Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Wien und der Biologischen Station Lunz.)

Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. I—III.

Von

Lothar Geitler (Wien).

(Hierzu 12 Textfiguren.)

Einleitung.

Seit SCHWENDENER (1867, 1869) den wahren Aufbau der Flechten aus Pilz und Alge erkannte und BORNET (1873, 1874) die anatomischen Grundlagen für das Verständnis der Beziehungen beider schuf, wurden zahlreiche Versuche unternommen, diese Tatsachen physiologisch und biologisch zu deuten. Der ursprünglichen Ansicht SCHWENDENER's, daß der Pilz auf der Alge parasitiert, folgten Annahmen, die sich durch die bekannten Schlagworte wie mutualistische, indifferente und antagonistische Symbiose, Helotismus, Doppelparasitismus, harmlose Wirtsgemeinschaft u. a. m. charakterisieren lassen. MOREAU (1928) hält den Flechtenthallus für eine Gallenbildung, die infolge einer Infektion eines Pilzes durch eine Alge entsteht. Da in letzter Zeit mehrere sehr ausführliche Darstellungen dieses Themas erschienen sind (TOBLER, 1925, NIENBURG, 1926, MOREAU, 1928, WALLERT, 1931), können diese kurzen Hinweise genügen. Eine eingehendere Erörterung wird sich in Zusammenhang mit den folgenden Mitteilungen an den entsprechenden Stellen und am Schluß der Reihe ergeben.

Es ist verständlich, daß die im ganzen Organismenreich in ihrer Art einzig dastehende Flechtensymbiose zu Deutungen reizt. Die tatsächlichen rein anatomischen und morphologischen Kenntnisse, welche die notwendigen Grundlagen hierfür ergeben, sind jedoch gering. Seitdem BORNET seine vier Typen der morphologischen Verbindung von Pilz und Alge aufgefunden hat, sind auf diesem Gebiet

kaum wesentlich neue Tatsachen gefunden worden. Es ist daher verlockend wieder derartige Untersuchungen vorzunehmen, wobei die Heranziehung moderner Methoden, vor allem der Kulturtechnik, von wesentlichem Nutzen ist. Doch ist andererseits der Wert unmittelbarer Beobachtung des lebenden Objekts an Ort und Stelle nicht gering anzuschlagen. Es ist in der letzten Zeit üblich geworden, ausschließlich fixierte und gefärbte Mikrotomschnitte auszuwerten; in Wirklichkeit hilft die Lebendbeobachtung meist weiter.

Die vier, durch BORNET's Untersuchungen bekannt gewordenen Typen sind folgende:

1. Der häufigste Fall: die — meist einzelligen — Algen werden von mehr oder weniger differenzierten Hyphenästen umsponnen, wobei es zu einer ziemlich engen Verbindung kommt, ohne daß jedoch der Pilz Haustorien in die Algenzellen treibt;

2. der Pilz treibt in die lebenden Protoplasten der Algenzellen Haustorien, die Verbindung ist also die denkbar engste;

3. einzelne besonders differenzierte Hyphenenden legen sich als sog. Appressorien an die Algenzellen an;

4. besonders ausgebildete Hyphen fehlen, die „gewöhnlichen" Hyphen wachsen auf (*Coenogonium*, Graphideen) oder in (Collemaceen, Ephebe) den Algenmembranen; vergallerten die Algenmembranen, wie dies bei den *Nostoc*-führenden Collemaceen der Fall ist, so wachsen die Hyphen anscheinend regellos in der Gallerte und scheinen sich um die eigentlichen Zellen überhaupt nicht zu „kümmern".

Diese zur ersten Übersicht geeignete Einteilung hat wie jedes Schema einer größeren Mannigfaltigkeit gewisse Mängel. Es seien daher einleitend einige ergänzende Bemerkungen gemacht.

ad 1. Die bekannten, in allen Handbüchern und allgemeinen Darstellungen abgebildeten Umklammerungen der Alge durch die Pilzhyphen sind nicht oder doch nur ausnahmsweise und in manchen Thallusteilen so stark ausgebildet, daß die Algenzelle von der Außenwelt vollständig abgeschnitten wäre. In der Regel ist der Verlauf der einzelnen Hyphenäste deutlich erkennbar und ein großer Teil der Algenmembran bleibt frei. WALLERT (1931, p. 344) sieht deshalb kein Hindernis für die Annahme, daß die Algenzelle ihre Nährstoffe ungehindert aus der Umgebung, d. h. aus dem in den Thallus eindringendem Wasser aufnimmt. Dies ist im allgemeinen zutreffend, in dem im folgenden geschilderten Fall einer Halbflechte (oder vielleicht handelt es sich um einen jungen Flechtenthallus) aber nicht.

Zwischen und auf den Gallertlagern von *Gloeocapsa alpina, sanguinea* und *Gloeothece rupestris* fand ich in der Valentinklamm

bei Mauthen (Kärnten) an feuchten Kalkfelsen kleine und große Zellgruppen einer Protococcale, die von Pilzfäden umsponnen waren. Die Umspinnung dieser Alge [1]) erfolgt völlig gesetzmäßig und derart, daß ein lückenloses, einschichtiges Paraplektenchym entsteht. Diese Verhältnisse zeigt sowohl der optische Durchschnitt (Fig. 1 a, b, d) wie das Oberflächenbild (c) ganz eindeutig. Die Hülle entsteht immer durch Verzweigung einer einzigen Hyphe. Die Fortpflanzung der Alge erfolgt durch wiederholte Zweiteilung, die oft an sukzedane Autosporenbildung erinnert. Gleichzeitig mit Wachstum und Teilung der eingeschlossenen Algenzelle vergrößert sich die Pilzhülle, so daß der lückenlose Zusammenhang dauernd gewahrt bleibt. Erst in ganz alten, vielzelligen Stadien erfolgt manchmal Durchbrechen der Teilungsprodukte (Fig. 1 b); eine völlige Befreiung der Algenzellen tritt jedoch anscheinend niemals ein. Häufig sieht man

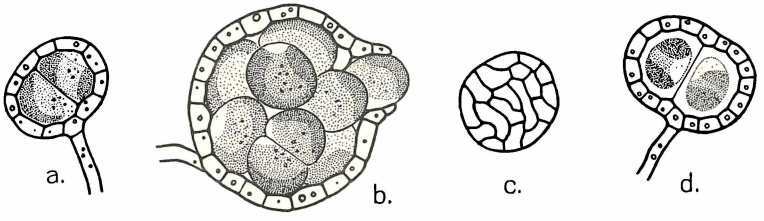

Fig. 1. „Halbflechte" (?): *Chlorella*-artige Protococcale, paraplektenchymatisch von Pilzfäden umsponnen: a zweigeteilt, b nach wiederholten Teilungen; optische Durchschnitte; c Oberflächenbild; Zweiergruppe mit abgestorbenen Protoplasten.

einzelne Umspinnungshyphen zentripetal wachsen. In der Figur (b) ist nur ein einziges solches Hyphenende (rechts oben) dargestellt, tatsächlich liegen mehrere in verschiedenen Ebenen.

Daß diese „Halbflechte" in biologischer Hinsicht mit den Verhältnissen bei echten Flechten übereinstimmt und nicht als ein Fall zufälligen Parasitismus eines Pilzes auf einer Alge aufgefaßt werden kann, folgt aus dem völligen Gleichgewicht beider Komponenten und dem Synchronismus der Entwicklung. Allerdings kommen gelegentlich abgestorbene Algenzellen mit geschrumpftem (Fig. d) und später auch entfärbtem Inhalt vor, doch eignet sich dies auch bei echten Flechten. Bemerkenswert ist der Umstand, daß die Algenzellen praktisch keine Stärke führen (vgl. auch die III. Mitteilung); die

[1]) Die Maße sind: Durchmesser junger Zellen nach der Teilung mehr oder weniger 5 μ, alter Zellgruppen nach der Teilung bis 22 μ, der Hyphen ca. 1 μ. Die Zelle enthält einen parietalen, muldenförmigen Chromatophor von reingrüner Farbe.

im Bild eingezeichneten Körnchen unbekannter Natur liegen außerhalb vom Chromatophor.

Diese Form stellt also eine extreme Variante des „Umklammerungstypus" dar. Sie unterscheidet sich von den gewöhnlichen Umspinnungen nicht nur quantitativ, sondern qualitativ insofern, als die Ausbildung der zusammenhängenden pseudoparenchymatischen Pilzschicht gesetzmäßig erfolgt. Die Alge kann die Nahrung also nur durch das Pilzgewebe hindurch aufnehmen. Eine weitgehende Ähnlichkeit und anscheinend eine Steigerung dieses Verhaltens zeigt *Botrydina*, die in einer späteren Mitteilung behandelt werden soll.

ad 2. Haustorien, also Hyphenäste, die in lebende Protoplasten eindringen, wurden das erstemal von Bornet (1873) an *Lempholemma* (= *Physma*) und *Arnoldia*, beides homöomere Formen mit *Nostoc*-Gonidien, richtig beschrieben. Die Haustorien sind hier zapfenförmig ausgebildet, ziemlich groß und dadurch recht auffallend (vgl. die II. Mitteilung). Erst später wurden ähnliche, wenn auch weniger auffallende Haustorien bei Formen mit Protococcalen-Gonidien entdeckt (vgl. Wallert, 1931). Etwas abweichend verhalten sich nach Danilow (1910) *Evernia prunastri* und *furfuracea*, bei welchen in der Zelle ein feines Haustoriennetz entwickelt sein soll (diese Angaben konnten bisher nicht bestätigt werden; auch ich habe nach diesen Bildungen vergeblich gesucht). In allen bisher bekannt gewordenen Fällen verläuft die Entwicklung derart, daß nach dem Eindringen des Haustoriums die befallene Zelle früher oder später abstirbt. Das Gleichgewicht zwischen Pilz und Alge im Flechtenthallus bleibt im großen ganzen dadurch erhalten, daß nur ein relativ geringer Teil der Gonidien befallen wird. Ganz anders liegen die Verhältnisse bei zwei *Lecidea*-Arten, wo praktisch alle Algenzellen von Haustorien angebohrt werden, ohne daß jedoch eine tiefgreifende Schädigung erfolgt; vielmehr scheinen die Haustorien schließlich abzusterben [1]).

Die Bildungen, die Hedlund (1892) bei *Micarea* (= *Catillaria*) beschrieb und die häufig als Haustorien bezeichnet werden, sind besonders differenzierte Hyphenenden, welche zwar durch die Algenmembran, nicht aber in den Protoplasten dringen. Eine Schädigung der Algenzellen ist anscheinend nicht vorhanden. Es handelt sich wohl um prinzipiell gleiche Bildungen, wie sie als Appressorien bei anderen Formen auftreten.

