

# Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenfrucht

von

Dr. Otto Mezger.

---

(Von der math.-naturw. Abteilung der Kgl. Techn. Hochschule zu Stuttgart  
gekrönte Preisschrift.)

---

## Einleitung.

Schon seit länger als einem Jahrhundert ist die Entwicklungsgeschichte der Flechtenfrüchte Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen. Im Laufe dieser Zeit waren an zahlreichen Flechten Organe beobachtet worden, welche schon von den Entdeckern zu der Entstehung der Flechtenfrucht in bestimmte Beziehung gebracht wurden. Jene Organe waren die Spermogonien mit den Spermastien einerseits und andererseits die Carpogone, bestehend aus Askogon und Trichogyn. — Als Hedwig<sup>1</sup> im Jahre 1784 zum erstenmal die in den krugförmigen Spermogonien (Pykniden) erzeugten bakterienartigen Spermastien (Pyknoconidien) beobachtete, sprach er sie als männliche Sexualorgane an und bezeichnete sie als „Flores masculi“. — Seinem Beispiel folgte Itzigsohn im Jahre 1850, welcher die Pykniden mit den Antheridien und die Pyknoconidien mit den Spermatozoiden höher organisierter Kryptogamen verglich. Tulasne wählte für diese Gebilde die noch jetzt am meisten gebräuchlichen schon oben erwähnten Bezeichnungen: „Spermogonien bzw. Spermastien“, obgleich er weniger als später Lindsay geneigt war, diese Gebilde als männlichen Sexualapparat

---

<sup>1</sup> Hedwig: *Theoria generationis et fructationis plant. crypt.* Linnæi-Petrop. 1784. Edit. I, p. 120—125.

anzusprechen. Während nun anfangs die Deutung der Spermastien als männliche Organe mehr oder weniger nur auf Vermutungen, später auf Analogieschlüssen beruht hatte, erhielt die Sexualitätshypothese durch die Beobachtungen Stahls<sup>1</sup> an *Collema* eine solidere Grundlage. Ausser den spermastienführenden Spermogonien hatte nämlich dieser Forscher bei *Collema* eigentümliche, aus gewöhnlichen Hyphen unweit der Thallusoberfläche entstehende Gebilde beobachtet, die er als Carpogone bezeichnete. Der untere, grosszelligere, aufgerollte Teil, das Askogon, setzt sich in einem dünneren Thallusfaden, das Trichogyn, in gerader Richtung nach der Thallusoberfläche zu fort und ragt mit seiner Spitze, der Trichogynenzelle, ein wenig über die Thallusoberfläche hinaus. Der Umstand nun, dass an der klebrigen Spitze des Trichogyns gewöhnlich Spermastien haften, veranlasste Stahl, dieses Askogon mit dem Trichogyn als weiblichen Sexualapparat zu deuten und aus dem Anhaften der Spermastien auf einen hier vor sich gehenden Sexualakt zu schliessen. Das letzte Glied in der Beweisführung für die Sexualität fehlte freilich auch jetzt noch: es gelang Stahl nicht, die Kopulation zwischen Spermastien und Trichogyn beobachten zu können.

Während bei *Collema* das Trichogyn abstirbt, entwickelt sich aus dem Askogon durch lebhafte Sprossung das sogenannte askogene Hyphengewebe, aus dem hinwiederum allmählich sich die ersten Schläuche des künftigen Apotheciums zu entwickeln beginnen, während die Paraphysen durch Sprossung aus den ein solches Fruchtprimordium zunächst umgebenden vegetativen Hyphen entstehen.

Die Stahlschen Beobachtungen wurden bekanntlich in der Folge von verschiedenen Forschern bestätigt. Die Anschauung wurde immer allgemeiner, dass mit grosser Wahrscheinlichkeit ein Sexualakt als Grundlage der Flechtenfruchtentwicklung, wenigstens bei *Collema*, anzunehmen sei. Als jedoch A. Möller<sup>2</sup> ein Jahrzehnt später bewiesen hatte, dass die von Stahl, de Bary und anderen als männliche Sexualorgane gedeuteten Spermastien, in geeignete Nährlösungen gebracht, genau wie Conidien zu keimen

<sup>1</sup> Stahl, E, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Leipzig 1877. Heft 1 und 2.

<sup>2</sup> Möller, Alfred, Über die Kultur flechtenbildender Askomyceten ohne Algen. Münster i. W. 1887.

vermögen, geriet die Annahme, dass die Flechtenfrüchte einem Sexualakt ihr Entstehen verdanken, wieder stark ins Wanken, zumal, wenn auch nur in zwei Fällen, Hedlund<sup>1</sup> auch unter natürlichen Verhältnissen die Auskeimung von Spermastien, ja sogar ihre Entwicklung bis zur Thallusbildung beobachtete. Ferner sprachen die Resultate der Untersuchungen von Krabbe<sup>2</sup>, Fünfstück<sup>3</sup> und Lindau<sup>4</sup> dafür, dass in anderen Fällen die Flechtenfrüchte auf rein vegetativem Wege entstehen. Andererseits meint Harper<sup>5</sup> durch seine Beobachtungen an Sphaerotheca die Sexualität der Ascomyceten, welche ja hier heranzuziehen sind, nachgewiesen zu haben. Eine eigenartige Auffassung des Carpogons bzw. Trichogyns hat neuerdings Lindau auf Grund seiner Untersuchungen an der Gattung Gyrophora vertreten. Der genannte Autor spricht dem Trichogyn jede sexuelle Bedeutung ab und betrachtet es als ein rein vegetatives, die Lockerung der Rindenschicht bezweckendes Organ. Er schlägt deshalb an Stelle des bisher gebräuchlichen Namens „Trichogyn“ die Bezeichnung „Terebratorhyphe“ vor. Ich habe mich nicht dazu entschliessen können, in der folgenden Darstellung die von Lindau vorgeschlagene neue Bezeichnung zu benützen, da mir einerseits die botanische Nomenklatur überreich an speziellen Bezeichnungen zu sein scheint und andererseits nach den neueren Untersuchungen von Erwin Baur, auf die ich sogleich eingehen werde, es mir verfrüht erscheinen würde, mit der Annahme der Bezeichnung Terebratorhyphe für Trichogyn die Sexualitätsfrage als erledigt zu betrachten. In neuester Zeit nun meint Erwin Baur<sup>6</sup> bei einer Collemacee die thatsächliche

<sup>1</sup> Hedlund, T., Bot. Centralbl. Band LXIII, p. 9.

<sup>2</sup> Krabbe, G., Entwicklung, Sprossung und Teilung einiger Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 1882 und „Entwicklungsgeschichte der polymorphen Gattung Cladonia“. Leipzig 1891.

<sup>3</sup> Fünfstück, M., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Jahrb. d. Kgl. bot. Gartens und Museums zu Berlin 1884.

<sup>4</sup> Lindau, G., Über die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1888 und „Botanische Untersuchungen“, Festschrift für Schwendener: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Gyrophora. Berlin 1899.

<sup>5</sup> Harper, Berichte der d. bot. Ges. 1895 u. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1896.

<sup>6</sup> Baur, Erwin, Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Bericht d. D. Bot. Ges. Jahrg. 1898. Band XVI, Heft 10, p. 363--367.

Kopulation von Spermarien mit der Trichogynenzelle beobachtet und ausserdem noch an den Querwänden der tiefer liegenden Carpogonzellen kanalartige Öffnungen gesehen zu haben, welche ihn vermuten lassen, dass der dem an der Trichogynenzelle haftenden Spermarium fehlende Zellkern durch diese Querwände hindurchgewandert sei. Ebenso hat Darbishire<sup>1</sup> vor kurzem bei *Physcia pulverulenta* ähnliche Beobachtungen gemacht. Sollte sich die Richtigkeit der angeführten Beobachtungen bestätigen, so wird man einen Sexualakt wenigstens bei der Entwicklung des Collema-Apotheciums wohl nicht mehr bezweifeln können. Andererseits darf aber auch als feststehend betrachtet werden, dass bei Flechten, bei denen entweder beides, das Trichogyn und die Spermarien, oder nur eines von beiden fehlt, an einen Sexualakt im bisherigen Sinne überhaupt nicht gedacht werden kann und verweise ich hier auf die Resultate der oben citierten Untersuchungen Krabbes, Fünfstücks und Lindaus.

Übrigens will es mir scheinen, als ob sich die einander entgegenstehenden Ergebnisse der verschiedenen Forschungen in Beziehung auf die sexuelle bzw. asexuelle Entstehungsweise der Apothecien recht wohl in Einklang bringen liessen. Thatsache ist, dass der Flechtenpilz im Verlauf der Symbiose allmählich Eigenschaften erlangt hat, die er höchst wahrscheinlich ursprünglich nicht besass, ich meine die ganz allgemein verbreitete, auffallend reichliche Produktion der sogenannten Flechtensäuren; wenigstens ist bei Pilzen noch niemals bisher eine derartige Säureproduktion beobachtet worden. Man kann sich, von der fraglichen Erscheinung ausgehend, recht wohl vorstellen, dass die Symbiose auch nach anderer Richtung auf die Entwicklung des Flechtenpilzes bzw. des ganzen Flechtenkörpers von abänderndem Einfluss gewesen ist. Ich lasse dahingestellt, ob die Entwicklung der Flechten im Vorwärtsschreiten oder im Rückschritt sich befindet, ob speziell in Bezug auf unsere Frage vielleicht alle diejenigen Flechten, die bis jetzt nur eine ungeschlechtliche Fortpflanzung aufweisen, allmählich der Sexualität entgegengehen und vielleicht zuerst nur eine zweite Art von Sporen darstellende Spermarien erzeugen, die aber, sobald ein weiblicher Sexualapparat in Gestalt des Carpogons zur Aus-

---

<sup>1</sup> Darbishire, Pringsh. Jahrb., Band XXXI.

bildung gelangt, zu männlichen Sexualorganen zu werden vermögen, oder aber, ob das Umgekehrte der Fall ist, dass nämlich ursprünglich bei allen Flechten Sexualapparate zur Ausbildung gelangt waren, dass so vielleicht ein phylogenetischer Rückschritt im Laufe der Zeit stattfand und zunächst die normale, vollständig funktionsfähige Ausbildung nur des einen Sexualapparates unterblieb, z. B. des weiblichen; hiedurch würden naturgemäss auch die Spermastien funktionslos werden. Bevor jedoch der phylogenetische Rückschritt soweit geht, dass ihre Ausbildung überhaupt ebenfalls ganz unterbleibt, hätten sie Keimfähigkeit erlangt, sie würden somit eine zweite Art von Sporen darstellen.

