd. 1 u. 2. London.
- 24) STAHL, E. (1904): Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfraß. Abdruck aus der Festschrift zum 70. Geburtstag von E. HAECKEL p. 357—376. Jena.
- 25) STEIN, B. (1888): Afrikanische Flechten; in Bericht über die Tätigkeit der bot. Sektion der Schles. Gesellschaft. Breslau.
- 26) STITZENBERGEE, E. (1889—1890 u. 1893—1894): *Lichenaea Africana*; in Bericht der St. Gallischen naturw. Gesellschaft.
- 27) SYDOW, P. (1887): Die Flechten Deutschlands. Berlin.
- 28) TOBLER, Fr. (1925): Biologie der Flechten. Entwicklung und Begriff der Symbiose. Berlin.
- 29) ZAHLBRUCKNER, A. (1926): Afrikanische Flechten. *Bot. Jahrb.* Bd. 60 p. 468—552.
- 30) — (1926): Flechten (ENGLER und PRANTL, Die nat. Pflanzenfamilien 2. Aufl. 1. Teil 1. Abt. B. Spez. Teil). Leipzig.
- 31) ZOPF, W. (1907): Die Flechtenstoffe. Jena.

Tafelerklärung.

Tafel 9—11.

Tafel 9.

Fig. 1 a. Flechtengemeinschaft tropischer Rindenflechten, an einem einheitlichen Rindenstück (I) von *Allanblackia Stuhlmanni* ENGL. (?), (obere Hälfte). Fundort: Deutsch-Ostafrika, Ostusambara, Regenwald bei Amani, 1000 m ü. d. M.; legit Prof. Dr. F. TOBLER, Febr. 1913. Phot. $\frac{1}{3}$ nat. Größe.

Tafel 10.

Fig. 1 b. Flechtengemeinschaft tropischer Rindenflechten, an einem einheitlichen Rindenstück (I) von *Allanblackia Stuhlmanni* ENGL. (?), (untere Hälfte). Phot. $\frac{1}{3}$ nat. Größe.

Tafel 11.

Fig. 2. Zusammentreffen von *Lecanora leprosa* und *Buellia crassa*. *Lecanora leprosa* (links oben), von *Buellia crassa* (rechts) bedrängt und teilweise überwuchert. Vier *Lecanora*-Apothecien der Bildmitte sind vom *Buellia*-Lager völlig eingeschlossen. Mikrophot. Vergr. 7,5 : 1.

Fig. 3. Ausschnitt der Flechtengemeinschaft von Rindenstück I. Zusammentreffen von Krustenflechten (*Buellia crassa*, *Lecanora leprosa* und *Haematomma breviculum*) mit *Parmelia* spec. (25). Überwucherungszone der Lagerläppchen von *Parmelia* spec. (25) durch das Lager der *Buellia crassa*! An dem Lagerrand des größten *Buellia*-Lagers (rechts unten) deutlich. Phot. Vergr. 2,5 : 1.

Fig. 4. Ausschnitt der Flechtengemeinschaft von Rindenstück I. Zusammentreffen von Laubflechten (*Physcia* spec. (38), *Parmelia* spec. (24) und *Physcia erythrococca*) mit anderen Laubflechten, im oberen Teil und von *Physcia erythrococca* mit *Haematomma breviculum*, *Ochrolechia pallescens* und *Pertusaria subochrascens*, im unteren Teil. Phot. Vergr. 1,5 : 1.

Fig. 5. Zwei jüngere Apothecien von *Lecanora leprosa* an Rinde von *Allanblackia Stuhlmanni* (?). Lage der Peridermschichten verändert! Querschnitt, Mikrophot. Vergr. 120 : 1.