[1]) Diese noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen werden der Gegenstand einer späteren Mitteilung sein.

ad 3. Als Appressorien kann man Hyphenäste mit meist kopfförmigen Enden bezeichnen, die sich der Zelle bzw. dem Protoplasten anlegen, aber nicht in das Plasma eindringen und die Zellen nicht zum Absterben bringen. Bei *Synalissa* und *Pyrenopsis*, bei welchen die Thallusform hauptsächlich durch die Alge (*Gloeocapsa*) bestimmt wird, wachsen die Hyphen in den gallertigen Membranen, die Appressorien legen sich unmittelbar an die Protoplasten an (vgl. die 1. Mitteilung). Bei typisch heteromeren Flechten wie der von DANILOW untersuchte *Ramalina farinacea*, die festwandige Protococcalen-Gonidien besitzen, liegen die Appressorien den Zellmembranen außen an. Typische Appressorien unterscheiden sich von den eigentlichen Haustorien dadurch, daß jene dauernd wachstumsfähig sind, während diese nach dem Eindringen in die Zellen absterben [1]).

ad 4. Die hierher gerechneten Formen besitzen das gemeinsame negative Merkmal, daß Alge und Pilz nicht durch eigene differenzierte Hyphenteile, also weder durch Umklammerungshyphen, noch durch Haustorien, noch durch Appressorien miteinander in Verbindung treten. Davon abgesehen herrschen beträchtliche Unterschiede: bei *Coenogonium* wachsen die Hyphen auf der Membran von *Trentepohlia*-Fäden und erzeugen eine mehr oder weniger dichte Umspinnung, die den unter 1 zusammengefaßten Fällen recht nahe kommt; bei Graphideen ist der Zusammenhang zwischen Pilz und *Trentepohlia*-Fäden wesentlich lockerer; bei *Ephebe* und Collemaceen wachsen die Hyphen innerhalb der gallertigen Membranen von *Stigonema* und *Nostoc*: im ersten Fall, und noch deutlicher bei dem verwandten *Spilonema* kommt es namentlich in den alten Thallusteilen oft zu einem engeren Zusammenhang, indem sich die Hyphen zwischen die *Stigonema*-Zellen einzwängen, wodurch Übergänge zu 1 gegeben sind; bei vielen Collemaceen laufen dagegen die Hyphen in der geräumigeren Gallerte anscheinend regellos und ohne sich um die Zellen zu „kümmern".

Die folgenden Mitteilungen sind als Anfang einer Reihe von Untersuchungen gedacht, deren Fortsetzung zum Teil nahezu abgeschlossen ist, zum Teil noch umfangreiche Kulturversuche und Freilandbeobachtungen notwendig macht. Es sei betont, daß alle Formen am Standort lebend untersucht wurden; fixierte und ge-

[1]) Die Umgrenzung der Begriffe Haustorium und Appressorium macht im übrigen vielfach Schwierigkeiten, da Übergangstypen vorkommen.

trocknete Thalli wurden nur zu Vergleichszwecken und in besonderen Einzelfällen studiert [1]).

I. Über eine neue *Synalissa* mit violetten Hüllen.

Das ziemlich spärliche und sterile Material, das ich an feuchten Kalkfelsen in der Garnitzenklamm bei Hermagor (Kärnten) sammelte, ermöglicht weder eine vollkommene systematische Beschreibung dieser offenbar neuen Form noch eine in jeder Hinsicht eingehende Untersuchung der anatomischen Verhältnisse. Da jedoch ähnliche Formen seit Bornet (1873) und Forssell (1885) nicht mehr untersucht wurden, sind die folgenden fragmentarischen Beobachtungen von einigem Interesse [2]).

Der Aufbau des Thallus beruht vorwiegend auf der Tätigkeit der Alge. Es handelt sich im wesentlichen um ein *Gloeocapsa*-Lager, in dem Pilzfäden wachsen; ihre Enden legen sich als Appressorien an die Algenprotoplasten an. Die Identität der Alge mit freilebenden Formen ist — wenigstens in morphologischer Hinsicht — sehr klar, die Alge ist *Gloeocapsa alpina* Näg. sensu str. [3]). Der Durchmesser ausgewachsener Zellen beträgt 8—9,5 μ, nach wiederholten Teilungen sinkt der Durchmesser bis 4,5 μ. Die Membranen sind wie bei allen typischen *Gloeocapsa*-Arten als weite, blasige, ineinander geschachtelte und oft geschichtete Gallerthüllen ausgebildet. Bei der freilebenden, zeitweise austrocknenden Form sind die innersten Hüllen relativ fest ausgebildet und dunkelviolett gefärbt, während die äußeren weicheren Hüllen meist farblos sind (vgl. Fig. 99, p. 207 bei Geitler, 1930). In größeren Kolonien sind, wie auch bei anderen ähnlichen Blaualgen, nur die dem Licht zugekehrten Hüllen gefärbt. Die *Synalissa*-Form zeigt prinzipiell gleiche Verhältnisse, nur mit dem Unterschied, daß das Lager wesentlich größer wird, die Hüllen daher eine etwas andere Ausbildung als in isoliert lebenden, wenigzelligen Kolonien besitzen: nur die unter der Lageroberfläche liegenden und dem Licht zugekehrten Eigenhüllen der peripheren Zellen sind distinkt und gefärbt, die inneren fließen zu einer farblosen und fast homogenen Gallerte zu-

---

[1]) Die Bestimmung einiger systematisch schwierigeren Arten wurde von Herrn Hofrat A. Zahlbruckner revidiert, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danke.

[2]) In einer späteren Mitteilung wird die Anatomie von *Synalissa ramulosa* näher geschildert werden.

[3]) Brand (1900) hat alle *Gloeocapsa*-Arten mit violetten Hüllen auf Grund unkritischer Auswertung von „Übergängen" in eine „Art" *alpina* em. Brand zusammengezogen. Alle späteren Autoren sind ihm darin irrtümlicherweise gefolgt.

sammen. Die gleiche Erscheinung zeigt sich bei den großen Lagern von *Gloeocapsa sanguinea* u. a.; solche Lager besitzen dann auf den ersten Blick hin das Aussehen einer *Aphanocapsa* (man spricht daher auch in der neueren Systematik von einem *Aphanocapsa*-Stadium der *Gloeocapsa*-Arten).

Diese meines Wissens bei der freilebenden *Gloeocapsa alpina* noch nicht beobachtete, aber durchaus erwartungsmäßige Ausbildung zeigt sehr schön der *Synalissa*-Thallus. Infolge der Durchwachsung mit Pilzhyphen bleibt der Zusammenhang der Teilkolonien erhalten, so daß mächtige, bis zu 1 cm im Durchmesser große Bildungen entstehen [1]). Fig. 2 zeigt einen kleinen Ausschnitt des dem Licht zu-

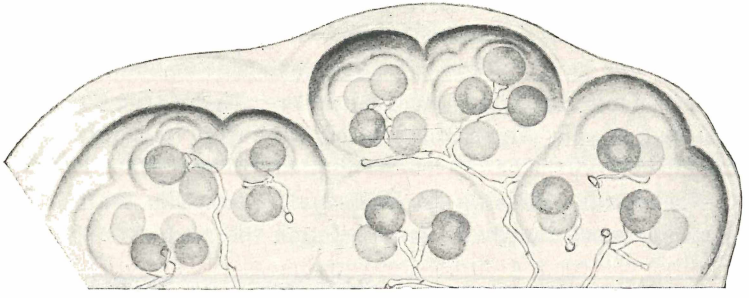

Fig. 2. *Synalissa violacea.* Optischer Schnitt durch den Rand eines Thallus: einseitig violett gefärbte Gallerthüllen von *Gloeocapsa alpina,* dazwischen die Hyphen des Pilzes.

gekehrten Thallusrandes. Die äußerste, gemeinsame Gallertschicht ist ganz oder nahezu farblos, die innen folgenden Eigenhüllen der Kolonien und Zellen einseitig violett gefärbt. Weiter nach innen zu (im Bild unten) nimmt die Färbung und Unterscheidbarkeit der einzelnen Membranhüllen allmählich ab.

Die Wirkung des Zusammenlebens mit den Pilzfäden äußert sich außer in der Größe auch in der Gestalt des Lagers. Während freilebende *Gloeocapsa*-Arten immer formlos ausgebreitete Lager bilden, ist der *Synalissa*-Thallus leicht strauchartig oder koralloid entwickelt. Es ist in diesem Fall also die Alge, wenn auch vorwiegend, so doch nicht ausschließlich der formbestimmende Faktor. Der Thallus unterscheidet sich zudem von den weichgallertigen *Gloeocapsa*-Lagern durch seine mehr knorpelige Beschaffenheit.

Die Hyphen wachsen, wie dies schon BORNET (1873) von *Synalissa* und *Pyrenopsis* abbildet, hauptsächlich zwischen den festeren

[1]) Vielleicht können die Lager auch noch größer werden; wahrscheinlich sind die von mir beobachteten Thalli nur Jugendstadien.

Eigenhüllen der Zellen bzw. Zellgruppen und geben Äste ab, die durch die Hüllen weiter eindringen und sich mit den leicht kopfigen Enden unmittelbar an die Algenprotoplasten anlegen (Fig. 2, 3). Auch bei Schrumpfung des Zellinhalts wird keine im intakten Zustand vielleicht infolge ihrer Zartheit undeutliche Eigenmembran sichtbar, so daß man annehmen muß, daß die Appressorien tatsächlich das Plasma der Alge berühren. An genauen optischen Seitenansichten ist außerdem erkennbar, daß die Protoplasten an der Berührungsstelle leicht eingedellt sind, wodurch asymmetrische Zellgestalten entstehen (Fig. 3, rechts). Daß die Hyphenenden in den Protoplasten hineinwachsen (in diesem Fall würde es sich um Haustorien handeln), wie dies Forssell (1885, p. 25) angibt, kommt wenigstens bei meiner Form niemals vor; auch Bornet beobachtete nichts Derartiges. Tatsächlich bleiben auch alle Algenzellen lebend.

Infolge ihrer beträchtlichen Größe lassen die *Gloeocapsa*-Zellen die für Blaualgen allgemein bezeichnende Differenzierung des Protoplasten in das periphere gefärbte Chromatoplasma und das innere farblose Centroplasma sehr deutlich erkennen. Das Chromatoplasma ist lebhaft oder blaß blaugrün gefärbt und stark entwickelt, das Centroplasma (= Zentralkörper älterer Autoren) ist verhältnismäßig klein (Fig. 2, 3). Im Gegensatz zu den freilebenden Formen fehlen die im Chromatoplasma gespeicherten Assimilate (Ectoplasten = Cyanophycinkörnchen).

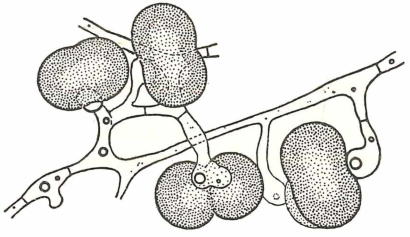

Fig. 3. *Synalissa violacea,* Detailbild aus einem Lagerteil unterhalb der Oberfläche: in Teilung befindliche *Gloeocaosa*-Zellen mit Appressorien, in der Mitte des Bildes ein Appressorium in Teilung; rechts genauer optischer Schnitt, die übrigen perspektivisch.

Gleichzeitig mit der Teilung der Algenzellen verzweigen sich die Appressorien (Fig. 3, Mitte). Die Vorgänge verlaufen völlig synchron, was zur Folge hat, daß alle Zellen des Thallus unmittelbar und dauernd mit dem Pilz in Verbindung stehen. In den jüngsten Thallusteilen verzweigen sich die Hyphen dichotom, der Aufbau ist daher ziemlich regelmäßig. Die Hyphen sind hier verhältnismäßig zart und wachsen offenbar nur so stark, als es durch die Teilung der Algenzellen notwendig gemacht wird.

In älteren Thallusteilen entwickelt sich der Pilz reichlicher, die Dichotomien treten hinter mehr strangförmigem Wachstum zurück.

Was diese Form für unser Thema interessant macht, ist die eigentümliche und charakteristische Art der Verbindung zwischen Pilz und Alge. Die Appressorien liegen den Algenprotoplasten unmittelbar an, es besteht also in dieser Hinsicht kein grundsätzlicher Unterschied gegenüber Haustorien. Ganz verschieden ist jedoch das weitere Verhalten: von echten Haustorien befallene Zellen gehen zugrunde (abgesehen von den in der Einleitung erwähnten *Lecidea*-Arten!); das Haustorium selbst besitzt nur eine sehr beschränkte Entwicklungsmöglichkeit und stirbt nach Ausübung seiner Funktion ebenfalls ab. Bei *Synalissa* — und soweit aus der Schilderung BORNET's und FORSSELL's zu entnehmen ist auch bei verwandten Formen —, werden die Appressorien nicht geschädigt; die Appressorien sind dauernd wachstumsfähig, worauf ja der charakteristische Aufbau des Lagers beruht: der Pilz „läßt die Alge nicht aus" [1]). Am ähnlichsten scheinen sich die von HEDLUND (1892) untersuchten *Catillaria*-(*Micarea*-)Arten zu verhalten.