Aus vorstehenden Erwägungen ergibt sich, dass es für die Entscheidung der schwebenden Fragen von grösstem Wert sein muss, die Art und Weise der Anlage der Flechtenfrüchte an möglichst vielen Arten verschiedener Gattungen kennen zu lernen. Ich beschloss deshalb, mich dieser Aufgabe an Flechten zu unterziehen, welche bisher in der fraglichen Richtung noch von keiner Seite näher untersucht worden sind. — Die nachstehend mitgeteilten Untersuchungen wurden im Sommersemester 1900, im Wintersemester 1900/1901 und im Sommersemester 1901 im botanischen Institut der K. Techn. Hochschule zu Stuttgart ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. M. Fünfstück, sage ich für die bereitwillige Unterstützung und die manigfachen Ratschläge, die er mir bei meiner Arbeit zu teil werden liess, auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank. Ebenso fühle ich mich gedrungen, dem Vorstand des chemischen Laboratoriums Herrn Professor Dr. C. Hell für die Bereitwilligkeit zu danken, mit welcher er mir sein Laboratorium zu im Laufe der Zeit sich als nötig erweisenden Untersuchungen in chemischer Beziehung zur Verfügung stellte:

Ich wende mich nunmehr der Darstellung meiner Untersuchungsergebnisse zu.

### 1. *Solorina saccata*. L.

Der Thallus dieser heteromeren Flechte lässt deutlich drei Schichten erkennen: eine Rinden-, eine Gonidien- und eine Markschiicht. Die Hyphen der Markschiicht unterscheiden sich von denen der Rinde nur dadurch, dass sie in ihrer Gesamtheit durch ihren

Gehalt an Luft erheblich dunkler gefärbt bezw. undurchsichtiger erscheinen als jene, auch sind die Rindenhypthen und die des Substrates manchmal von bräunlicher Farbe. Die Gonidienschicht zeigt in ihrem Verlauf durch den Flechtenthallus ziemliche Dichtigkeit, so dass die dazwischen liegenden Hypthen nur bei stärkerer Vergrößerung deutlich erkannt werden können. Die Gonidienschicht unter noch nicht ganz fertig entwickelten Apothecien besitzt dagegen ein viel lockereres Gefüge, es lassen sich hier schon bei fünfzigfacher Vergrößerung hellere Stellen zwischen den einzelnen Gondiengruppen wahrnehmen.

Ich schicke voraus, dass ich bei allen Flechten, welche ich in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen habe, in Bezug auf die Auffindung der jüngsten Fruchtanlagen zunächst von der Beobachtung fertig entwickelter Apothecien ausging. Während nun, wie oben erwähnt, bei nur halbfertig entwickelten Apothecien, wo die Ausbildung der Schläuche erst im Anfangsstadium sich befand, die Gonidienschicht in ihrem Verlaufe unter dem Apothecium durch hellere Stellen unterbrochen war, fand ich bei besonders grossen, vollständig mit reifen Schläuchen durchsetzten, also fertig entwickelten Apothecien die Gonidienschicht weit weniger in ihrem Verlaufe durch hellere Stellen unterbrochen, ja meist lief sie beinahe in derselben Breite und Dichtigkeit unter dem Apothecium hin wie im übrigen Thallus. Das Material, welches mir bei der Untersuchung dieser Flechte zur Verfügung stand, sammelte ich selbst in der Gegend von Beuron im Donautal, wo diese Flechte — allerdings nur an einzelnen Standorten — ziemlich häufig und reichlich fruchtend anzutreffen war. Bei der näheren, der eigentlichen Untersuchung vorausgehenden Betrachtung meines Materiales fiel mir zunächst der Umstand auf, dass neben den zahlreichen in den Thallus eingesenkten Apothecien, von denen die Flechte bekanntlich ihren Species-Namen „saccata“ erhielt, auch einzelne emporgewölbte Früchte auftraten. Wie eben erwähnt, fand ich die konvex gewölbten Früchte im allgemeinen in verhältnismässig geringer Zahl, ausnahmsweise beobachtete ich aber auch das Umgekehrte: an einem ca. 7 Quadratcentimeter grossen Lappen von demselben Standort traf ich ausschliesslich emporgewölbte Apothecien von verschiedenster Grösse an, zwischen denen auch nicht ein einziges eingesenktes zu finden war. Im Hinblick auf analoge Beobach-

tungen bei anderen Flechten lag die Annahme nahe, dass dieser Dimorphismus der Apothecien davon herrühren könne, dass bei dieser Flechte ein und dieselbe Alge vielleicht mit zwei verschiedenen Pilzen eine Symbiose eingegangen habe. Die Untersuchung der Sporen, Paraphysen etc. in den verschiedenen Früchten lehrte indes, dass eine solche Doppelsymbiose im höchsten Grade unwahrscheinlich ist. Trotz sorgfältiger Untersuchung eines reichen einschlägigen Materiales konnte ich weiter nichts feststellen, als dass eben die Entwicklung und die damit verbundene Wölbung der beiden Apothecienformen genau in der entgegengesetzten Richtung, bei den meisten nach abwärts, bei einzelnen nach aufwärts erfolgte. Einen triftigen Grund für die beschriebene Erscheinung konnte ich nicht ermitteln.

Um nun zum Fruchtprimordium der Apothecien zu gelangen, ging ich zunächst daran, mediane Querschnitte durch solche Apothecien herzustellen, bei denen zwar die Paraphysenbildung schon in vollem Gange war, die Schlauchbildung aber noch nicht begonnen hatte. In solchen Fällen lässt sich schon bei fünfzigfacher Ver-

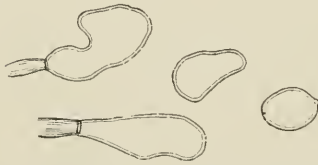


Fig. 1. Einzelne, teils in Sprossung befindliche, teils sich zur Sprossung anschickende Askogonzellen aus dem Innern einer jüngeren Fruchtanlage von *Solorina saccata*, bei der die Paraphysenbildung zwar bereits in vollem Gange war, die Schlauchbildung aber noch nicht begonnen hatte.  $\frac{1300}{1}$ .

größerung ganz deutlich erkennen, dass die Gonidienschicht weit weniger dicht und häufig, namentlich in der Mitte der Anlage von farblosen Zellen und Zellreihen, zwischen denen einzelne gelbgrüne Gonidien liegen, unterbrochen ist. Bei stärkerer Vergrößerung erweisen sich diese Zellen als stark lichtbrechend, von auffallend grosser kugelig-blasiger Gestalt und meist in Sprossung befindlich;

einzelne derselben zeichnete ich mit Hilfe der Camera bei 1300facher Vergrößerung (cf. Fig. 1); die Gesamtansicht einer solchen Anlage ist in Fig. 2 bei 300facher Vergrößerung dargestellt. Diese Fruchtanlage selbst war auf der Thallusoberfläche leicht mit blossem Auge als braunes rundliches Fleckchen ersichtlich gewesen, welcher Umstand mich veranlasste, noch jüngere Entwicklungsstadien auf der Thallusoberfläche mit der Lupe aufzusuchen. Die Stellen nun, an denen ich derartige gelbbraune rundliche Flecken hatte erkennen

können, welche mich das Vorhandensein von Fruchtprimordien vermuten liessen, präparierte ich vorsichtig heraus und fertigte von diesen Thallusstücken Schnittserien an, welche ich für die mikroskopische Untersuchung immer in der richtigen Reihenfolge auf dem Objektträger anordnete.

Die geschilderte Präparationsmethode führt sicher zum Ziel, stellt aber an die Geduld erhebliche Anforderungen; oft hatte ich anstatt eines Fruchtprimordiums einen durch äussere Verletzungen entstandenen bräunlichen Fleck mühsam durch Querschnitte erschlossen, jedoch gelang es mir auch, junge Apothecien zu treffen, bei denen die Paraphysenbildung eben gerade begann. An solchen Schnitten war schon bei schwacher Vergrösserung wieder eine grosse

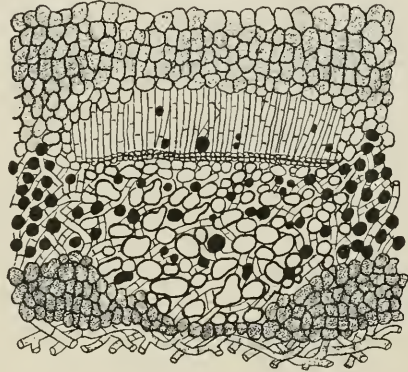


Fig. 2. Querschnitt durch eine junge Fruchtanlage von *Solorina saccata*. Die Paraphysenbildung aus den die Askogone überlagernden Fasern hat bereits begonnen.  $\frac{300}{1}$

lichte Stelle in der Gonidien-schicht zu beobachten, die sich bei stärkerer Vergrösserung wieder als aus jenen grossen in Teilung und Sprossung befindlichen stark lichtbrechenden Zellen bestehend erwies, wie ich sie in Fig. 1 abgebildet habe. Zwischen diesen Zellen lagen ganz vereinzelte gelbgrüne Gonidien von ganz verschiedener Grösse, während links und rechts von der in Rede stehenden jungen Anlage das Gonidienband in unveränderter Breite und Dichtigkeit weiterlief. Die ganze Anlage erwies sich im Umriss als beinahe kreisrund, nur nach oben zu etwas abgeflacht; nach unten ragte die Ausbuchtung auch noch in die unter der Gonidienzone gelegenen Schicht luftführender Hyphen hinein, so dass auch hier noch einzelne dieser stärker lichtbrechenden Zellen vermischt mit vereinzelt eingeklemmten Gonidien zu erkennen waren. Aus diesem luftführenden Hyphengewebe bildet sich mit der allmählichen Entwicklung des Apotheciums eine die junge Anlage wohl zum Schutze umgebende paraplectenchymatische Rinde, welche sich, wie sich an Querschnitten durch vollständig entwickelte Apothecien