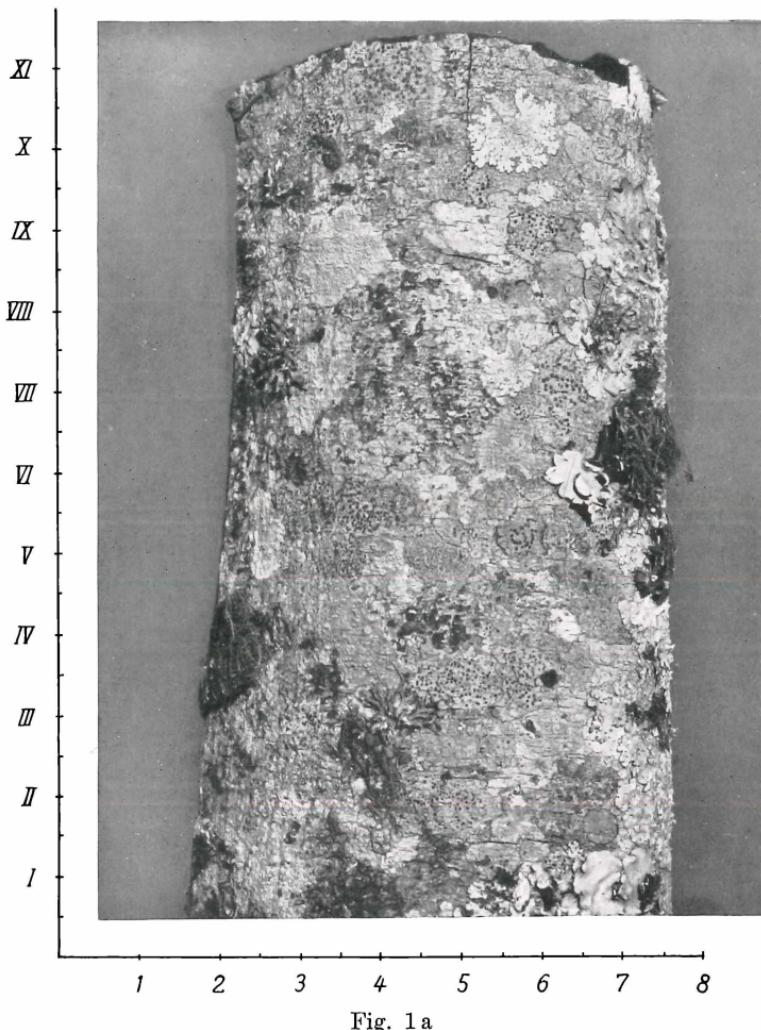


Fig. 1 a



Fig. 1 b

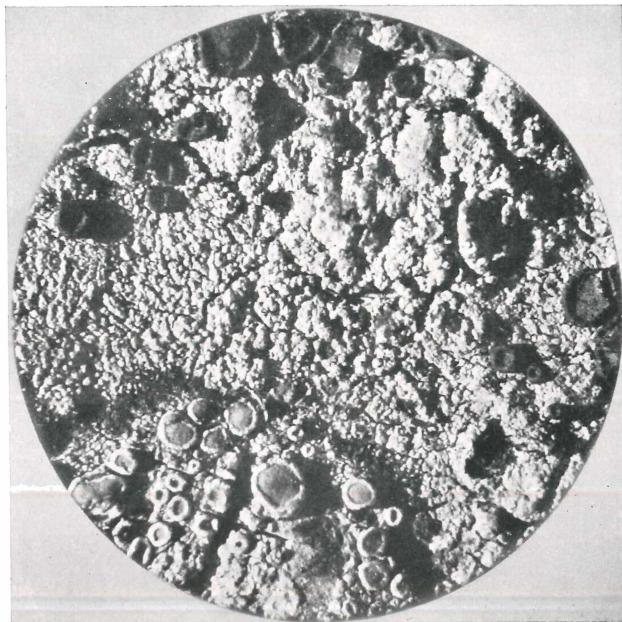


Fig. 2