Im folgenden sei eine kurze vorläufige Beschreibung der Art gegeben, soweit dies an dem unvollkommenen Material möglich ist. Daß es sich um eine neue Form handelt, ergibt sich aus der violetten Hüllenfärbung. Die Einreihung unter die Pyrenopsidaceen ist selbstverständlich, weniger jedoch die Einstellung in eine bestimmte Gattung. Bisher sind von den *Gloeocapsa*-führenden Typen nur solche mit roten, braunen oder farblosen Hüllen bekannt geworden [2]). Die Neugründung einer Gattung bloß auf Grund der Hüllenfärbung und ohne Kenntnis der Fortpflanzungsorgane ist jedenfalls untunlich. Ich stelle die Form daher nach den allgemeinen Thallusmerkmalen zu *Synalissa* als:

Synalissa violacea n. sp., diagn. ad interim.

(Junge?) Lager zwergig-strauchartig oder koralloid, im feuchten Zustand gallertig-knorpelig, bis 1 cm hoch, fast schwarz. Gonidien von *Gloeocapsa alpina* NÄG. gebildet: Zellen mit weiten, blasigen,

[1]) Dies gilt freilich nur unter den im Freien beobachteten Umständen; unter anderen Bedingungen, vor allem bei entsprechender Kultur, kann sich die Alge durch lebhafte Zellteilung höchstwahrscheinlich „befreien".

[2]) ZAHLBRUCKNER bezeichnet in seiner Flechtenbearbeitung (ENGLER-PRANTL, 1926) einem alten Gebrauch folgend, die *Gloeocapsa*-Arten mit braunen und gelben Hüllen als Gattung *Xanthocapsa*; diese Gattung ist längst aufgelassen. Auf p. 154 Z. 1 ist offenbar ein Druckfehler unterlaufen: es muß statt „*Gloeocapsa*-Gonidien" heißen „Chroococcaceen-Gonidien".

ineinander geschachtelten Membranhüllen, die im Innern des Thallus zu einer fast homogenen, farblosen Gallerte zusammenfließen, in den äußeren, dem Licht exponierten Teilen fester und violett gefärbt sind [1]). Durchmesser der Zellen ohne Hülle (= Protoplasten) 4,5—9,5 μ, meist 8—9 μ, blaugrün. Hyphen zart, farblos, durch leicht kopfige Appressorien mit den Gonidien in Verbindung stehend, in den peripheren Thallusteilen meist dichotom, in den inneren Teilen mehr regellos verzweigt, immer sehr locker angeordnet und an Masse hinter der Membransubstanz der Alge stark zurücktretend. Rhizinen nicht beobachtet; Fortpflanzungsorgane unbekannt. — Auf feuchten Kalkfelsen in der Garnitzenklamm bei Hermagor (Kärnten). — Vgl. den Zusatz S. 409.

II. Das Verhalten der Haustorien von *Lempholemma* (*Physma*).

Freilandbeobachtungen.

Lempholemma (*Physma*) *chalazanum* und die nahe verwandte *Arnoldia minutula* sind die beiden klassischen Objekte, an welchen Bornet (1873) die Haustorien richtig erkannte [2]). Beide Formen gehören zu den Collemaceen, also zu jener Gruppe primitiver Gallertflechten, deren Gonidien von der Blaualge *Nostoc* gebildet werden. Abgesehen von einigen Typen, die eine paraplektenchymatische Rinde besitzen, handelt es sich bei diesen Formen im wesentlichen um ein *Nostoc*-Lager, in dem Pilzfäden wachsen. Ein gewisser, wenn auch stark zurücktretenden formativer Einfluß des Pilzes ist wie bei *Synalissa* erkennbar, indem die Lager oft deutlich blattartig oder schuppig wachsen, was bei freilebenden *Nostoc*-Arten niemals der Fall ist.

Bornet's Beschreibung ist kurz, aber treffend. Von den den Text begleitenden ausgezeichneten Bildern sind die auf *Lempholemma* bezüglichen in alle allgemeinen Darstellungen aufgenommen worden. Nach der Schilderung Bornet's legen sich Hyphenäste an einige (nicht alle) im normalen Fadenverband stehende Algenzellen an, die daraufhin anschwellen und eine feste Membran bilden Gleichzeitig dringt das Hyphenende als Haustorium in die Protoplasten ein und bringt sie schließlich unter Entfärbung zum Absterben. Da nur wenige *Nostoc*-Zellen befallen werden, bleibt das allgemeine Gleichgewicht im Thallus gewahrt.

---

[1]) Im Leben! Nicht zu verwechseln mit dem Farbenumschlag der roten Hüllen anderer Formen bei Zusatz von KOH.

[2]) Die Bildungen waren schon früher bekannt, wurden aber in Unkenntnis der Doppelnatur der Flechten falsch gedeutet.

Seither wurde ein einziges ähnliches Objekt, *Lempholemma* (*Physma*) *cyathodes* von MAMELI (1920) kurz untersucht. Nach den wenig eingehenden Angaben verläuft die Entwicklung der Haustorien anscheinend gleich. Daß bei dieser Art nicht wie bei BORNET's (und meinen) Formen im Fadenverband befindliche, sondern isolierte Zellen befallen werden sollen, erklärt sich wohl durch Schädigung des Thallus vor der Untersuchung oder durch unsanfte Präparation, die gerade bei Collemaceen oft katastrophale Folgen hat. Die einzige Abbildung (Taf. 20 Fig. 12) läßt derartiges ahnen.

Ich untersuchte zwei Arten von verschiedenen Standorten: 1. *Lempholemma chalazanum* aus der Umgebung von Neumarkt (Steiermark), Lunz (Niederösterreich) und Wien, 2. *Lempholemma fasciculare* (= *Physma polyanthes*) aus der Umgebung von Mauthen (Kärnten) und Lunz. Im folgenden werden hauptsächlich die Verhältnisse bei *Lempholemma chalazanum* geschildert, da sich die andere Art im wesentlichen übereinstimmend verhält.

Zunächst sei der allgemeine Thallusbau kurz besprochen, da die Bestimmung wohl nicht eindeutig ist, um so mehr, als die üblichen Diagnosen der Flechtensystematiker sehr dürftig sind und modernen Ansprüchen nicht genügen [1]). Bei der Durchsicht von Herbarexemplaren zeigt sich zudem, daß verschiedene Formen unter dem gleichen Namen oder als Synonyme ausgegeben werden.

Der Bau der Apothezien stimmt mit der Diagnose gut überein, seine Schilderung kann hier also übergangen werden. Der Thallus bildet im feuchten Zustand ausgebreitete gallertige bis knorpelige Massen von mehreren Zentimeter im Durchmesser und von tief dunkelgrüner Farbe und setzt sich aus vielfach und regellos zerteilten, mehr oder weniger aufrechten Lappen zusammen. Die einzelnen Lappen sind namentlich in der Mitte des Thallus dicht aneinandergepreßt, so daß man nur ihre oberen Enden sieht; der Thallus erhält dadurch — je nach dem Grad der Zerteilung — ein grob- oder feinkörniges Aussehen. Eine „schmierige Kruste" (vgl. MIGULA, p. 413) habe ich nie beobachtet. Die Lager wachsen auf und zwischen Moosen an mäßig feuchten, oft steilen Kalk- und Schieferfelsen (Fig. 4) oder auf Erde am Rand von Wegen.

Das mikroskopische Bild (Fig. 5) zeigt den bekannten Aufbau unberindeter Collemaceen: ein *Nostoc*-Lager, also mehr oder weniger lange, verschlungene Fäden mit „tonnenförmigen" Zellen (durch den Turgordruck und die gegenseitige Pressung benachbarter Zellen

[1]) Eine seltene Ausnahme bilden etwa die Collemaceenbeschreibungen von HUE.

hervorgerufene Zwangsform), die in gemeinsamer, durch Quellung der Membranen entstandener Gallerte liegen. An der Peripherie des Lagers sind die von jedem Fadenstück gelieferten Membranzylinder, die sog. Scheiden, erhalten und besonders an der belichteten Oberseite (im Bild oben) gelb bis braun gefärbt, im Innern fließen sie zu einer fast homogenen und farblosen Schleimmasse zusammen. Dies sind die gleichen Erscheinungen, die bereits bei *Synalissa* geschildert wurden und die sich mutatis mutandis bei allen ähnlichen Blaualgen finden.

Fig. 4. *Lempholemma chalazanum*, Lager über Moosen an einer fast senkrechten Felswand. Photo, etwas unter Lebensgröße.

Wie es für die Gattung charakteristisch ist, sind einzelne Zellen der Fäden als sog. Heterocysten ausgebildet, die durch ihre dicke, feste Membran und den infolge von Reduktion der Assimilationspigmente gelben bis farblosen Inhalt auffallen. Die gewöhnlichen vegetativen Zellen sind matt bis lebhaft blaugrün gefärbt und lassen die Differenzierung in Chromatoplasma und Centroplasma deutlich erkennen. Ihre Breite beträgt meist 5,5—5,8 μ,

selten bis 6 μ (in Kulturen auch bis 6,5 μ); die Zellen an den Fadenenden sind oft etwas schmäler, wodurch „verjüngte Enden" entstehen [1]). Geformte Assimilate und Reservestoffe fehlen im allgemeinen oder sind nur spärlich und unansehnlich entwickelt. Sind überhaupt Ectoplasten (= Cyanophycinkörnchen) vorhanden, so sind sie klein und liegen in der innersten Schicht des Chromatoplasmas, umgeben also hohlkugelig das Centroplasma (Fig. 6—9); nur sehr selten werden sie groß und auffallend (Fig. 6c). Noch seltener findet man in den Zellen die auf Fig. 8i dargestellten glänzenden Tropfen (= „Volutinkörper" oder „Zentralkörner"). Sowohl Ectoplasten wie Volutinkörper gehören zu den gewöhnlichen Inhaltsbestandteilen der freilebenden *Nostoc*-Arten (vgl. im übrigen die 3. Mitteilung).

Diese eingehende, in Flechtendiagnosen nicht gebräuchliche Beschreibung der Algenkomponente erweist ihren Sinn bei einem Vergleich mit *Lempholemma fasciculare* [2]). Die *Nostoc*-Alge ist hier deutlich verschieden gebaut. Die Breite der Zellen beträgt meist nur 4—5 μ, in Kulturen nimmt sie manchmal bis gegen 6 μ zu. Die Differenzierung in Chromato- und Centroplasma ist deutlich; Ectoplasten werden, wenn sie überhaupt auftreten, nicht in der inneren, sondern in der äußeren Schicht des Chromatoplasmas, also in bezug auf den gesamten Protoplasten ganz peripher gebildet (Fig. 10). Der Farbenton ist nie ein ausgesprochenes Blaugrün, sondern ein „schmutziges" Graugrün oder stumpfes Gelbgrün bis Olivengrün. Die Unterschiede in der Färbung der beiden Arten drücken sich auch bei Konservierung in Formol aus: während die Zellen von *Lempholemma chalazanum* intensiv blau werden, nehmen die von *Lempholemma fasciculare* nur einen sehr blassen blaugrauen Ton an; erstere führen also offenbar weit mehr Phycocyane [3]).