leicht erkennen lässt, nicht seitwärts in den Thallus fortsetzt, sondern nur die Fruchtanlage nach unten zu umgibt. Diese paraplectenchymatische Rinde ist in fertig entwickeltem Zustand etwa zweimal so stark als die obere Thallusrinde; nach der Thallusoberfläche zu schliessen sich an die stark lichtbrechenden grossen Zellen die im Entstehen begriffenen Paraphysen an, zwischen denen ebenfalls einzelne emporgeschobene, gelblich gefärbte, also jedenfalls im Absterben begriffene Gonidien eingelagert sind. Es sei schon an dieser Stelle bemerkt, dass die oben beschriebenen grossen Zellen mit dem stark lichtbrechenden Inhalt zweifellos als Askogone zu betrachten sind, wie man sie schon seit geraumer Zeit von einer ganzen Reihe von Flechten kennt. Während nun Erwin Baur<sup>1)</sup> bei *Collema crispum* beobachtete, dass vegetativ werdende Carpogone sich an der Paraphysenbildung beteiligen, konnte ich bei *Solorina saccata* mit völliger Sicherheit einen wesentlich abweichenden Modus der Paraphysenbildung feststellen. Hier werden nämlich die kurzgliedrigen Rindenfasern, welche die Askogonzellen überlagern, durch interkalare Streckung und spätere Sprossung zu Paraphysen. Der Entwicklungsgang derselben stimmt bis auf alle Einzelheiten mit demjenigen überein, wie ihn Fünfstück für *Peltigera* eingehend beschrieben hat. Auch für *Solorina saccata* gilt der bekannte Schwendenersche Satz, dass das schlauchbildende Gewebe von dem paraphysenbildenden schon von Anfang an getrennt sein kann.

Da sich nun eine solche, bereits Paraphysen enthaltende Anlage auf der Oberfläche des Thallus mit unbewaffnetem Auge nur gerade noch als gelbbraun gefärbter winziger Punkt zu erkennen gegeben hatte, so kam ich zu der Überzeugung, dass mir, wenn ich noch jüngere Anlagen finden wollte, nichts anderes übrig bleibe, als den Thallus der Flechte in grösserer Ausdehnung successive auf Querschnitten durch denselben abzumustern. Da aber bei *Solorina saccata* die Apothecien nicht etwa bloss an bestimmten Stellen wie z. B. bei *Peltigera* nur am Rande der Thalluslappen angelegt werden, so darf es nicht Wunder nehmen, wenn ich gar viele vergebliche Schnitte zu führen hatte, ehe ich zu brauchbaren Ergebnissen gelangte. Das einzige Anzeichen, welches mir in diesem

<sup>1</sup> l. c., p. 364.

Fälle für das eventuelle Vorhandensein von Fruchtprimordien an die Hand gegeben war, blieben die durch die Fruchtanlagen in der Gonidienschicht erzeugten helleren Stellen. Im Verhältnis zu der Anzahl der zu diesem Zwecke angefertigten Schnitte gelang es mir nur in ganz wenigen Fällen die jüngsten Stadien der Fruchtentwicklung zu beobachten.

Wohl fand ich an verschiedenen Stellen jüngere Anlagen, allein sie waren immer schon soweit entwickelt, dass sie sich unten und oben bereits über die Gonidienschicht hinaus erstreckt hatten, und die Anlage als solche schon bei schwacher Vergrößerung leicht zu erkennen war. Am äusseren Rande einer solchen fast kreisförmigen Anlage — bei älteren sogar noch zwischen den Paraphysen — konnte man deutlich viele zerstreute durch die Ausdehnung der Anlage nach unten und oben an die Peripherie gedrängte, gelbgrün gefärbte, also jedenfalls im Absterben begriffene Gonidien beobachten. Das innere einer Frucht in dem in Rede stehenden Stadium der Entwicklung selbst, bei 1000facher Vergrößerung betrachtet, war von einem unregelmässig verflochtenen Knäuel kleinerer und grösserer blasenartiger Zellen von stark lichtbrechendem Inhalt erfüllt, zwischen denen einzelne Gonidien eingekeilt lagen. Mit Jodtinktur, Chlorzinkjodlösung und Jodjodkaliumlösung färbten sich diese Zellen, welche sich bei näherer Untersuchung meistens als in Sprossung befindlich erwiesen, kaum merklich dunkler braun als die gewöhnlichen Hyphen.

In Bezug auf die zwischen diese Fruchtprimordien eingeschlossenen Gonidien, die an und für sich durch ihr blasses Grün manchmal kaum als solche erkenntlich sind, sich aber mit Chlorzinkjodlösung behandelt durch die Violettfärbung ihrer Membran unzweideutig als solche erwiesen, habe ich dieselbe Beobachtung gemacht wie Krabbe<sup>1</sup> bei der Gattung *Cladonia*, nämlich, dass wie schon oben erwähnt, diese Algenzellen nicht bloss merklich weniger frisches Grün, sondern mehr gelbliche Farben zeigen und dass sie sich ausserdem durch ihre Grössenverhältnisse erheblich von den anderen normalen im ununterbrochenen Gonidienband anzutreffenden unterscheiden, denn zuweilen waren diese einge-

<sup>1</sup> Krabbe, G., Entwicklungsgeschichte der polymorphen Gattung *Cladonia*. Leipzig, 1891, p. 26.

schlossenen Algenzellen nur kaum halb, meistens mehr als doppelt so gross, nie aber gleichgross wie die normalen. Ich schliesse mich in dieser Beziehung vollständig der Meinung Krabbes an, denn zweifelsohne werden diese zwischen den Fruchtprimordien eingeschlossenen Algenzellen vielleicht gerade durch diesen Einschluss vor ihrem Absterben noch zu einem intensiveren Wachstum gereizt, welches sich zunächst durch eine starke Zunahme des Umfangs, zuletzt aber durch eine bei einzelnen noch zu stande kommenden Teilung in kleinere Tochterzellen zu erkennen gibt. Es ist in dieser Beziehung hier auch hinzuweisen auf die bekannten Beobachtungen Stahls<sup>1</sup> an den Hymenialgonidien bei *Endocarpus pusillum* und anderen Arten und Neubners<sup>2</sup> an den Gonidien der Calicieen.

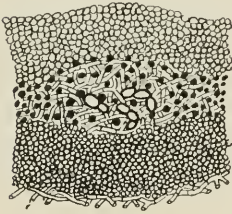


Fig. 3. Jüngliche Askogone von *Solorina saccata* in der unteren Hälfte der Gonidienschicht, das jüngste zur Beobachtung gelangte Stadium eines Fruchtprimordiums darstellend: Die Askogone zeigen noch keine Neigung zur Sprossung, von Paraphysenentwicklung ist noch nichts zu bemerken.  $\frac{150}{1}$

Das jüngste Stadium eines Fruchtprimordiums, welches mir aufzufinden gelang, traf ich im untersten Teil der Gonidienschicht sitzend an. Es bestand aus wenigen grossen, in intensiver Entwicklung befindlichen Zellen, welche sich rosenkranzartig aneinander reiheten (cf. Fig. 3, 150fach vergrössert); sie zeichnen sich durch grösseres Lichtbrechungsvermögen aus und unterscheiden sich so sehr von ihrer Umgebung, dass sie auf den ersten Blick als etwas Besonderes auffallen. Die zunächst zu lösende Aufgabe besteht in der Beantwortung der Frage, ob die fraglichen Zellen, von denen zweifelsohne die Fruchtentwicklung

ausgeht, in entwicklungsgeschichtlicher und physiologischer Hinsicht gleichartig sind oder ob sie Verschiedenheiten erkennen lassen. Rein äusserlich genommen stimmen sie auf das genaueste mit den Gebilden überein, wie sie Fünfstück bei *Peltigera* und *Nephroma* beobachtet hat; der genannte Autor betrachtet sie dort als funktionslos gewordene, rudimentäre weibliche Sexualorgane, eine Auffassung, welcher sich Krabbe und andere Forscher als der ungezwungensten Deutung angeschlossen haben. Jene Hyphen

<sup>1</sup> l. c., Heft II.

<sup>2</sup> Neubner, Beiträge zur Kenntnis der Calicieen, in „Flora“ 1883.

werden seitdem als Askogone angesehen und ich nehme keinen Anstand, auch die bei *Solorina saccata* von mir aufgefundenen Gebilde als solche anzusprechen. Im Hinblick auf die Baursehen Beobachtungen<sup>1</sup> an *Collema* kommt indes die Möglichkeit in Betracht, dass die Zellen, von welchen die Fruchtentwicklung ihren Ausgang nimmt, vielleicht verschiedene Kerne enthalten. Meine Untersuchungen führten jedoch in dieser Hinsicht zu einem völlig negativen Resultate: ich fand in jenen Zellen bei *Solorina saccata* überhaupt niemals organisierte Gebilde, welche als Kerne im Sinne Baur hätten gedeutet werden können. Ferner bot die morphotische Ausgestaltung der Anlagen niemals einen Anhaltspunkt, welcher auf eine sexuelle Differenzierung hingewiesen hätte. Wenngleich nun etwas ältere Anlagen auch noch in dem luftführenden Hyphengewebe, das sich im Thallus an die Unterseite der Gonidienschicht anschliesst, solche Askogonzellen erkennen lassen (cf. Fig. 2), so gehen diese Zellen keineswegs aus jenem Gewebe hervor, denn die anfängliche Ausdehnung der Fruchtprimordien erfolgt zunächst vorwiegend in horizontaler Richtung, erst später macht sich eine intensivere Wachstumsrichtung nach der Thallusoberfläche zu geltend.