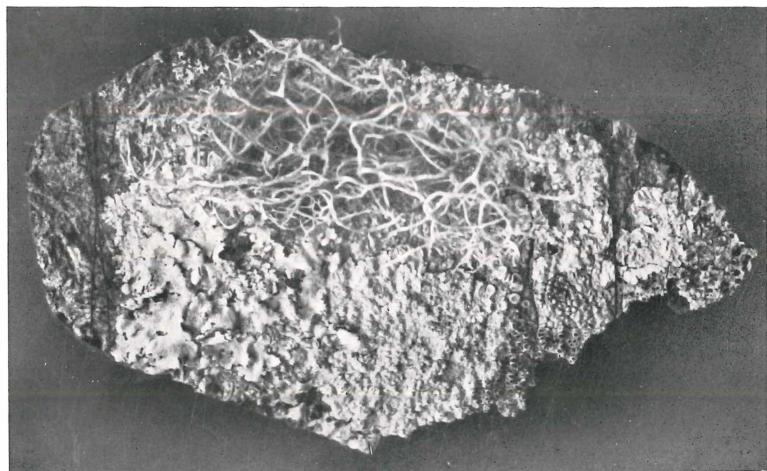


Fig. 4

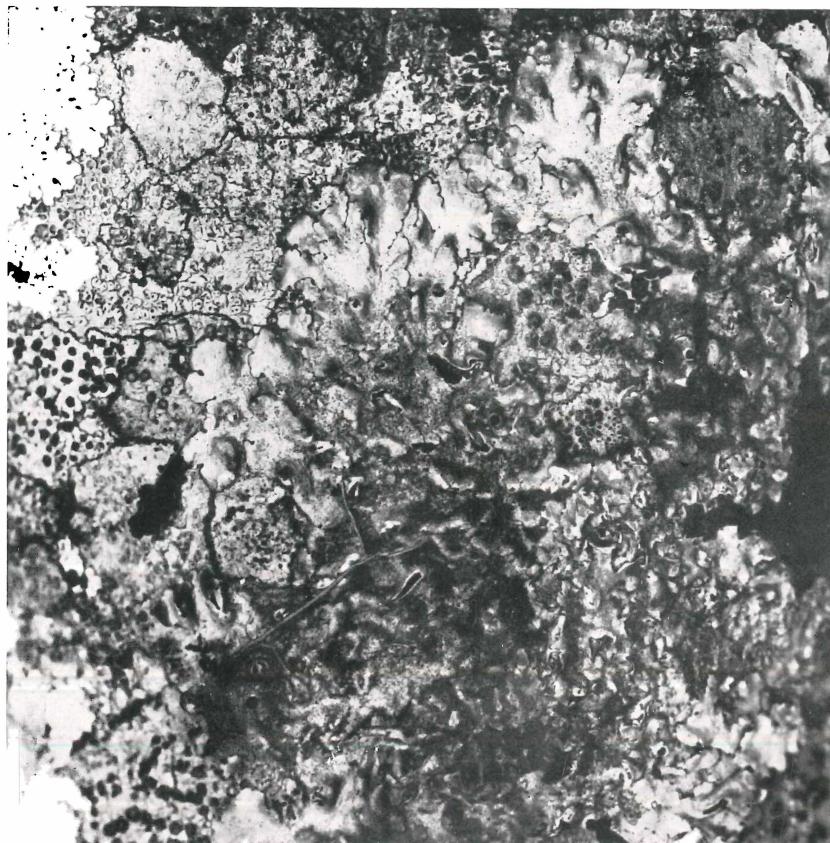


Fig. 3

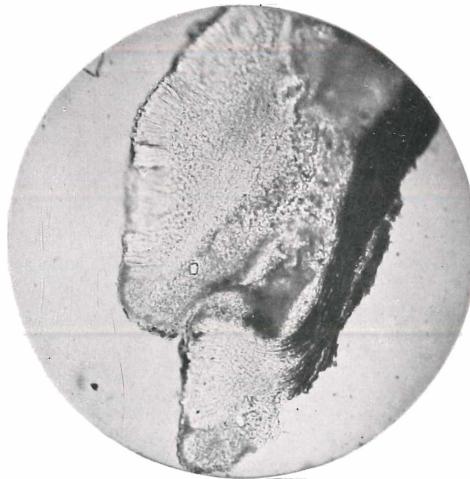


Fig. 5