Die relativ zarten Pilzhyphen durchziehen in großen Abständen die Gallerte, sind im allgemeinen regellos, an der Peripherie des

[1]) Die *Nostoc*-Art in Collemaceen wird meist mit *Nostoc sphaericum* (= *lichenoides*) identifiziert. Dies ist gewiß nur cum grano salis zu nehmen und wurde in keinem Fall erwiesen. Bei *Lempholemma chalazanum* sind z. B. die Zellen größer als bei dieser Art. Die Verjüngung der Fadenenden gilt meist als besonderes Merkmal von *Nostoc sphaeroides*; sie tritt jedoch bei allen von mir daraufhin untersuchten Arten mehr oder weniger ausgeprägt auf. — BORNET (1874) identifizierte die Alge von *Collema pulposum* mit *Nostoc commune*.

[2]) Und anderen Collemaceen, worauf hier nicht eingegangen werden kann.

[3]) Das Verhalten bleibt in Kulturen unter gleichen Bedingungen bei lebhaftem Wachstum (bisher 10 Wochen lang) erhalten, es handelt sich also zweifellos um konstante Verhältnisse.

Thallus mehr oder weniger deutlich radial angeordnet (Fig. 5). Einzelne, morphologisch zunächst nicht auffallende Seitenäste legen sich an Zellen der *Nostoc*-Fäden an und bilden Haustorien. Von der Häufigkeit der Haustorien am natürlichen Standort gibt Fig. 5 eine Vorstellung. Die meisten tätigen Haustorien finden sich in den äußeren Lagerteilen, während im Innern fast nur tote befallene Zellen mit abgestorbenen Haustorien vorhanden sind. Beide von mir untersuchte Arten verhalten sich in dieser Hinsicht und in der durchschnittlichen Häufigkeit der Haustorien gleich [1]).

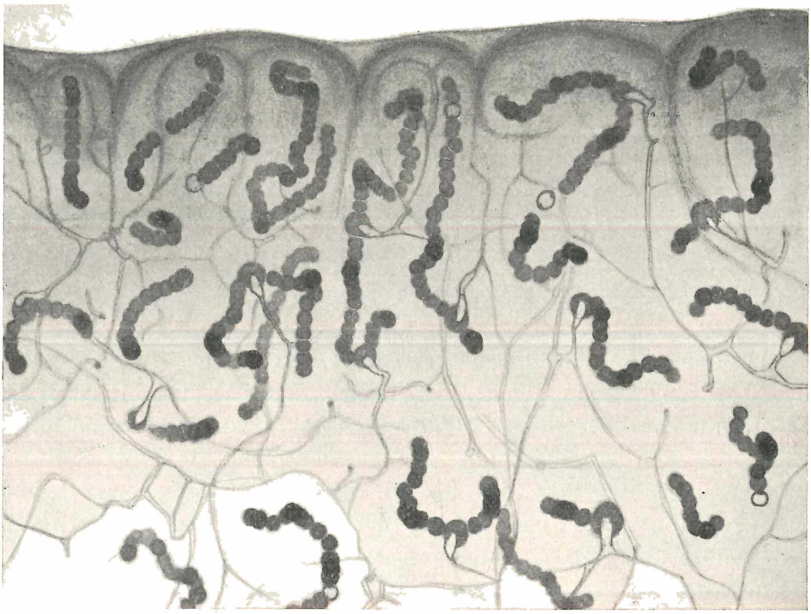

Fig. 5. *Lempholemma chalazanum*, Vertikalschnitt durch den oberen Lagerrand; Übersichtsbild.

Wachstum, Tätigkeit und Wirkung der Haustorien auf die befallenen Zellen seien nun im einzelnen geschildert (Fig. 6—8).

Das Anlegen eines jungen Haustoriums an eine Algenzelle ist mit einer Abplattung und Verbreiterung seines Endes verbunden (Fig. 6 a, b). Auf diesem ersten Stadium unterscheidet sich die befallene Zelle in keiner Weise von anderen vegetativen Zellen,

[1]) Eine wesentlich größere Anzahl und auch morphologisch etwas abweichende Haustorien besitzt *Lempholemma botryosum* (?), deren Verhältnisse in einer späteren Mitteilung beschrieben werden sollen.

sie besitzt also die gleiche Größe, Färbung und den gleichen Inhalt; sie kann sich in Ruhe oder in irgendeinem Stadium der Teilung befinden. Der Befall erfolgt also vollkommen unabhängig vom physiologischen Zustand der Zelle, sofern die Zelle nur überhaupt gesund und lebensfrisch ist. Zellen, die geschrumpft oder gar tot sind — was in einzelnen Thallusteilen an Freilandmaterial gelegentlich vorkommt — oder Zellen, die sich in der einem Absterbevorgang gleichkommenden Umbildung zu Heterocysten befinden, werden niemals befallen.

Die erste wahrnehmbare Reaktion der befallenen Zelle besteht meist in der Ausscheidung einer zunächst sehr dünnen Membran, die an das angepreßte Haustoriumende ansetzt; sie ist infolge ihrer Zartheit nur an dieser Stelle, wo sie vom Algenprotoplasten abgehoben ist, erkennbar (Fig. 6b). Nach der Bildung der Membrananlage, manchmal auch etwas früher oder erst später, beginnt sich die befallene Zelle zu vergrößern. Immer ist die Vergrößerung bereits zu Beginn des nun folgenden Eindringens des Haustoriums in den Protoplasten zu erkennen. Zu diesem Zeitpunkt erfolgt im Haustorium Abgliederung durch eine Querwand (Fig. 6c, d).

Die weitere Entwicklung ist durch eine Vergrößerung der befallenen Zelle, durch eine beträchtliche Verdickung ihrer Wand und durch energisches Wachstum des Haustoriums charakterisiert (Fig. 6e—g, 7a). Das Haustorium nimmt dabei eine sehr bezeichnende, von gewöhnlichen Hyphenenden niemals erreichte Gestalt an: das in den Protoplasten eindringende Ende ist abgerundet-kegelig, an der ursprünglichen Perforationsstelle bildet sich eine deutliche Auftreibung aus, mit der die verdickte Membran der befallenen Zelle mittels einer mehr oder weniger breiten Anlagerungszone verwächst (Fig. 6—9). Die Zellvergrößerung kann dabei beträchtliche Werte erreichen, in extremen Fällen beträgt der Durchmesser mehr als das doppelte gewöhnlicher vegetativer Zellen [1]).

Die voll ausgebildete, verdickte Membran ist stark lichtbrechend und wie Druckversuche zeigen, im Verhältnis zu den normalen Gallertscheiden sehr fest. Sie entspricht jedoch diesen prinzipiell vollkommen und stellt nichts anderes dar als eine Verdichtung der sonst als Gallerte gebildeten Membransubstanz. Wie diese besteht

[1]) In Wirklichkeit ist die Vergrößerung des Volumens nicht so bedeutend wie sie zunächst scheint, da das in die Zelle eingedrungene Haustorium selbst einen beträchtlichen Raum beansprucht.

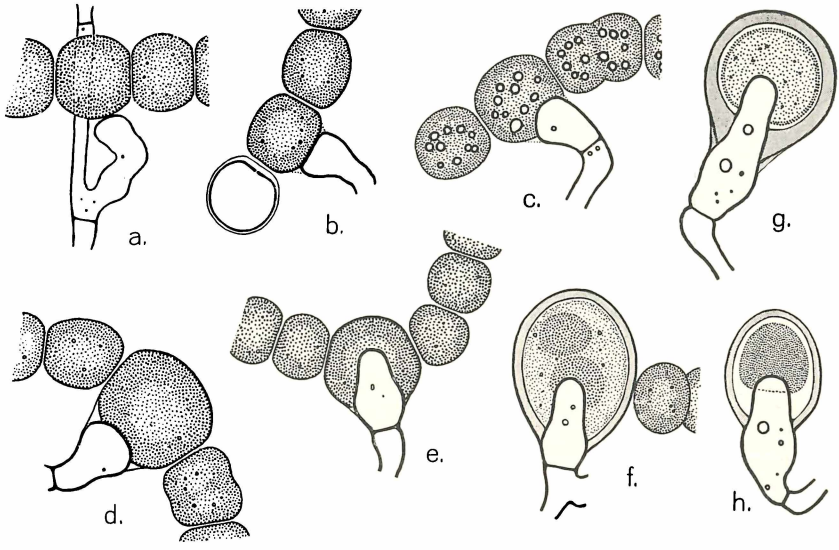

Fig. 6. *Lempholemma chalazanum,* Detailbilder aus Freilandmaterial. Entwicklung der Haustorien und normaler Ablauf des Befalls: a, b junge Haustorien vor dem Eindringen (in b unten eine Heterocyste), c, d während des Eindringens; e vollentwickeltes Haustorium, Plasma der befallenen Zelle noch unbeschädigt; f—h Stadien des Absterbens der befallenen Protoplasten.

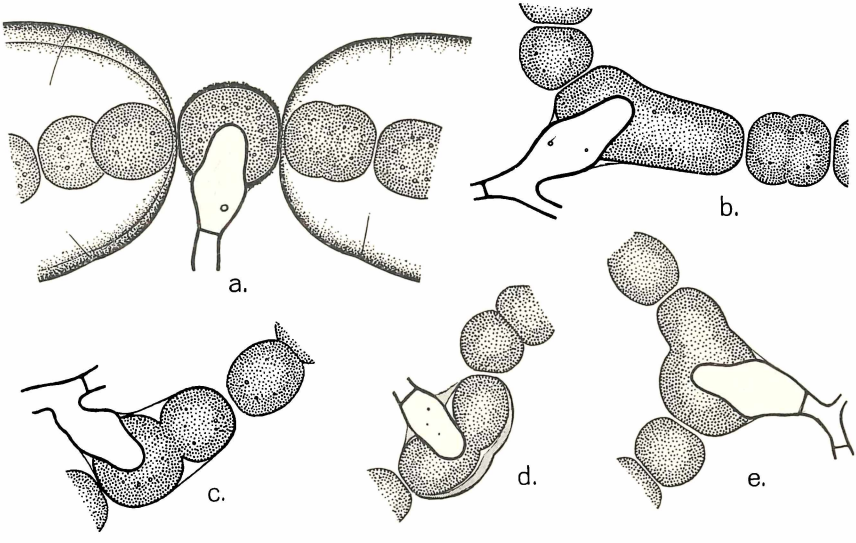

Fig. 7. *Lempholemma chalazanum,* Detailbilder aus Freilandmaterial: a befallene Zelle mit vollentwickeltem Haustorium aus einem peripheren Lagerteil; b—e Wirkung des Befalls auf in Teilung befindliche Zellen.

sie aus Pektinen und enthält im Gegensatz zu den Heterocysten keine Cellulose [1]). Das gleiche ist der Fall bei den engen und festen Membranen der Dauerzellen, mit welchen die Hüllen der befallenen Zellen ja die größte Ähnlichkeit besitzen [2]). Daß die auf den ersten Blick hin ziemlich abweichende Hülle der befallenen Zellen den weicheren und weiteren Gallerthüllen der vegetativen Zellen homolog ist und keine durch den Pilz erzeugte „Neubildung" darstellt, drückt sich eindeutig in den äußeren Thallusteilen aus, wo die Gallerthüllen der Fäden nicht völlig zerfließen und zudem durch ihre Braunfärbung distinkt hervortreten: wo sich im Fadenverlauf eine befallene Zelle befindet, ist die zylindrische Hülle unterbrochen (Fig. 7a, 9g) und an ihre Stelle tritt die Eigenmembran, die hier bezeichnenderweise dunkelbraun gefärbt ist [3]). In den inneren Lagerteilen ist die Gallerte und auch die Membran der befallenen Zellen farblos. Lehrreich ist auch das Verhalten bei mißglückten Infektionen (Fig. 8f): die — im dargestellten Fall geteilte — Zelle erzeugt unter der unvollkommenen Reizwirkung des Haustoriums eine Mittelbildung zwischen den „normalen" weiten Hüllen und den typischen engen Hüllen befallener Zellen. Die im Bild sichtbare r a u h e Oberflächenbeschaffenheit tritt an den peripheren befallenen Zellen allgemein auf (Fig. 7a) und hängt mit der fehlenden Verquellung der ausgeschiedenen Membransubstanz zusammen. Auch viele Dauerzellen besitzen eine leicht höckerig oder warzig skulpturierte Membran (sog. Dauerzellen mit „rauher Außenschicht" der Systematiker).