Ferner lag das jüngste Stadium, dessen Auffindung mir gelang, niemals unter, sondern stets nur im unteren Teile der Gonidienschicht. Die fraglichen Gebilde sind somit als zusammengehörig und als gleichartig zu betrachten. An dem jüngsten von mir aufgefundenen Stadium der Fruchtentwicklung wie auch an weiter in der Entwicklung fortgeschritteneren ist endlich nirgends ein Vorgang, wie Copulation etc. zu beobachten, welcher die Deutung eines Sexualaktes zuliesse. Die einzelnen Fruchthyphen entwickeln sich vielmehr rein vegetativ aus den in der Gonidienschicht liegenden Hyphen, sie entspringen aus nebeneinander liegenden Basalzellen. Ihre in die Augen fallende Kurzgliedrigkeit erlangen sie durch intercalare Teilungen, sie wachsen getrennt zunächst aufwärts, später, wie sich an älteren Anlagen leicht verfolgen lässt, dehnen sie sich seitlich und auch abwärts aus durch intensive Sprossung. Die Askogonzellen zeigen verhältnismässig lange andauerndes lebhaftes Wachstum und Vermehrung durch Teilungen. Auf

---

<sup>1</sup> l. c., p. 363 ff.

diese Weise erlangen die Anlagen beträchtliche Ausdehnung, bevor ein neues Stadium der Entwicklung einsetzt. Endlich sprossen aus den Askogonzellen feinere Seitenzweige hervor, welche sich überaus reich verzweigen und so in sehr kurzer Zeit ein sehr dichtes, unentwirrbares, zartes Hyphengeflecht, das sogenannte askogene Gewebe bilden, aus welchen schliesslich die Schläuche hervorgehen. In dem Grade, in welchem die Entwicklung des askogenen Hyphengewebes fortschreitet, kollabieren die Askogonzellen, so dass man letztere sehr bald nur noch vereinzelt und stetig undeutlicher, schliesslich überhaupt nicht mehr beobachten kann.

Die Verfolgung des weiteren Verlaufs der Fruchtentwicklung liegt ausserhalb des Bereiches der Aufgabe, die ich mir gestellt hatte.

Wie sich aus der vorstehenden Darstellung ergibt, repräsentiert *Solorina saccata* einen Typus der Fruchtentwicklung, welcher sich von demjenigen von *Collema* ganz wesentlich unterscheidet, dagegen mit dem *Peltigeratypus* völlig identisch ist: Spermastien fehlen, *Trichogyne* kommen nicht mehr zur Entwicklung, sondern nur noch Askogone. Während bei *Collema* nach den bekannten älteren Beobachtungen Stahls, namentlich aber Baur's<sup>1</sup> aus der jüngsten Zeit „die Weiterentwicklung der *Carpogone* zu *Apothecien* an das gleichzeitige Vorhandensein von *Spermogonien* mit *Spermastien* gebunden zu sein scheint“, verläuft die Entwicklung der Askogone zu *Apothecien* bei *Solorina saccata* von Anfang bis zu Ende rein vegetativ. Bei *Collema crispum* nehmen nach Baur die unbefruchteten *Carpogone* an der *Apothecienbildung* nicht teil, sondern bilden sich zurück. Bei *Solorina saccata* dagegen sind Befruchtungsvorgänge, wie sie für *Collema crispum* wahrscheinlich sind, völlig ausgeschlossen, trotzdem entstehen aus den Askogonzellen schliesslich die *Apothecien*.

## 2. *Acarospora glaucocarpa* Wbg.

Das Material, welches mir zur Untersuchung dieser Krustenflechte zur Verfügung stand, stammt aus dem Gebiete der schwäbischen Alb und zwar ebenfalls aus der Umgegend von Beuron im Donautal. — Von der Flechte selbst, welche auf Kalk vorkommt, ist an den Standorten bei trockenem Wetter trotz ihres ausge-

<sup>1</sup> l. c., p. 365.

sprochenen epilithischen Charakters nicht viel zu bemerken: Der thallogische Teil der Flechte ist in der Regel nicht sehr entwickelt und in trockenem Zustande wie die Früchte nur unscheinbar in der Färbung; erst beim Befeuchten färbt sich der Thallus grün und wird dadurch auffälliger; zugleich geht die mattbraune Farbe der Apothecien in ein lebhafteres Rotbraun über.

Um die Entwicklungsgeschichte der in ziemlich grosser Anzahl vorhandenen Apothecien klarlegen zu können, versuchte ich anfangs mit dem Messer dünne Splitter des jedenfalls durch die Einwirkung dieser Flechte ziemlich gelockerten Gesteines loszulösen, jedoch gelang es mir infolge der Grobkörnigkeit des Gesteines schlecht, einzelne zusammenhängende Teile des Thallus unzerbrochen herauszupräparieren und liessen sich diese auch aus demselben Grunde nicht mit dem Rasierrmesser schneiden; deshalb griff ich zu Hammer und Meissel, um auf diese Weise stärkere und grössere Splitter unzerbrochen loszubekommen, was mir nach einigen vergeblichen Versuchen auch ziemlich gut gelang. Um nun den Thallus vom Gestein loslösen zu können, behandelte ich die losgetrennten Splitter zunächst mit verdünnter Salzsäure, worin sich die Gesteinspartikelchen allmählich lösten. Alsdann wusch ich den auf diese Weise isolierten Thallus gut mit lauwarmem destillierten Wasser, dem ich zur Neutralisation der anhaftenden Salzsäure etwas Natriumcarbonat zugesetzt hatte und liess den Thalluslappen zuletzt noch einige Zeit in kaltem Wasser liegen, um auch die eventuell ihm noch anhaftenden Spuren von Soda wieder zu entfernen.

Ich schicke hier voraus, dass sowohl bei dieser Flechte, als auch bei der nachher beschriebenen *Verrucaria calciseda* sich eine derartige Behandlungsweise als unumgänglich notwendig erweist, da sonst weder mit dem Rasierrmesser noch Mikrotom brauchbare Schnitte erhalten werden können. Übrigens wird durch dieses ziemlich energische Verfahren die Struktur der Zellen in keiner Weise verändert und erweisen sich sogar in den Zellen enthaltene Verbindungen, welche die an späterer Stelle beschriebenen Reaktionen mit den Amidokörpern bedingen, als gegen den Einfluss sowohl der lösenden Salzsäure als auch der dieser wiederum neutralisierenden Soda vollständig unempfindlich.

Der Thallus erwies sich bei beiden Flechten — sowohl bei *Acarospora* als auch bei *Verrucaria* — nach dieser Behandlung

als ziemlich zerbrechlich; ich musste ihn deshalb, um zusammenhängende Schnitte erhalten zu können, erst mit etwas Gummischleim und Glycerin behandeln und dann fast lufttrocken werden lassen, ehe ich mit dem Schneiden beginnen konnte.

Um zu jungen Apotheciumanlagen zu gelangen, blieb mir auch hier nichts anderes übrig, als den Thallus durch konsekutive Querschnitte zu zerlegen, ein Verfahren, welches bei der sehr dicht gedrängten Anlage der fertig entwickelten Apothecien entschiedene

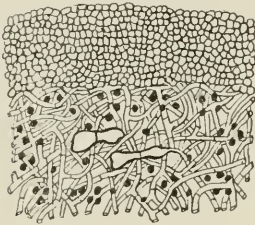


Fig. 4. Jugendliche Askogone von *Acarospora glaucocarpa* Wbg. in Sprossung und Teilung befindlich.

280.

1

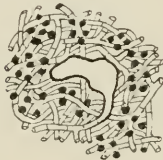


Fig. 5. Sehr junges, aus einem Ast einer gewöhnlichen Thallushyphe in der Gonidienschicht entstandenes Askogon von *Acarospora glaucocarpa* Wbg.  $\frac{300}{1}$ .

1

Aussicht auf baldigen Erfolg versprach. Thatsächlich gelang es mir auch verhältnismässig leicht, jüngere Fruchtanlagen aufzufinden, bei denen die Ausbildung der Paraphysen bald mehr bald weniger vorgeschritten war. Zwischen den einzelnen Paraphysen waren auch hier wieder vereinzelte, gelbgrün gefärbte, bald auffallend grosse, bald sehr kleine Gonidien zu erkennen und bei stärkerer Vergrösserung liessen sich im Innern selbst bei schon vorgeschrittenen Anlagen deutlich Reste von sehr grossen, in Teilung begriffenen, stark lichtbrechenden Zellen erkennen. In einigen Zellen fand ich an verschiedenen Stellen des Thallus noch jüngere Stadien des Fruchtprimordiums in Form von sehr grossen Askogonzellen; in einem Falle traf ich (cf. Fig. 4) dieselben schon in ziemlicher Ausdehnung und Teilung begriffen an, während ich in dem in Fig. 5, bei 300 facher Vergrösserung abgebildeten

Stadium die Urzellen des Askogons gefunden zu haben glaube. Aus den beiden Abbildungen ist leicht ersichtlich, dass bei Fig. 5 die Urzelle rein vegetativ aus einer gewöhnlichen Hyphe entstanden ist, während die Abbildung 4 zeigt, dass hier die Askogone sich einfach durch Sprossung vergrössert haben. Bei beiden Anlagen ist von Vorgängen, die auf einem der Fruchtentwicklung zu grunde liegenden Sexualakt deuten würden, nichts zu entdecken, zumal weder Trichogyne noch Spermogonien mit Spermastien vorhanden

sind; die Weiterentwicklung der Askogonzellen bis zum Auftreten der Schläuche spielt sich vielmehr in analoger Weise wie bei *Solorina saccata* ab. Der einzige Unterschied, der sich in der Entwicklungsgeschichte des Flechtenapotheciums von *Solorina saccata* und *Acarospora glaucocarpa* bemerkbar macht, ist der, dass die jungen Askogone hier mehr in der Mitte der Gonidienschicht, dagegen dort mehr im unteren Teil derselben zur Ausbildung kommen,

In nachstehendem seien noch kurz die Ergebnisse einiger Versuche über das Verhalten der Askogone und der askogenen Zellreste gegen verschiedene Reagentien und Färbemittel angeführt; mit Jodjodkaliumlösung, Jodtinktur und Chlorzinkjodlösung machte ich zunächst Versuche.