Die Membran ist meistens, vor allem in jüngeren Stadien, an den Polen, also an den Berührungsstellen mit den Nachbarzellen dünner als an den Seiten ausgebildet und besitzt hier Poren, durch welche sich das Plasma bei Druck auf das Deckglas a u s p r e s s e n läßt (Fig. 8k). Diese Poren entsprechen den Tüpfelkanälen, die bei allen Blaualgen aus der Gruppe der Hormogonalen vorhanden

---

[1]) Ich erhielt weder mit Chlorzinkjod noch mit Jod und H_2SO_4 auch nur eine Andeutung einer positiven Reaktion, im Gegensatz zu den in den gleichen Präparaten befindlichen Heterocysten. Dieser Befund ist deshalb auffallend, weil SCHWENDENER und BORNET in den Membranen der befallenen Zellen Cellulose fanden. Doch ist diese Differenz nicht schwerwiegend, da der Cellulosegehalt der Membranen und auch der Gallerten bei Blaualgen ganz allgemein stark schwanken kann.

[2]) Bildung von Dauerzellen wurde in den Collemaceen-Thalli niemals beobachtet, obwohl sie bei freilebenden *Nostoc*-Arten sehr häufig eintritt.

[3]) Genau so wird die Gallertscheide durch Heterocysten unterbrochen (Fig. 8f oben).

sind und die von Plasmodesmen durchsetzt werden. Sie lassen sich allerdings in der Regel nur an Formen mit dicken Membranen (z. B. bei *Stigonema*-Arten) oder an den Querwänden der Heterocysten direkt nachweisen.

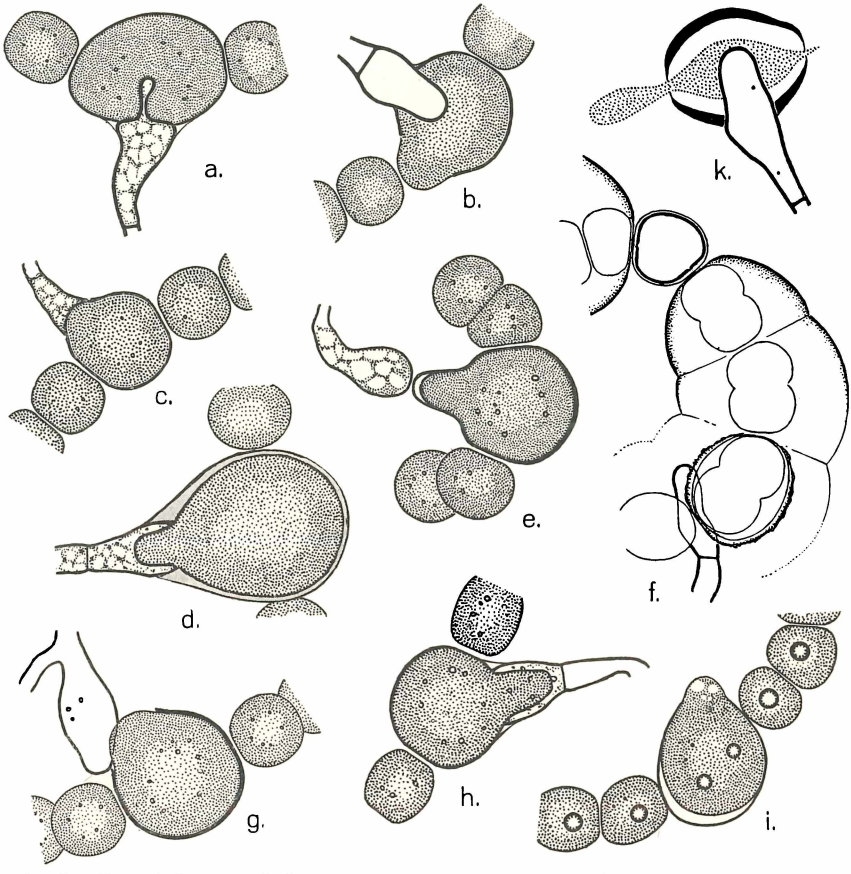

Fig. 8. *Lempholemma chalazanum,* Detailbilder aus Freilandmaterial: a—i verschiedene Abwehrreaktionen befallener Zellen; k durch Druck ausgepreßter Protoplast einer befallenen Zelle; f ein Fadenstück aus einem peripheren Lagerteil (im Bild oben eine Heterocyste).

Äußerlich etwas abweichende Bilder stellen sich dann ein, wenn in Teilung begriffene Zellen befallen werden (Fig. 7 b—e). In der Regel vergrößert sich die mit dem Haustorium in unmittelbarer Berührung stehende Zellhälfte stärker als die andere. Die Membranhülle wird entsprechend der Einschnürung des Protoplasten zweiteilig ausgebildet (Fig. 7 d). Die Weiterführung der Teilung

unterbleibt in allen Fällen; die Haustorium-freie Hälfte wird auch nicht etwa abgeschnürt, vielmehr verhalten sich die Zellhälften als Einheit[1]).

Während der Entwicklung des Haustoriums bis zu seiner maximalen Ausbildung bleiben die Zellen lebend. Im Zellinhalt gehen zunächst keine krankhaften Veränderungen vor sich. Nur zwei Unterschiede gegenüber normalen vegetativen Zellen sind oft vorhanden: die befallenen Zellen sind meist etwas blasser gefärbt und führen weniger, oft auch kleinere Ectoplasten (Fig. 10b)[2]). Die blassere Färbung beruht wohl nur auf der „Verdünnung" der von Anfang an vorhandenen Pigmentmenge, die beim Wachstum nicht vermehrt wird. Die geringere Ectoplastenspeicherung ist dagegen ein spontaner Ausdruck geänderter Stoffwechselvorgänge.

Nach Erreichung der eben geschilderten Zustände erfolgt nun Zerstörung des Protoplasten in einer so überwiegenden Anzahl von Fällen, daß dieses Verhalten als das normale bezeichnet werden muß. Die ersten Anzeichen einer beginnenden Schädigung machen sich in einer Entmischung des Cytoplasmas bemerkbar, die zunächst durch das Austreten des blauen Phycocyans aus dem Chromatoplasma auffallend ist. Im einzelnen zeigt sich diese Entmischung unter etwas verschiedenen Bildern: bald treten zahlreiche kleine, bald wenige große (Fig. 6f) blaugefärbte Vakuolen auf, manchmal bildet sich ein peripherer blau gefärbter Saum aus (Fig. 6g). Die zurückbleibende Grundmasse läßt die Differenzierung in Chromato- und Centroplasma nicht mehr erkennen und ist schmutzig-gelbgrün gefärbt[3]). Es erfolgt also eine Scheidung von Phycocyan einerseits, Chlorophyll und Karotinen andererseits. Später beginnt der Protoplast allmählich zu schrumpfen (Fig. 6g)[4]) und wird bald nahezu homogen (Fig. 6h). Anfangs ist er infolge der Konzentration der Farbstoffe auf ein kleineres Volumen ziemlich dunkel gefärbt, schließlich verblaßt er vollkommen. Das Ende der Entwicklung besteht darin, daß das Haustorium von einer farblosen, etwas „glasigen" Plasmakappe umgeben in der leeren Membran

[1]) Bei unvollkommener Infektion kann sich jedoch, wenn das Haustorium nicht eindringt, die intakt gebliebene Zelle innerhalb der Hülle teilen (Fig. 8f).

[2]) Doch kommt auch das umgekehrte Verhalten vor (Fig. 8e). Über dieses verschiedene Verhalten vergleiche die 3. Mitteilung.

[3]) Ähnliche Erscheinungen kann man bei fast allen Blaualgen durch Abtöten erzielen.

[4]) Als Vorlage dieser Figur diente zufällig eine wenig vergrößerte Zelle. Die geringere Größe beruht also nicht etwa auf einer Verkleinerung der Hülle; ihr Durchmesser bleibt auch bei Schrumpfung des Plasmas immer unverändert.

steckt und schließlich selbst abstirbt. In alten Thallusteilen sind diese Endstadien meist in großer Zahl zu finden.

In ganz gleicher Weise spielt sich der Befall der Zellen bei *Lempholemma fasciculare* ab. Den Höhepunkt der Entwicklung der Haustorien stellt Fig. 10 dar. Man sieht, daß die Haustorien dieser Art etwas plumpere und unregelmäßigere Formen besitzen, und daß die Auftreibung an der Perforationsstelle wenig oder gar nicht ausgeprägt ist.

Die bisher beschriebenen Tatsachen stimmen somit in allen wesentlichen Punkten mit den Beobachtungen BORNET's überein: der Pilz verhält sich wie ein Parasit, dem die Alge, wie es scheint, ausgeliefert ist. Auffallend ist jedoch die sehr energische Reaktion der befallenen Zelle. Bereits bei aufmerksamer Beobachtung des normalen Ablaufs drängt sich der Gedanke auf, daß die Alge ihrerseits dem eindringenden Haustorium einen beträchtlichen Widerstand entgegensetzt, daß sich also ein regelrechter Kampf abspielt. Diese Sachlage machen noch viel deutlicher die folgenden, seltener zu beobachtenden Vorgänge, die man aber bei aufmerksamer Durchmusterung eines größeren Materials unschwer auffinden kann.

Auffallend sind zunächst befallene Zellen, bei welchen der innerhalb des Protoplasten befindliche Teil des Haustoriums zusammengedrückt ist (Fig. 8a). Die Membran des Endteils kann unter Umständen auch vollkommen kollabieren. Andere Zellen lassen erkennen, daß der Protoplast gegen das Haustorium zu eine Vorwölbung getrieben hat (c), die in extremen Fällen in das Haustorium selbst hineinwächst und dieses wie einen Fingerling umstülpt (d, h). Wieder in anderen Fällen sieht man Vorstülpungen, die mit dem Haustorium nicht in näherem Kontakt stehen (e, g) oder in deren engerer Nähe überhaupt kein Haustorium vorhanden ist (i). Die in Fig. f dargestellte Situation wurde schon erwähnt: hier liegt neben (im dargestellten Fall unterhalb) der Zelle ein Haustorium. Schließlich kommt es vor, daß eine Zelle ohne Richtungsbeziehung zum Haustorium eine Ausstülpung treibt (b). Die nähere Analyse ergibt folgendes.

Im Fall 8e ist das Haustorium, wie seine Gestalt zeigt, in die Zelle noch nicht eingedrungen gewesen. Schon in den ersten Stadien des Befalles reagierte diese durch Austreiben, wodurch das Haustorium abgedrängt wurde. Das normalerweise durchsichtige, fast homogene und vakuolenfreie Plasma des Haustoriums ist vakuolisiert, die Wabenwände sind stark lichtbrechend und „glasig".