Während sich die Askogonzellen gegenüber den ersten beiden Reagentien kaum merklich anders verhielten als ihre Umgebung, färbten sie sich beim Behandeln mit Chlorzinkjodlösung ziemlich stärker braun als diese.

Von verschiedenen Amidokörpern, welche ich zur Erkennung der Askogonzellen bei dieser Flechte zur Anwendung brachte, erwiesen sich das p. Amidophenol und das p. Anisidin als sehr brauchbare Reagentien. Beide färbten nämlich die ganze Umgebung der Askogone rosa mit schwachem Stich ins Violette, während diese selbst vollständig farblos blieben; die Färbung mit p. Amidophenol war im vorliegenden Falle etwas intensiver violett als die mit p. Anisidin. Ich beschränke mich an dieser Stelle auf diese kurzen Notizen, werde aber an späterer Stelle auf die Bedeutung gewisser Amidokörper als mikrochemische Reagentien zur Kenntlichmachung der Fruchtprimordien ausführlicher zurückkommen.

### 3. *Verrucaria calciseda* DC.

Wiederum die Beuroner Gegend, also das Gebiet der schwäbischen Alb war es, welches mir reiches und vorzügliches Material zur Untersuchung dieser Flechte lieferte. Von einer eingehenden Beschreibung des Thallus kann ich absehen und mich darauf beschränken, auf die Angaben Fünfstücks<sup>1</sup> hinzuweisen, die ich bestätigt fand. Bei der grossen Anzahl der vorhandenen Früchte und den kurzen Zwischenräumen zwischen denselben glaubte ich

<sup>1</sup> Fünfstück, M., Die Fettabscheidung der Kalkflechten, 1895, p. 206 ff.



anfangs, dass das Auffinden junger Anlagen speziell bei dieser Flechte nicht sehr schwierig sein könnte. — Nachdem ich den Thallus der Flechte in derselben Weise wie bei *Acarospora* mit Salzsäure vom Gestein getrennt, die überschüssige Säure mit Soda abgestumpft und diese wieder durch reichliches Waschen mit lauwarmem Wasser entfernt hatte, legte ich den Thallus ebenfalls eine Zeit lang in Glycerin-Gummischleim, um den anzufertigenden Schnitten einen grösseren Halt zu verleihen. Anfänglich wählte ich bei der Suche nach Fruchtprimordien keine bestimmten Teile des perithecieenreichen Thallus aus, sondern suchte eben an den Schnitten zwischen den fertigen Früchten nach jungen Anlagen, jedoch vergeblich. Es gelang mir erst jüngere Stadien der Fruchtanlagen aufzufinden, als ich mein Augenmerk denjenigen Teilen des Thallusrandes zuwendete, wo derselbe steril zu sein schien. An solchen Stellen des Thallus gelingt es leicht, junge Anlagen anzutreffen, welche, wenn auch der Ausdehnung nach bedeutend kleiner, so doch schon deutlich die zukünftige Form der Perithecieen erkennen lassen. Schon durch ihre bräunliche Farbe fallen derartige Anlagen selbst bei ziemlich schwacher Vergrösserung auf; ihre Lage beschränkt sich je nach dem Alter der Anlagen meist auf die Gonidienschicht und die unter derselben liegende Hyphenschicht. Je älter die Anlagen werden, desto mehr nähern sie sich mit ihrem Scheitel der Thallusoberfläche, um schliesslich bei der Reife mit der Mündung der Perithecieen die Oberfläche vollends zu erreichen. Bei der Anlage besonders junger Entwicklungsstadien fiel mir auf, dass ihre Querschnittsform mehr die eines an seinen Ecken abgestumpften mit einer der Spitzen nach abwärts gerichteten Dreiecks war, während bei etwas älteren Anlagen schon mehr die runde Form zum Vorschein kam. Was die Lage jener jungen Anlagen betrifft, so fand ich solche, bei denen die Form noch mehr der eines Dreieckes ähnelte, stets ganz in dem Teile des Thallus sitzend, der direkt unter der Gonidienschicht liegt, während die älteren, bereits runden und auch umfangreicheren, schon in die Gonidienschicht hineinragten.

Aus dem mitgeteilten Befund geht hervor, dass die ursprüngliche Anlage der jungen Perithecieen unterhalb der Gonidienschicht erfolgen muss. Was die weiteren Beobachtungen anbelangt, welche ich, abgesehen von der Lage und der äusseren Gestalt an den

jungen Preithecien machen konnte, so bestanden dieselben darin, dass die meisten der älteren Anlagen trotz der verhältnismässig dünnen Schnitte, welche bei der lockeren Beschaffenheit des Thallus nur schwer herzustellen sind, nur in wenigen Fällen mehr erkennen liessen als einen dichten Knäuel zarter, eng verschlungener Hyphen, aus denen einzelne grössere, farblose Zellen, welche das Licht stärker brechen, durchschimmerten und die wohl ohne letztere Eigenschaft kaum als solche zu erkennen gewesen wären. Nur einmal gelang es mir, jene grossen Zellen, die ich bei den bisher untersuchten Arten als Askogone angesprochen habe, in vollkommener Weise blosszulegen. Das getroffene Fruchtprimordium war schon etwas älter und die Zellen bereits in Sprossung begriffen. An dem vorhergehenden Serienschchnitt durch denselben Teil des Thallus war in dem gleichen Niveau ein dichtes Geflecht von Hyphen zu bemerken, so dass ich also bei beiden Schnitten gerade glücklich zwischen den Askogonzellen und dem diese umhüllenden Hyphengeflecht hindurchgetroffen hatte. (Der wesentliche Teil des fraglichen Präparates ist bei 350facher Vergrösserung in Fig. 6 dargestellt.) Das Verhalten der Askogonzellen gegen Jodtinktur und Jodjodkaliumlösung war dasselbe wie das der Hyphen der Umgebung, nur Chlorzinkjodlösung färbte jene etwas dunkler als diese.

Auch bei den Fruchtprimordien dieser Flechte erwiesen sich die beiden Amidokörper, das Para-Amidophenol und das Para-Anisidin als zwei geeignete Reagentien, denn beide färbten die Umgebung der Fruchtprimordien schön rosa mit einem Stich ins Violette, während die Askogone selbst vollständig farblos blieben. Bei dem grossen Reichtum an Sphäroidzellen, wie er bei dieser Flechte vorkommt, wäre daran zu denken, dass die von mir beobachteten grossen Zellen verkannte Sphäroidzellen gewesen seien. Die fraglichen Zellen färbten sich jedoch nicht wie jene mit alkoholischer Alkaninlösung rot, enthielten also kein Fett; wohl gelang es mir noch

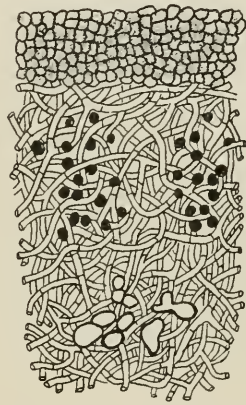


Fig. 6. Jugendliche Fruchtanlage von *Verrucaria calciseda* im Hyphengewebe unterhalb der Gonidienschicht; Askogonzellen bereits in Sprossung und Teilung befindlich.  $\frac{350}{1}$

einigemal anscheinend jüngere Stadien von Fruchtpremordien aufzufinden, in allen beobachteten Fällen war jedoch bereits reichliche Sprossung und Entwicklung des askogenen Hyphengewebes eingetreten, so dass ich nicht anzugeben vermag, ob jenen Sprossungen intercallare Teilungen wie bei *Solorina* vorausgehen. Ich fand stets einen kleinen dichten Knäuel von Hyphen, welche zwei oder drei schwach durchschimmernde grosse Zellen eng umschlossen hielten. Aus diesem Befund ergibt sich, dass wir es auch hier, wie in den bisher behandelten Fällen, mit Askogonzellen zu tun haben. Auch die jüngsten von mir beobachteten Anlagen liessen keinerlei trichogynähnliche Verbindung nach aussen erkennen, ebensowenig liess sich sonst irgend ein Vorgang, welcher auf einem bei der Entwicklung der Fruchtpremordien vorkommenden Sexualakt hingedeutet hätte, beobachten. Die Fruchtentwicklung verläuft auch hier von Anfang bis zu Ende rein vegetativ trotz des Vorkommens von Spermogonien mit Spermarien. Sie ist von den bisher behandelten Fällen in sofern verschieden, als bei *Verrucaria* nur relativ wenige Askogonzellen und zwar unterhalb der Gonidenschicht entwickelt werden, aus denen schon sehr früh durch seitliche Sprossungen die sehr zarten und überaus zahlreichen askogenen Hyphen hervorgehen.

#### 4. *Imbricaria physodes* L.

Das Material, welches mir zur Untersuchung dieser Flechte zur Verfügung stand, entstammte drei verschiedenen Standorten und zwar hatte ich erstens eine grosse Menge dieser Flechte von Schönwald in Baden, wo sie Herr Professor Dr. Fünfstück im August 1899 in einer Höhe von ca. 1050 m gesammelt hatte, zweitens hatte ich selbst im Laufe des Sommers 1900 verschiedene Exemplare dieser Flechte sowohl im württembergischen Schwarzwald bei Wildberg, Oberamt Nagold, in einer Höhe von ca. 510 m, und drittens auf dem Welzheimer Wald in der Gegend von Gschwend in einer Höhe von 520 m gesammelt. Da schon bei oberflächlicher Betrachtung an dem Material von diesen verschiedenen Standorten in Beziehung auf das Stadium seiner Entwicklung und auch sonst einige Unterschiede und Besonderheiten zu bemerken waren, so wende ich mich zunächst einer allgemeinen Beschreibung desselben zu.

Die Exemplare von Schönwald liessen sich nach der äusseren

Gliederung des Thallus leicht in drei Gruppen trennen; ein Teil derselben bewies schon durch sein runzeliges Aussehen und durch den Umstand, dass es ein zusammenhängendes Ganzes ohne jede seitliche Verästelung darstellte, dass es in der Entwicklung zurückgeblieben war; auf seiner Oberfläche war von Apothecien keine Spur zu sehen, es war dafür eine ungeheure Anzahl winzig kleiner schwarzer Punkte zu bemerken etwa von der Grösse, wie sie mit einer äusserst spitzen Feder mittels Tinte auf Papier hervorgebracht werden können.

Ein anderer Teil des Schönwalder Materiales zeichnete sich durch zahlreiche Verästelung aus und machte ohne weiteres den Eindruck gut entwickelter Individuen. An der Thallusoberfläche war von fertig entwickelten Apothecien ebenfalls nichts zu bemerken, dagegen eine grosse Anzahl schwarzer, etwas erhabener Punkte, die aber etwa viermal grösser waren als die oben erwähnten, an dem verkümmerten Thallus beobachten.

Der dritte Teil des Schönwalder Materials war wie der zweite äusserst kräftig entwickelt, zeigte aber im Gegensatz zu diesem eine grosse Anzahl bald jüngerer, bald älterer, meist in Gruppen zusammenliegender Apothecien, deren Oberfläche hellbraun und etwas eingesenkt erschien. An dem an den beiden niederen Standorten bei ca. 510 und 520 m Höhe gesammelten Material konnte ich so verkümmerte, runzelige Teile des Thallus ohne jede Verästelung nicht beobachten, wie bei dem bei 1050 m gesammelten, sondern das Material von diesen beiden Standorten zeigte einen hohen Grad von äusserer Gliederung, ja einzelne Teile desselben waren mindestens ebenso gut entwickelt wie bei den Schönwalder Exemplaren.

Was nun das Vorkommen der fraglichen Punkte und Apothecien bei diesem Material anbelangt, so konnte ich trotz des massenhaften Vorkommens dieser Flechte an beiden Standorten nur an den Exemplaren, welche ich bei Gschwend in 520 m Meereshöhe gesammelt hatte, einige wenige schlecht entwickelte Apothecien beobachten, während an der Flechte von beiden Standorten überall die grösseren schwarzen Punkte in bedeutender Anzahl zu beobachten waren. An dem gut entwickelten Material von allen drei Standorten beobachtete ich noch ab und zu an einzelnen Thallusästen oft zu mehreren zusammensitzende, blasenförmige, gelb-

braun gefärbte Auftreibungen etwa von der Grösse eines Stecknadelkopfes.

Ich wende mich nun zunächst zur Beschreibung der Untersuchungen, welche ich, um die Entwicklungsgeschichte der Apothecien klarzulegen, angestellt habe.

Auch bei dieser Flechte ging ich wieder davon aus, erst den anatomischen Bau fertig entwickelter Früchte zu studieren, da ich aus ihm wiederum wichtige Schlüsse für die Auffindung von jungen Anlagen ziehen zu können hoffte. An den Querschnitten der zuletzt gymnocarpen Früchte zeigte sich, dass die letzteren eine röhrenförmige, oben breiter werdende Gestalt besitzen, die Gonidien-schicht vor der Anlage schmaler wird und sich zu beiden Seiten in die Höhe zieht, ein Umstand, der mich veranlasste, mein Hauptaugenmerk bei der Aufsuchung junger Apothecienanlagen auf event. am Thallus vorkommende Erhöhungen zu richten. Ich unterzog speziell das durch reichliche Fruchtanlagen vorteilhaft sich auszeichnende Schönwalder Material einer genaueren Untersuchung in dieser Hinsicht. Neben den fertig entwickelten Apothecien konnte ich an den gut entwickelten Thallusteilen dieses Materials eine Menge meist farbloser, manchmal aber an der Oberfläche bräunlich gefärbter, bald kleinerer und bald grösserer Erhöhungen beobachten, welche an den verkümmerten Exemplaren fehlten. In der Nähe der reifen Apothecien fand ich selten und dann nur einzelne schwarze Punkte. Ich fertigte durch die vorhin genannten farblosen Erhöhungen Querschnitte an und konnte bei solchen, die an ihrer Oberfläche schon etwas hellbraun gefärbt waren, deutlich erkennen, dass es sich um nichts anderes als junge Fruchtanlagen handelte, bei denen die Paraphysenbildung bereits begonnen hatte. Unter der im Werden begriffenen Paraphysenschicht zeigten sich bei stärkerer Vergrösserung wiederum Reste von grösseren, farblosen, stark lichtbrechenden Zellen. Bei solchen Anlagen war, wie ich schon oben erwähnte, bereits deutlich die spätere röhrenförmige Gestalt des reifen Apotheciums ausgeprägt. Die farblosen grossen Zellen waren nur noch in geringer Anzahl vorhanden, sie befanden sich bereits in lebhafter Sprossung. Um nun zu noch jüngeren Stadien der Fruchtentwicklung zu gelangen, wählte ich mit Hilfe der Lupe solche Teile des Thallus aus, an denen ich mehrere bald grössere, bald kleinere farblose höckerartige Gebilde erkennen

konnte und zerteilte diese Thallusstücke durch Querschnitte, welche ich genau in der Reihenfolge, in der dieselben angefertigt wurden, nebeneinander auf den Objektträger legte. An den bald mit mehr bald mit weniger Glück geführten Schnitten konnte man im Innern der Höcker wiederum die grossen stark lichtbrechenden Zellen beobachten, namentlich waren es die kleineren Höcker von mehr kugliger Gestalt, in deren Innerem sich dieselben noch als weniger in Sprossung befindlich erwiesen, während in den grösseren, welche schon mehr die durch intercalares Wachstum später röhrenförmig werdende Form zum Ausdruck brachten, diese Zellen selten in jener Grösse, sondern meist schon in Sprossung befindlich erkennen liessen. Das jüngste Stadium eines Fruchtprimordiums, das ich auf dem soeben beschriebenen Wege aufzufinden vermochte, bestand aus drei grossen blasenförmigen Zellen, deren Entstehungsweise durch Sprossung gewöhnlicher Hyphen auf rein vegetativem Wege bei 280facher Vergrösserung leicht zu ersehen war (cf. Fig. 7). Die junge Anlage bietet nur insofern einen Unterschied von den Fruchtprimordien der vorher beschriebenen Flechtenspezies, als dieselben hier mehr im oberen Teil der überhaupt sehr schwachen Gonidienschicht zur Anlage zu kommen scheinen. Von Vorgängen bei der Entstehung dieser Fruchtprimordien, welche einen vorangehenden Sexualakt auch nur vermuten liessen, konnte ich schlechterdings nichts entdecken. Es besteht keinerlei Verbindung der Initialzellen mit der Thallusoberfläche, wie sie bei verwandten Laubflechten von Lindau und anderen in manchen Fällen beobachtet und als Empfängnisapparat gedeutet worden ist. Die Initialzellen selbst zeigen weder in ihrer Form, noch in ihrem Verhalten bei der Weiterentwicklung, irgend etwas, was auf eine sexuelle Differenzierung hinwiese. Gegen die verschiedenen Reagentien und Färbemittel verhielten sich die Askogonzellen ebenfalls völlig gleich: Jodtinktur und Chlorzinkjodlösung färbten dieselben kaum merklich brauner als die Umgebung, während bei Jodjodkaliumlösung ein Unterschied gar nicht zu konstatieren war. Gegen p. Anisidin und p. Amidophenol verhielten sich diese Zellen wie die der vorge-

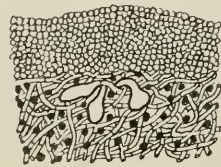


Fig. 7. Sehr junge Askogone von *Imbricaria physodes*, im obersten Teil der Gonidienschicht aus gewöhnlichen Hyphen entstanden.  $\frac{280}{1}$

bezeichneten Gonidienschicht zur Anlage zu kommen scheinen. Von Vorgängen bei der Entstehung dieser Fruchtprimordien, welche einen vorangehenden Sexualakt auch nur vermuten liessen, konnte ich schlechterdings nichts entdecken. Es besteht keinerlei Verbindung der Initialzellen mit der Thallusoberfläche, wie sie bei verwandten Laubflechten von Lindau und anderen in manchen Fällen beobachtet und als Empfängnisapparat gedeutet worden ist. Die Initialzellen selbst zeigen weder in ihrer Form, noch in ihrem Verhalten bei der Weiterentwicklung, irgend etwas, was auf eine sexuelle Differenzierung hinwiese. Gegen die verschiedenen Reagentien und Färbemittel verhielten sich die Askogonzellen ebenfalls völlig gleich: Jodtinktur und Chlorzinkjodlösung färbten dieselben kaum merklich brauner als die Umgebung, während bei Jodjodkaliumlösung ein Unterschied gar nicht zu konstatieren war. Gegen p. Anisidin und p. Amidophenol verhielten sich diese Zellen wie die der vorge-

nannten Arten, während sich nämlich ihre ganze Umgebung rosa mit einem Stich ins Violette färbte, blieben sie selbst ungefärbt. Die Färbung war bei den beiden letzten Färbemitteln von der gleichen Stärke.

Nachdem ich nun, wie ich glaube, die Entwicklungsgeschichte der Apothecien von *Imbricaria physodes* klargelegt, bezw. die asexuelle Anlage derselben dargethan habe, gebe ich in nachstehendem die Ergebnisse meiner Untersuchungen wieder, die ich über die oben genannten zweierlei „schwarzen Punkte“, die den Lichenologen übrigens schon längst durch *Lindsay* bekannt sind, und über die blasenartigen hellbräunlichen Auftreibungen angestellt habe. An den durch die fraglichen Gebilde hergestellten Querschnitten liessen sich in dem oberen schwarzen, an der Thallusoberfläche sichtbaren Teilen selbst nach Anwendung der verschiedensten Aufhellungsmittel einzelne Details nicht erkennen, während die schwarze Farbe nach abwärts mehr in ein dunkleres, noch weiter unten in ein helleres Braun übergeng. In den heller gefärbten Partien liessen sich einzelne teils im Absterben begriffene dunkelbraune, teils schon abgestorbene schwarze Zellen und Zellfragmente erkennen.