Diese Erscheinung stimmt ganz überein mit den Entmischungsvorgängen etwa in jungen *Tradescantia*-Haaren (oder in anderen meristematischen Zellen), die man bei Druck auf das Deckglas leicht erzeugen kann. Der Angriff hat also hier mit einer Schädigung des Haustoriums, die schließlich zum Absterben führt, geendigt. In den Fällen 8 d und h war bereits Verwachsung der Zellmembran mit den Haustorien eingetreten. Der Scheitel des Haustoriums wurde durch den wachsenden Algenprotoplasten eingedellt. Wie weit das Haustoriumende tatsächlich eingedrungen war, läßt sich nicht sicher entscheiden, doch spricht die ganze Konstellation eindeutig dafür, daß ein Eindringen überhaupt stattgefunden hat; derartige Zellvergrößerungen und Membranverdickungen entlang einer breiten Verwachsungszone (Fig. d) sind Merkmale eines vorgerückten Stadiums des Eindringens; auch die Querwandbildung erfolgt erst während des Eindringens. Das Plasma des Haustoriums ist auch hier in der geschilderten Weise geschädigt. 8 g zeigt, daß die Membran der befallenen Zelle an der Seite, wo sich das Haustorium befindet, fehlt. Sie wurde bei der Bildung der Vorwölbung wie bei einem Keimungsvorgang durchbrochen. Da die charakteristische aufgetriebene Form des Haustoriums nur auf späteren Stadien des Eindringens gebildet wird und an freien Hyphenenden niemals zu beobachten ist, ist anzunehmen, daß das Haustorium ursprünglich in der Zelle steckte und nachträglich von ihr herausbefördert wurde. In der gleichen Weise ist 8 i und vielleicht auch 8 f zu deuten; allerdings zeigt das Haustorium in diesem Fall keine typische Ausbildung, so daß es möglich ist, daß es nur in äußerlichen Kontakt mit der Algenzelle, nicht aber in ihr entstanden ist (dafür würde auch die abgelaufene Zellteilung sprechen). In 8 i ist die Bildung von Vakuolen, die in normalen Protoplasten niemals auftreten, bemerkenswert; die Infektion ist hier also an dem Protoplasten nicht ganz spurlos vorübergegangen. 8 c ist wohl so zu deuten, daß in den ersten Stadien der Verwachsung von Haustorium und Algenzelle ein kräftiges Wachstum letzterer eingesetzt hat. In 8 a ist die Einwirkung der Algenzelle auf das Haustorium unmittelbar ersichtlich. In 8 b hat sich die Algenzelle „geirrt" und die Vorstülpung nach der „falschen" Seite getrieben; das Haustorium selbst ist ganz gesund.

Dies ist ein kleiner Teil der beobachteten Abweichungen vom normalen Verhalten; alle weiteren Einzelfälle lassen sich jedoch in die geschilderten Typen einreihen. Daß es sich um eine bis zu einem gewissen Grad erfolgreiche Abwehr der befallenen Algenzelle

handelt, ist deutlich. Eine Entscheidung darüber zu versuchen, ob solche mißglückte Infektionen auf einer Schwächung des Haustoriums oder auf einer gesteigerten Widerstandsfähigkeit der Algenzelle beruhen, wäre ein Streit um Worte. Sicher ist jedoch bereits nach diesen Beobachtungen, daß die Algenzelle selbst sehr aktiv in den Verlauf der Infektion eingreifen kann. Eine spontane „Untüchtigkeit" des Haustoriums allein kann die Tatsachen nicht erklären. Noch deutlicher ergibt sich dies aus den Kulturversuchen.

Vorläufig erhebt sich die Frage, ob ein tatsächlicher „Erfolg" für die Algenzelle in den beschriebenen Fällen vorhanden ist, d. h. ob sie nach der Abwehr des Haustoriums weiter entwicklungsfähig ist. An dem von mir untersuchten Freilandmaterial war dies nicht zu beobachten, obwohl Teilungen der befallenen Zellen auch noch auf späteren Stadien an den Membranresten und an der Größe zu erkennen hätten sein müssen [1]). Tatsächlich gehen die Zellen, die sich des Haustoriums entledigt haben, zugrunde, der Protoplast schrumpft und entfärbt sich schließlich. Da er jedoch auf den in Fig. 8 dargestellten Stadien noch völlig lebensfrisch aussieht, also wohl die Möglichkeit einer Weiterentwicklung besitzt, können nur die im Freiland herrschenden, selten optimalen Außenbedingungen der Grund dafür sein, daß die Hemmung, welche der vorübergehende Befall bewirkt, nicht überwunden wird. Daß diese Vermutung tatsächlich zutrifft, zeigen die

Kulturversuche.

Die Kulturen wurden am 2. September in der Biologischen Station Lunz begonnen [2]) und werden zur Zeit (Ende Oktober) noch fortgeführt. Als Medien dienten Erdlösung, alkalische 0,05 proz. Knop-Lösung, 1,5 proz. und 3 proz. Agar mit Erdlösung und alkalischer Knop-Lösung. Das Rohmaterial (ganze Lager mit Moos und Erde) wurde in Petri-Schalen aufbewahrt und von Zeit zu Zeit mit destilliertem Wasser befeuchtet. Zur Impfung wurden teils größere, möglichst rein gewaschene Thallusstücke, teils dünne mit dem Rasiermesser hergestellte Schnitte durch den Thallus verwendet. Die Aufstellung erfolgte an einem Nordfenster bei Zimmertemperatur.

Ziemlich unverändert blieben die mit großen Thallusstücken angesetzten Kulturen in Flüssigkeit und auf Agar. Die Färbung der Algenzellen wurde intensiver und die Fäden erfuhren lebhafte

[1]) Die einzige Ausnahme bildet vielleicht 8f.

[2]) Die in Steiermark und Kärnten gesammelten Formen wurden bis dahin in einem kühlen Kulturraum von dem Laboranten der Anstalt, Herrn Karl Hermann am Leben erhalten, wofür ich ihm auch an dieser Stelle herzlich danke.

Teilungen, das allgemeine Gleichgewicht blieb jedoch im großen ganzen gleich, da sich auch die Pilzfäden weiter entwickelten. Es wurden also auch neue Haustorien gebildet. Ob die Zahl der befallenen Zellen geringer war, ließ sich nicht genau feststellen. Ein spontanes Auswandern der Algenfäden, also Hormogonienbildung oder unmittelbares Auswachsen, trat nicht ein.

Anders verhielten sich jedoch die stark zerteilten Thallusstücke, in vielen Fällen auch die Ränder größerer Thallusteile. In diesen Kulturen erfolgte eine starke Hemmung der Entwicklung des Pilzes, manchmal trat auch Absterben ein. Die Alge wuchs sehr lebhaft; sie bildete in den Flüssigkeitskulturen und auf den dünnflüssigeren Agarplatten zum Teil Hormogonien, der größte Teil der Fäden wuchs aus der gemeinsamen Gallerte direkt aus.

In den gut gedeihenden Kulturen mit Förderung der Alge war das Verhalten der befallenen Zellen sehr bemerkenswert. Bereits nach 4 Tagen zeigte sich, daß sich die Zellen stark vergrößern und sich auch auf späten Stadien des Befalls von den Haustorien freimachen können. Eine der häufigsten Formen, unter denen dies erfolgt, stellt Fig. 9a u. b dar: das Haustorium wird mechanisch aus der Zelle ausgepreßt. Fig. 9a zeigt den Beginn dieses Vorganges; man sieht deutlich zwischen der Oberfläche des Haustoriums und der Anlagerungsstelle der verdickten Membran der befallenen Zelle einen Zwischenraum, das Haustorium paßt in den Raum nicht mehr hinein. In Fig. 9b liegt das Haustorium bereits gänzlich außerhalb der Zelle. In diesen Fällen handelt es sich um gut entwickelte und gesunde, nicht um geschädigte und einfach „wegsterbende" Haustorien. Das gleiche gilt von dem auf Fig. 9c dargestellten Fall. Hier bleibt die Verwachsungsstelle zwischen Algenzelle und Haustorium erhalten, der Protoplast gleitet aber an der gegenüberliegenden Seite aus der Hülle heraus und entzieht sich so dem Haustorium. Dabei erfolgt eine mehr oder weniger starke Verschleimung der Membran, die gleichzeitig in ihre einzelnen Schichten aufblättert.

Bei Betrachtung dieser Bilder könnte man zunächst glauben, daß derartige Erscheinungen durch unsanfte Behandlung, etwa durch Druck auf das Deckglas, hervorgerufen werden. Dies ist jedoch ausgeschlossen: weder läßt sich die Verwachsungsstelle durch irgendeine Manipulation zerreißen, noch läßt sich das Haustorium willkürlich ausdrücken (wohl aber zerdrücken!). Auch die Anwendung quellender Reagentien hat keinen Erfolg. Es handelt sich also um autonome Wachstumsvorgänge. Beweisend sind

auch Fälle, als deren Beispiel Fig. 9d dienen kann. Der Protoplast hat hier vom Haustorium wegzugleiten begonnen, jedoch erfolglos, da das Haustorium im gleichen Maß nachwuchs. Man sieht ganz

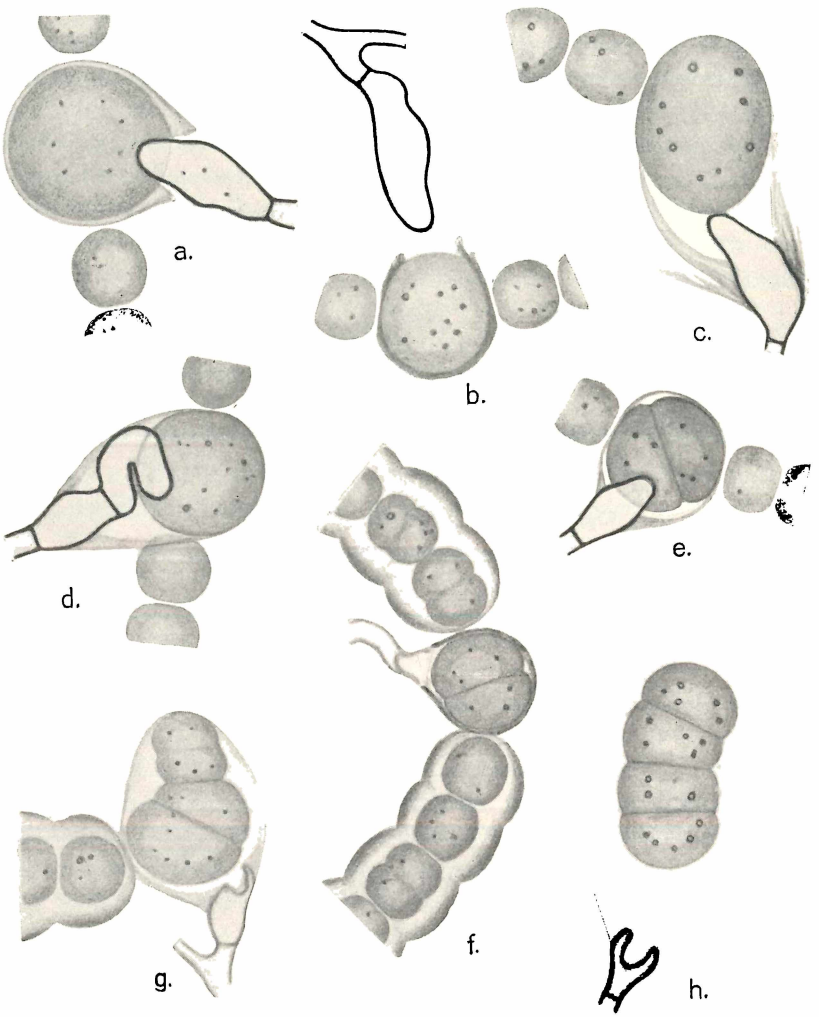

Fig. 9. *Lempholemma chalazanum*, Detailbilder aus 4 Tage (a—e) und 8 Tage (f—h) alten Kulturen: erfolgreiche Abwehrreaktionen und Teilungen befallener Zellen.

deutlich die Verwachsungsstelle mit der Membran, welche die Stelle des primären Eindringens in den Protoplasten markiert. Gleichzeitig mit dem Wegwandern des Protoplasten erfolgte ausgiebiges Wachstum des Haustoriums, das schließlich eine zweite Querwand

bildete (ungefähr dort, wo zu Anfang seine Spitze gelegen sein muß). In geringerem Maße dürfte auch das Fig. 9b dargestellte Haustorium nachgewachsen sein.