Während nun weitaus der grösste Teil dieser grösseren schwarzen Punkte an ihrer Oberfläche einen vollständig aus schwarzen, kohlig gewordenen Zellfragmenten bestehenden, in ziemlich gleichmässiger Stärke über die Anlage dahinlaufenden, nach oben zu gekrümmten Deckel trägt, zeigten einzelne der — von der Oberfläche her betrachtet sich vollständig gleichenden — Punkte ein abweichendes Querschnittsbild, indem sie wohl auch wie jene einen schwarzen, etwas nach aufwärts gekrümmten Deckel trugen, derselbe verlief jedoch nicht, wie bei jenen, in ziemlich gleichmässiger Stärke über der Anlage, sondern zeigte in der Mitte eine der Oberfläche zustrebende kraterförmige Öffnung, wie sie *Glück*<sup>1</sup> auf Tafel II abbildet.

Abgesehen nun davon, dass schon das ganze Aussehen der Querschnitte der beiden Deckelformen ein ganz verschiedenes war, liessen sich auch im Innern der Gebilde noch einzelne Eigentümlichkeiten feststellen, welche über die einstige Beschaffenheit der

<sup>1</sup> *Glück*, *Hugo*, Entwurf zu einer vergleichenden Morphologie der Flechten-Spermogonien. Heidelberg, 1899.

Anlagen einige Auskunft zu geben im Stande waren. Während sich nämlich bei denjenigen, bei denen der Deckel gleichmässig und ohne eine Öffnung verlief, im Innern der winzigen Hohlräume nach Anwendung von Aufhellungsmitteln noch Reste von grösseren, stark lichtbrechenden Zellen fanden, welche sich an ihrer helleren Färbung gegenüber der schwarzen Umgebung deutlich als solche erkennen liessen, konnte ich bei den viel selteneren Anlagen, deren Deckel eine im Entstehen begriffene Austrittsöffnung erkennen liess, im Innern nach Anwendung von Aufhellungsmitteln noch deutlich eine grössere Anzahl wohl entwickelter Conidienträger erkennen. Die geschilderten Unterschiede zwischen den von der Oberfläche aus gesehenen gleichförmigen grösseren schwarzen Punkten fand ich auch bis zu einem gewissen Grade bei den winzig kleinen Punkten, die mir an den gar nicht verästelten, runzeligen, verkümmerten Thallusteilen des Schönwalder Materials auffielen. Während nämlich auch hier weitaus der grösste Teil der schwarzen Pünktchen auf dem Querschnitt einen ganz gleichmässig verlaufenden schwarzen Deckel trug, war an einigen wenigen deutlich eine, wenn auch erst im Werden begriffene, Austrittsöffnung zu erkennen. Das innere dieser winzig kleinen Punkte liess sich infolge der Kleinheit der Objekte und der dunklen Färbung des Gewebes ungleich schwieriger erkennen. Trotzdem gelang es mir in einigen Fällen, nach erfolgter Aufhellung, in den Anlagen ohne Austrittsöffnung das Vorkommen einzelner farbloser, stärker lichtbrechender Zellen festzustellen.

Nach dem bisher Ermittelten glaube ich annehmen zu dürfen, dass wir es bei weitaus der Mehrzahl, sowohl der winzig kleinen schwarzen Punkte an den verkümmerten, runzeligen Thallusteilen des Schönwalder Materials, als auch bei den grösseren schwarzen Punkten, in deren Nähe ich nie reife Apothecien antraf, während solche an dem gut entwickelten Material von den beiden höheren Standorten vorhanden waren, mit infolge irgend welcher Anlässe zu grunde gegangenen jungen Fruchtanlagen neben vereinzelt ebenfalls abgestorbenen Spermogonien zu tun haben. Freilich stimmen in dieser Beziehung die Ergebnisse meiner Untersuchungen nicht mit denen Glücks überein, denn Glück schreibt,<sup>1</sup> bei dieser

<sup>1</sup> l. c., p. 184 (p. 104 des Sonderabdrucks).



Flechte habe er an einem einzigen Thalluslappen oft nahezu 100 Spermogonien gefunden, während es mir nur in einzelnen wenigen Fällen und nur bei dem Schönwalder Material gelang, bei der Untersuchung der grösseren schwarzen Punkte zufällig auf einige gut entwickelte Spermogonien mit reichlicher Spermationproduktion zu stossen. Die Spermogonien lassen sich bei nur oberflächlicher Betrachtung sehr schwer von den schwarzen, zu grunde gegangenen Apothecien und Spermogonien unterscheiden, da sie, abgesehen von der braunen Farbe, kaum grösser sind und auch nur wenig mehr über die Oberfläche hervorragen als jene.

Es scheint mir sehr bemerkenswert, dass ich nur an dem Schönwalder Material einige nicht zu grunde gegangene Spermogonien gefunden habe, während mir dies an dem Material von zahlreichen anderen Standorten niemals gelang. Ich habe daraufhin Exemplare von den verschiedensten Standorten — auch aussereuropäischen — durchgemustert; so konnte ich an einem Thallusstück der *Imbricaria physodes* von der Magelhaensstrasse wohl jene abgestorbenen Apothecien nebst einigen wenigen ebenfalls abgestorbenen Spermogonien auffinden, keineswegs aber reife Apothecien oder normal entwickelte Spermogonien.

Während ich ferner, wie bereits erwähnt, nur an den Schönwalder Exemplaren aus einer Höhe von ca. 1050 m über dem Meer regelmässig eine grössere Anzahl normaler Apothecien fand, konnte ich trotz der grossen Menge des von mir auf dem Schwarzwald bei ca. 510 m und auf dem Welzheimer Wald bei ca. 520 m Höhe gesammelten Materials nur an dem letzteren an einem Thalluslappen einige wenige schlecht ausgebildete Früchte auffinden. Dagegen waren an altem Material eine Menge junger Früchte und Spermogonien wohl angelegt gewesen, im Laufe der Zeit aber offenbar durch die Ungunst des Standortes, der Belichtung, der Feuchtigkeitsverhältnisse etc. zu grunde gegangen. Nach den Beobachtungen am Schönwalder Material zu schliessen, scheinen mir ausser der Höhenlage des Standortes namentlich die Feuchtigkeitsverhältnisse von hervorragender Bedeutung für die Fruktifikation zu sein. Der Standort bei Schönwald ist nämlich durch relativ hohe und stetige Luftfeuchtigkeit ausgezeichnet, hervorgerufen durch reichliche und anhaltende Nebelbildung. An demselben Standort fruchten auch noch andere Flechten, die sonst selten mit Früchten

angetroffen werden, überaus reichlich, z. B. *Platysma fallax*. Wahrscheinlich sind die fraglichen Flechten in Bezug auf die Weiterentwicklung der angelegten Apothecien und Spermogonien viel weniger im Stande, Trockenperioden zu ertragen, als die allenthalben fruchtenden Flechten.

### 5. *Peltigera canina* L.

Da mir reichlich frisches Material von verschiedenen Standorten der von Fünfstück<sup>1</sup> bereits im Jahre 1884 untersuchten *Peltigera canina* zur Verfügung stand, beschloss ich, nicht nur im Hinblick auf die diesbezüglichen Angaben Glücks,<sup>2</sup> sondern auch aus anderen Gründen die Flechte in Bezug auf ihre Weiterentwicklung einer erneuten Untersuchung zu unterziehen. Auf die ganz unzutreffenden Resultate, welche W. C. Sturgis bei der Untersuchung der Fruchtentwicklung von *Peltigera canina* erhielt, glaube ich nicht, näher eingehen zu sollen, denn der genannte Autor fand weder die bei der in Rede stehenden Flechte verhältnismässig leicht zu beobachtenden Askogone, von welchen die Apothecienbildung ihren Anfang nimmt, noch war ihm überhaupt die einschlägige Literatur bekannt.

Fünfstück fand bei den von ihm untersuchten *Peltigera*-Arten niemals Spermogonien und verwertete unter anderem diese Beobachtung als Argument gegen die Sexualität der Gattung *Peltigera*.

Glück<sup>3</sup> schreibt dagegen wörtlich: „Die ausserordentliche Ähnlichkeit, welche die kleinen knötchenförmigen Spermogonien am Thallusrande mit Apothecienanlagen besitzen, sowie die grosse Seltenheit mit der sie bei uns auftreten, haben Fünfstück veranlasst, das Vorkommen von Gonidienfrüchten bei *Peltigera* in Frage zu ziehen und selbst Tulasnes<sup>4</sup> Untersuchungen als irrig anzusehen. Nach Fünfstücks Angabe hätten Tulasne und andere Autoren jugendliche Apothecien für Spermogonien ange-

<sup>1</sup> Fünfstück, M., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Berlin 1884.

<sup>2</sup> l. c., p. 124.

<sup>3</sup> Glück, H., l. c., p. 124.

<sup>4</sup> Tulasne, Mémoire sur les lichens. Annales de sciences naturelles. Paris 1852, III. Sér., T. XVII., p. 299/201.

sehen, sowie askogene Hyphen und Bruchstücke solcher, die aus Schlauchfruchtprimordien stammten, für Sterigmen und Conidien ausgegeben.“

Hiezu muss ich bemerken, dass es bei der systematisch durchgeführten Abmusterung des mit jugendlichen Apothecien reichlich besetzten Thallusrandes kaum angenommen werden kann, dass ich nicht auch das eine- oder anderemal Spermogonien, wenn solche überhaupt vorhanden gewesen wären, hätte auffinden müssen. Auf Seite 183 gibt übrigens Glück auch selbst zu, dass auch er „bei unsern gemeinsten Peltigera-Arten immer und immer vergeblich nach Spermogonien gefahndet habe“ und auf Seite 123 schreibt er, „dass er selbst nur bei *Peltigera rufescens* Hoff. Spermogonien zu wiederholten Malen angetroffen habe“. Nach den Ergebnissen meiner Untersuchungen nun muss ich das Vorkommen von Spermogonien ebenso wie Fünfstück, wenigstens für das von mir untersuchte Material, für im höchsten Grade unwahrscheinlich erklären. In sehr seltenen Fällen sind allerdings auch später von Fünfstück<sup>1</sup> bei gewissen Peltigera-Arten unzweifelhaft Spermogonien beobachtet worden, bei *Peltigera malacea* und anderen dagegen niemals. In Bezug auf die Entwicklungsgeschichte der Apothecien kam ich bei *Peltigera canina* zu denselben Resultaten wie Fünfstück, ich fand alle Einzelheiten der Darstellung des genannten Autors in vollem Umfang bestätigt.