Auf Fig. 9e ist ein seltener zu beobachtender Fall dargestellt, wo trotz in der Zelle befindlichem Haustorium und — wie man an der nicht eingeschnürten Membran sieht — erst nach dem Eindringen eine Teilung des Protoplasten erfolgt ist.

Viel häufiger sind Teilungen auf späteren Stadien, nachdem sich die Zelle vom Haustorium befreit hat. Sie sind zahlreich in ca. 8 Tage alten Kulturen zu beobachten. Fig. 9f zeigt einen zweizelligen Keimling. Es ist ersichtlich, daß das Haustorium ursprünglich von einer Ausstülpung der Zelle eingedellt wurde (wie Fig. 8c, d, h); im dargestellten Fall ist es bereits tot. Das gleiche gilt von den auf Fig. 9g u. h abgebildeten Fällen: Fig. 9g zeigt einen vierzelligen, durch Stauchung etwas unregelmäßig ausgebildeten Keimling innerhalb der noch ziemlich intakten Hülle, Fig. 9h einen regelmäßiger ausgebildeten Keimling mit stark verschleimter Membran.

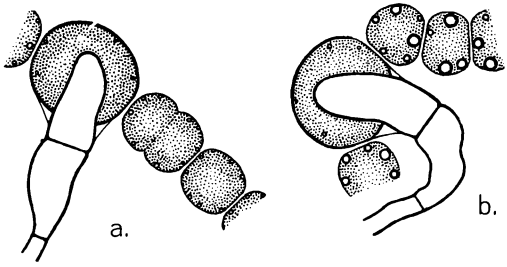

Fig. 10. *Lempholemma fasciculare,* Detailbilder aus Freilandmaterial: vollentwickelte Haustorien im Innern eines Lagers.

Solche Keimlinge sieht man in älteren Kulturen zu normalen Fäden auswachsen, wobei die Breite bis zum gewöhnlichen Maße sinkt. Da nicht sämtliche Zellen die eindringenden Haustorien zum Absterben bringen (was bei bestimmten Kulturbedingungen vielleicht zu erreichen wäre), bleibt die Flechte als solche trotz einzelner „Fluchtversuche" der Alge erhalten. Eine vollständige Loslösung der Alge beobachtete ich nur in Agarkulturen, in welchen reichliche Bakterienentwicklung erfolgte. Die Alge wächst dann unbekümmert weiter, während die offenbar empfindlicheren Pilzfäden absterben. Das Freiwerden der Alge beruht dann nicht auf ihrer gesteigerten Lebenstätigkeit, sondern auf dem Wegfall der Tätigkeit des Pilzes.

Die befallene Algenzelle besitzt somit die Möglichkeit, den Angriff gesunder Haustorien abzuwehren und sich ungeschwächt weiter zu entwickeln. Ansätze hierzu sind

oft in Freilandmaterial zu beobachten (Fig. 8), die tatsächliche Durchführung sah ich bisher nur in Kulturen, doch kann sie wohl auch im Freien gelegentlich vorkommen. Durch das Verhalten in der Kultur wird erst die normale Reaktion der Zellen auf den Befall verständlich: Zellvergrößerung und Membranbildung sind die Anfangsstadien der Abwehr, die im Freien meist erfolglos bleibt, unter bestimmten Bedingungen aber in der geschilderten Weise zu einer vollständigen Weiterentwicklung der Algenzelle führen kann.

Die Art, wie sich die Algenzelle des Haustoriums entledigt, ist im einzelnen verschieden. Folgende Fälle kommen vor:

1. Das Haustorium wird ausgedrükt.
2. Das Haustorium wird innerhalb der Zelle zum Absterben gebracht (Schrumpfung, Eindellung, Umstülpung).
3. Der Algenprotoplast gleitet vom Haustorium weg.

III. Die Inhaltskörper der in Flechten lebenden Blaualgen.

Bereits bei der Beschreibung von *Synalissa* und *Lempholemma* wurde erwähnt, daß die Blaualgenzellen im Vergleich zu freilebenden Formen verhältnismäßig wenig Inhaltskörper, vor allem Ectoplasten enthalten. Zacharias (1900) stellte die Tatsache bei *Peltigera canina* und *rufescens* und bei *Collema* fest. Ich selbst untersuchte mit dem gleichen Ergebnis außer *Synalissa violacea* und den beiden erwähnten *Lempholemma*-Arten noch *Lempholemma botryosum* (?), *Leptogium saturninum, lacerum* und eine unbestimmte Art, drei *Collema*-Arten, *Synalissa ramulosa, Peccania coralloides, Pannaria pezizoides, Placynthium nigrum, Ephebe lanata* (= *pubescens*), *Spilonema paradoxum, Peltigera canina* und eine unbestimmte Art, die Cephalodien von *Peltigera aphthosa, Solorina saccata* und *spongiosa*, im ganzen also 21 Formen. Danach ist es sicher, daß es sich um eine ganz allgemeine Erscheinung handelt.

Es ist bekannt, daß bei den Chlorophyceen-Gonidien im Gegensatz zu den freilebenden Formen geformte Assimilate und Reservestoffe, also Stärke und bei manchen Typen (Trentepohliaceen) Öl, meist fehlen[1]). Besonders auffallend ist die Abwesenheit von Stärke in Fällen wo Pyrenoide, z. B. bei *Cystococcus*, vorhanden

[1]) Dies gilt vor allem für typische heteromer gebaute Thalli, in welchen die Verbindung von Pilz und Alge sehr fest ist. Bei *Gyalecta cupularis* führen die *Trentepohlia*-Fäden ebenso oder fast soviel Hämatochrom (durch Karotin rot gefärbtes Öl) wie im freien Zustand. Systematische Studien wurden über diese Verhältnisse noch nicht angestellt.

sind; die Pyrenoide besitzen dann keine Stärkehülle und bieten einen ungewohnten Anblick. Da die Assimilatspeicherung der sichtbare Ausdruck der in der Zelle ablaufenden Stoffwechselvorgänge ist, kommt diesen, in allgemeinen Darstellungen kaum erwähnten Tatsachen eine gewisse Bedeutung für das Verständnis der Symbiose zu.

Assimilatspeicherung tritt allgemein dann ein, wenn die CO_2-Assimilation den Verbrauch, bzw. die anorganische Ernährung überwiegt, oder morphologisch ausgedrückt, wenn die Teilungsfrequenz der Zellen gering ist, also ein relativer Ruhezustand herrscht. Bei verhältnismäßig hoher Lichtintensität und zu geringem Vorhandensein von N- und P-Salzen, jenen Stoffen, die im Freien am häufigsten ins Minimum kommen, ist die Teilungsfrequenz niedrig, die Chromatophoren führen reichlich Assimilate und sind meist blaß oder gelb gefärbt (Reduktion des Chlorophylls). In diesem Zustand findet man die meisten Algen im Freiland. In Kultur genommen ergrünen die Zellen, bauen die Assimilate ab und teilen sich lebhaft bis zu dem Zeitpunkt, wo eine Erschöpfung der Nährstoffe eintritt und die CO_2-Assimilation zu überwiegen beginnt.

Für das Fehlen der Stärke in Flechtengonidien sind von vornherein zwei Deutungen möglich: entweder ist das Wachstum im Vergleich zu freilebenden Formen so lebhaft, wie in gut gedeihenden Kulturen; oder die Assimilate, bzw. ein Teil derselben wird nicht von der Zelle selbst weiter verwertet, sondern vom Pilz der Alge abgenommen. Letztere naheliegende Annahme machte schon ZACHARIAS für *Xanthoria parietina*. Gegen die erste Annahme scheint unmittelbar die Tatsache zu sprechen, daß eine lebhafte Teilungsfrequenz der Gonidien im allgemeinen nicht vorhanden ist.

Es ist z. Z. schwer, bestimmte Anhaltspunkte für eine richtige Deutung zu finden. Denn erstens sind die tatsächlichen Verhältnisse wesentlich komplizierter: STOCKER (1927) hat durch sehr eingehende physiologische Untersuchungen an *Lobaria*, *Umbilicaria* u. a. die Zusammenhänge von Wasserhaushalt, Assimilation und Atmung klargestellt; eines der wesentlichen Ergebnisse ist die Feststellung der Tatsache, daß in trockenen Thalli, also in dem bei vielen Formen im Freien meist realisierten Zustand, die Atmung über die Assimilation überwiegt. Zweitens lassen sich die Verhältnisse verschiedener Formen nicht ohne weiteres miteinander vergleichen: teils leben viele Arten an ausgesprochen feuchten Standorten, teils ist der Grad der Verbindung zwischen Pilz und Alge wohl von wesentlicher Bedeutung.

Im folgenden sei das Verhalten der Blaualgengonidien besprochen, das einige Hinweise gibt. Es sei dabei betont, daß durch derartige Beobachtungen exakt-experimentelle physiologische Untersuchungen ersetzt werden können.

Es fragt sich zunächst, welche Inhaltskörper der Blaualgenzelle den Stärkekörnern oder Öltropfen der Chlorophyceen physiologisch gleichwertig sind. Aus den sehr zahlreichen cytologischen Untersuchungen über Blaualgen (vgl. das Verzeichnis bei GEITLER, 1930) geht hervor, daß nur die Ectoplasten (BAUMGÄRTEL, 1920) in Betracht kommen, also jene sehr auffallenden Bildungen, die von den älteren Autoren als „Cyanophycinkörnchen" unterschieden wurden. Sie bestehen nach der allgemeinen Annahme zumindest vorwiegend aus Proteinen und besitzen mehr oder weniger deutlich kristalloiden Bau. Topographisch sind sie durch die Lage im Chromatoplasma charakterisiert; außerdem lassen sie sich im Leben an ihrer starken Lichtbrechung erkennen. Eine ganze Reihe verschiedener Löslichkeits- und Färbungsreaktionen ermöglicht ihre Identifizierung auch in zweifelhaften Fällen (vgl. BAUMGÄRTEL).

Diese Ectoplasten werden anscheinend umso reichlicher gebildet, je mehr die CO_2-Assimilation über die anorganische Assimilation überwiegt und je geringer die Teilungsfrequenz ist. Sie sind daher ein integrierender Bestandteil der bei Blaualgen verbreiteten Dauerzellen, finden sich in Freilandmaterial aber meist auch in allen vegetativen Zellen [1]). In typisch ausgebildeten Scheitelzellen, die alle Merkmale meristematischer Zellen aufweisen, fehlen sie (z. B. bei *Stigonema*, Fig. 12). Bei guter Kultur mit reichlichen N- und P-Quellen verschwinden sie in dem Maße, als die Teilungsrate steigt. Ebenso bringt sie Verdunkelung zum Verschwinden.

Unter den Flechtenformen lassen sich zwei Typen des Auftretens beobachten, die naturgemäß durch Übergänge miteinander verbunden sind. Bei den untersuchten *Collema*- und *Lempholemma*-Arten sind im Vergleich zu ähnlichen, am gleichen Standort wachsenden *Nostoc*-Arten (*sphaericum*, *commune*, *microscopicum*, *macrosporum*) zwar deutlich weniger Ectoplasten vorhanden, doch sind sie im größten Teil der Fäden fast jedes gesunden Thallus nachzuweisen und mehr oder weniger reichlich vorhanden (vgl. die Bilder von *Lempholemma*);

[1]) Der Vollständigkeit halber sei aber erwähnt, daß es einige häufige Formen gibt (z. B. *Spirulina*) bei welchen Ectoplasten überhaupt niemals beobachtet wurden.

bei den anderen eingangs genannten Formen fehlen sie dagegen fast immer vollständig (Fig. 1, 2).

Dieser Unterschied beruht wohl auf der verschieden engen Verbindung von Pilz und Alge. Bei den meisten Collemaceen, nicht aber z. B. bei *Leptogium lacerum*, ist die Verbindung bekanntlich außerordentlich lose. Bemerkenswerterweise führen jedoch die von Haustorien befallenen Zellen von *Lempholemma* weniger Ectoplasten als die normalen Zellen, und zwar schon vor der Zerstörung des Plasmas (Phycocyanaustritt!) [1]. Ganz ectoplastenfrei sind die Zellen von *Synalissa* und ähnlichen Formen, bei welchen ein dauernder Kontakt zwischen Pilz und Alge durch die Appressorien vorhanden ist. Bei *Pannaria*, *Peltigera* und *Solorina* werden die Algen

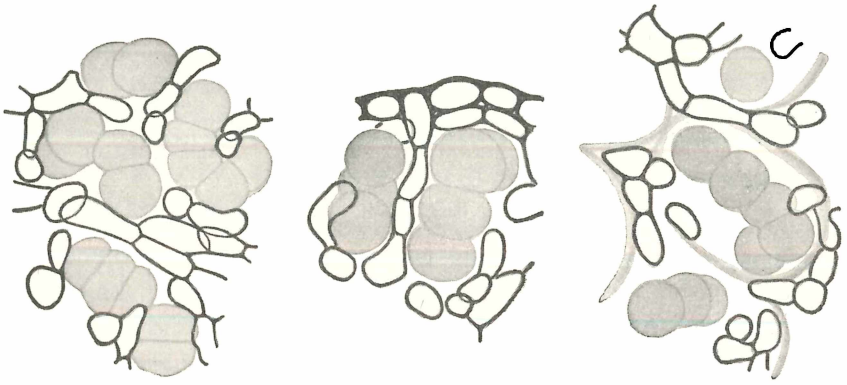

Fig. 11. *Placynthium nigrum*, Detailbilder aus einem Lager (b Vertikalschnitt).

dicht von Hyphen eingesponnen ebenso bei *Placynthium nigrum*, wo zudem die Einwirkung des Pilzes so stark ist, daß eine Veränderung der Alge bis zur Unkenntlichkeit eintritt [2].

Ephebe lanata verhält sich in Hinsicht der Ectoplastenbildung wie die zuletzt genannten Formen. Der Thallusbau wird meist so geschildert, als ob die Hyphen in der Membranscheide der Alge

---

[1]) Eine beträchtlichere Ectoplastenbildung erfolgt nur in den stärker vergrößerten Zellen bei erfolgreicher Abwehr.

[2]) Die Alge konnte daher bisher nicht identifiziert werden. Nach BORNET (1873, 1874) sollen drei verschiedene Gattungen als Gonidien auftreten. Im intakten Thallus bieten die Algen das Bild stark zusammengeknäuelter *Nostoc*-Schnüre nach Art von *Peltigera* oder *Pannaria* (Fig. 11). In Wirklichkeit handelt es sich um eine *Calothrix*, deren Haarbildung und Polarität im Thallus ganz unterdrückt wird! — In Kultur und im Freien bilden die befreiten Algenfäden reichlich Ectoplasten (vgl. eine spätere Mitteilung).

wüchsen ohne die Zellen selbst zu beeinflussen [1]). Tatsächlich sind aber die Algenzellen iu den älteren Thallusteilen von den Hyphen ziemlich stark umsponnen (Beobachtungen an verschiedenen Standorten in Kärnten). Diese Teile führen auch keine oder fast keine Ectoplasten. Die Zellen in den Fadenenden zeigen dagegen ein sehr bezeichnendes Verhalten: je nach der Stärke der Umspinnung besitzen sie viel oder wenig Ectoplasten. Fig. 12 b zeigt das Aussehen eines Fadenendes mit normaler Entwicklung der Hyphen, wie sie am häufigsten zu beobachten ist. Abgesehen von der Scheitelzelle, die immer überhaupt ectoplastenfrei ist, führen die Zellen nur sehr kleine, kaum sichtbare Ectoplasten. Fig. 12 a zeigt dagegen ein fast hyphenfreies Fadenende. Hier sind genau die gleichen Verhältnisse realisiert, wie sie sich in den am gleichen Standort freilebenden *Stigonema*-Arten (*mamillosum*, *minutum*) finden: die Scheitelzelle und die eben entstandene Tochterzelle erster Ordnung ist ectoplastenfrei, die nächst älteren Zellen führen zahlreiche große Ectoplasten. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Spilonema paradoxum*, das ich in Massen, jedoch steril, auf trockenen, stark besonnten Phyllitfelsen bei Mauthen (Kärnten) fand (wird in Migula's Kryptogamenflora als „sehr selten" angegeben). Die Hyphen sind hier viel stärker als bei *Ephebe* entwickelt; besonders in den alten Thallusteilen sind die *Stigonema*-Zellen völlig umsponnen, so daß das Pilzgewebe oft über die Alge überwiegt, die dadurch, wie sonst in heteromeren Thalli, „eingesperrt" erscheint [2]).

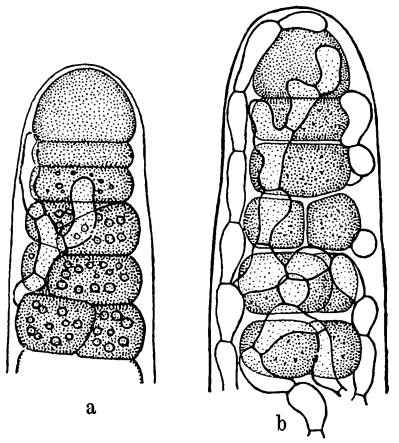

Fig. 12. *Ephebe lanata*, Fadenenden: a mit geringer, b mit starker Entwicklung der Hyphen.

[1]) Der Thallus von *Ephebe* (und von *Spilonema*) besteht im wesentlichen aus *Stigonema*-Fäden, in deren Membran Hyphen wachsen. Der formbestimmende Faktor ist die Alge. In den üblichen, neuestens auch von Zahlbruckner übernommenen Diagnosen liest man die sinnlose, auf Unkenntnis des Aufbaues von *Stigonema* beruhende Bemerkung: Lagerfäden „aus übereinandergeschichteten *Stigonema*-Kolonien gebildet".

[2]) Analoge Beobachtungen lassen sich auch an *Coenogonium* anstellen; bei dieser Form schwankt der Hämatochromgehalt in den Fadenenden entsprechend dem Grad der Umspinnung durch die Hyphen.

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich eindeutig die Abhängigkeit der Assimilatspeicherung von der Art der Verbindung zwischen Pilz und Alge: je inniger die Verbindung ist, desto weniger Assimilate werden gespeichert. Die Deutung dieser Tatsachen ist allerdings durchaus problematisch. Eine einfache Hemmung der Assimilationstätigkeit der Alge infolge zu geringer Lichtintensität im Thallus kann jedenfalls nicht die Ursache für die ausbleibende Speicherung sein, da weder bei *Synalissa* noch bei *Ephebe* noch bei den unberindeten Collemaceen eine nennenswerte Schwächung der Lichtstärke in Betracht kommt; dies folgt auch unmittelbar überzeugend aus dem Vorhandensein einer Pigmentierung der Membranhüllen der Algen. Ebensowenig kann eine Hemmung der Assimilationstätigkeit infolge zu großer Trockenheit bei Überwiegen der Atmung in Frage kommen (vgl. STOCKER), da bei den genannten Formen und vielen anderen die Austrocknung nicht schneller erfolgt als bei den mit ihnen vermischt wachsenden freien Algenformen. Es bleiben daher die beiden früher erwähnten Möglichkeiten: besseres Wachstum der Alge im Flechtenthallus oder Entzug der Assimilate durch den Pilz. Die erste Annahme könnte in manchen Fällen Gültigkeit haben, z. B. bei *Synalissa*, die eine sehr hohe Teilungsfrequenz besitzt (in vielen Thalli kann man fast 100 Proz. Teilungen beobachten) und deren Lager wesentlich größer als die der freilebenden *Gloeocapsa alpina* werden. Die zweite Annahme begegnet in keinem Fall Schwierigkeiten; bewiesen ist sie jedoch nicht.

Botanisches Institut d. Universität Wien, im Oktober 1932.

Literaturverzeichnis.

BAUMGÄRTEL, O. (1920): Das Problem der Cyanophyceenzelle. Arch. f. Protistenk. Bd. 41.

BORNET, E. (1873): Les Gonidies des Lichens. Ann. sc. nat. 5. sér. Bot. T. 17.

— (1874): Deuxième note sur les Gonidies des Lichens. Ibid. T. 19.

BRAND, F. (1900): Der Formkreis von Gloeocapsa alpina. Bot. Zentralbl. Bd. 53.

DANILOW, A. N. (1910): Über das gegenseitige Verhältnis zwischen den Gonidien und den Pilzkomponenten in der Flechtensymbiose. Bull. Jard. Imp. Bot. St. Pétersbourg Bd. 10.

ENGLER-PRANTL (1926): Die natürlichen Pflanzenfamilien, Bd. 8. Lichenes: Allg. Teil von M. FÜNFSTÜCK, Spezieller Teil von A. ZAHLBRUCKNER.

Forssell, K. B. J. (1885): Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Systematik der Gloeolichenen. Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsal. 3. Ser.

Geitler, L. (1930): Cyanophyceae, in: Rabenhorst's Krypt.-Flora Bd. 14 Allg. Teil.

Hedlund, J. T. (1892): Kritische Bemerkungen über einige Arten der Flechtengattungen Lecanora, Lecidea und Micarea. Bihang Svenska Akad. Handl. Afd. 3 Bd. 18.

Mameli, E. (1920): Note critiche ad alcune moderne teorie sulla natura del consorzio lichenico. Atti Ist. Bot. Univ. Pavia T. 17.

Migula, W. (1929); Kryptogamenflora von Deutschland, Deutsch-Österreich und der Schweiz Bd. 4.

Moreau, F. (1928): Les Lichens, Morphologie, Biologie, Systématique, in: Encyclopédie Biologique T. 2.

Nienburg, W. (1926): Anatomie der Flechten, in: Linsbauer, K. Handb. d. Pflanzenanatomie Bd. 6.

Schwendener, S. (1867): Über die Natur der Flechten. Verh. Schweiz. Naturg. Ges. Rheinfelden 51. Vers.

— (1869): Die Algentypen der Flechtengonidien. Programm f. d. Rektoratsfeier d. Univers. Basel.

Stocker, O. (1927): Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. Flora Bd. 21 (121).

Tobler, F. (1925): Biologie der Flechten. Entwicklung und Begriff der Symbiose. Berlin.

Wallert, K. (1931): Beiträge zur Symbiose von Hyphen und Gonidien im Lichenenthallus. Bot. Arch. Bd. 33.

Zacharias, E. (1900): Über die Cyanophyceen. Abh. aus d. Gebiet d. Naturw. Ver. Hamburg Bd. 16.

Zusatz bei der Korrektur. Anläßlich der Wiener Universitätsreise nach Griechenland fand ich *Synalissa violacea* an feuchten Kalkfelsen zwischen Delphi und Arachova in ca. 700 m Höhe. Die Exemplare waren ebenfalls steril.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Archiv für Protistenkunde

Jahr/Year: 1933

Band/Volume: 80_1933

Autor(en)/Author(s): Geitler Lothar G.

Artikel/Article: Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. I-III. 378-409