Da die Behandlung der Fruchtprimordien mit den von den früheren Forschern angewendeten Reagentien wie Jodtinktur, Jodjodkaliumlösung, Chlorzinkjodlösung etc. nach meinen Erfahrungen nur unbedeutende Unterschiede in der Färbung gegenüber den benachbarten Hyphen erzeugt, nahm ich Veranlassung, eine Reihe anderer Farbstoffe, namentlich auch solche, wie sie in der Bakteriologie Verwendung finden, in dieser Hinsicht auszuprobieren. Als Versuchsobjekt diente frische *Peltigera canina*, weil die Auffindung der Fruchtprimordien, infolge ihrer Randständigkeit und Grösse mit verhältnismässig geringen Schwierigkeiten verknüpft ist. — Allein aus der grossen Zahl der Tinktionsmittel lieferte auch nicht ein einziges die gewünschten Resultate; im Vergleich mit ihnen war

---

<sup>1</sup> Fünfstück, M., Lichenologische Notizen, in „Beiträge zur wissenschaftl. Bot.“, Bd. III, p. 290 ff.

immer noch die bisher geübte Behandlung der jungen Anlagen mit Jod vorzuziehen. Im Hinblick auf dieses negative Ergebnis kam mir der Gedanke, es einmal mit chemischen Körpern zu versuchen, die an und für sich keine Farbstoffe sind, aber mit grosser Leichtigkeit in solche überzugehen vermögen. In dieser Hinsicht erinnerte ich mich zunächst eines Körpers, der sogenannten Leukobase des Malachitgrüns, welche ich während meiner organisch-präparativen Thätigkeit im chemischen Laboratorium des Herrn Prof. Dr. Hell seinerzeit selbst hergestellt hatte. Der fragliche Körper ist an und für sich farblos, vermag aber schon bei längerem Stehen an der Luft in das intensiv grüne Malachitgrün überzugehen. Zu meinem Zwecke stellte ich nun eine möglichst konzentrierte alkoholische Lösung der Leukobase her und brachte hiervon einen Tropfen auf einen hohlgeschliffenen Objektträger. Frische Schnitte durch junge Fruchtprimordien wurden sodann in den Tropfen als Einschlussmedium verbracht und gegen den Zutritt der Luft die Ränder des Deckglases sorgfältig mit Vaseline bestrichen. Alle in den nachfolgenden und vorangegangenen Mitteilungen besprochenen Färbversuche habe ich stets in möglichst konzentrierter Lösung und immer unter durch obige Manipulation erzielt. Luftabschluss vorgenommen und selbstverständlich für jedes Färbemittel frische Schnitte verwendet.

Bei der Betrachtung der oben erwähnten, mit der Base des Leukomalachitgrüns behandelten Querschnitte durch das Peltigera-Fruchtprimordium war weder sofort noch nach Verlauf von einer Stunde irgend welche Veränderung zu beobachten; als ich jedoch denselben Schnitt anderen Tags noch einmal einer genauen Besichtigung unterzog, bemerkte ich, dass die gesamte Umgebung der Askogone schwach gelbgrün gefärbt war, während diese selbst vollständig ungefärbt erschienen.

Wenn mir nun auch das, was ich mit der Behandlung der Schnitte mit der Leukobase des Malachitgrüns zu erreichen gehofft hatte, nämlich die Askogone ähnlich wie mit den Jodverbindungen stärker als die Umgebung zu färben, nicht gelang, so war doch andererseits die mit der Leukobase eintretende Färbung der Umgebung der Askogone und das Ungefärbtbleiben jener ein Ergebnis, welches zu weiteren Versuchen in dieser Richtung aufmunterte. Zunächst war der Beweis erbracht, dass die Umgebung der Askogone

irgend ein oxydierendes Agens enthalten haben musste, das den Askogonen selbst mangelt. Es stand zu erwarten, dass die chemische Verschiedenheit der Askogone von deren Umgebung mit noch leichter reagierenden, an und für sich ungefärbten, aber leicht in intensive Farbstoffe übergehende Körper schärfer in die Erscheinung treten werde. Ich wendete mich daher an Herrn Dr. Hugo Kauffmann, Privatdozent der Chemie an der Kgl. Tech. Hochschule zu Stuttgart, mit der Bitte, mir eine Anzahl in dieser Hinsicht leicht veränderlicher organischer Körper zur Verfügung zu stellen. Ich benütze die Gelegenheit, Herrn Dr. H. Kauffmann für sein bereitwilliges Entgegenkommen auch an dieser Stelle meinen besten Dank auszudrücken.

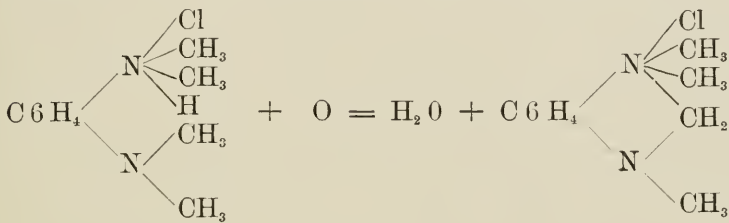
Die Körper, welche mir Herr Dr. Kauffmann zur Verfügung stellte, sind sämtlich, wie auch das Leukomalachitgrün, Abkömmlinge des Benzols und besitzen alle die Eigenschaft, durch oxydierende Agentien in chinonartige, also immer gefärbte Körper, überzugehen.

Ich bemerke schon hier, dass ich in den nachfolgenden Mitteilungen der Kürze wegen nur auf diejenigen Körper näher eingehen werde, welche sich für meine Zwecke als die geeignetsten erwiesen und zwar waren dies folgende, teilweise schon im bisherigen Verlauf der Darstellung kurz erwähnte: das Para-Anisidin, das Para-Amidophenol und das Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydrat. Für Herrn Dr. Kauffmann war bei der Auswahl dieser Körper die von ihm aufgefundene Thatsache massgebend gewesen<sup>1</sup>, dass nämlich die Leuchtfähigkeit einer Substanz bei der Einwirkung von Teslaströmen stets mit dem Vermögen in chinonartige, also gefärbte Verbindungen überzugehen, Hand in Hand geht, und zwar ist die Neigung, diese intensiven Farbstoffe zu bilden, um so grösser, je grösser die Anzahl der vorhandenen Amidogruppen ist, weshalb auch, wie ich vorausschicke, die später besprochene Reaktion mit dem Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydrat eine raschere und intensivere ist, als die mit den anderen, weniger Amidogruppen enthaltenden Körpern. Zur Erklärung der Farbstoffbildung, welcher, wie schon oben erwähnt, ein Oxydationsvorgang zu grunde liegt,

---

<sup>1</sup> Kauffmann, Hugo, Berichte der deutsch. chem. Ges., Jahrg. XXXIII, p. 1725 ff., XXXIV, p. 682 ff.

gebe ich beispielsweise die Umsetzungsformeln für das Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat an, wie sie seinerzeit C. Wurster<sup>1</sup> in seinen in den Berichten der deutschen chemischen Gesellschaft erschienenen Arbeiten, auf die ich des näheren zurückkommen werde, als bei der Bildung der gefärbten Verbindung vor sich gehend unter Annahme einer inneren Kondensation aufgestellt hat:



Ich flechte hier ein, dass das Chlorophyll der verschiedenen Flechtengonidien gegenüber den angewendeten Reagentien ein auffallend verschiedenes Verhalten zeigt, so dass bei Anwendung von Lösungen derselben Konzentration und bei gleich langer Einwirkung die Gonidien der einen Gattung entfärbt, andere violettrot, wieder andere braun und manche gar nicht verändert wurden. Auf dieses eigentümliche Verhalten der Gonidien meines Untersuchungsmaterials aufmerksam geworden, untersuchte ich daraufhin noch eine Reihe anderer Flechten, von denen mir frisches Material zur Verfügung stand; auch bei ihnen konnte ich jenes ganz merkwürdig verschiedene Verhalten der Gonidien den in Rede stehenden Reagentien gegenüber beobachten. Ich beschränke mich an dieser Stelle auf die Mitteilung der Beobachtungsthatsache, weil meine Untersuchungen jener eigentümlichen Erscheinung noch zu keinem definitiven Abschluss gelangt sind und die Behandlung der Frage zudem auch nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehört. Jedenfalls lassen die mitgeteilten Beobachtungen auf eine verschiedene chemische Zusammensetzung des Chlorophylls der Flechtengonidien schliessen.

Wie bereits erwähnt, erwiesen sich von den verschiedenen zum Zwecke der Kenntlichmachung der Askogone angewendeten Amidokörper weitaus als die geeignetsten das Para-Amidophenol, das

<sup>1</sup> C. Wurster, Berichte der d. d. Chem. Ges. 1886, Band XIX<sup>2</sup>, p. 3195 bis 3218 und XXII<sup>2</sup>, p. 1910—1912.

Para-Anisidin und das Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydrat. Während ich die ersten beiden in möglichst konzentrierter alkoholischer Lösung anwendete, benutzte ich bei letzterem ausgekochtes destilliertes Wasser zur Lösung. Die Empfindlichkeit des Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydrats ist so gross, dass die Umgebung der Fruchtprimordien speziell bei *Peltigera canina* sich sofort tief violett färbt, selbst wenn dem in einen Tropfen ausgekochten destillierten Wassers gelegten Schnitt mittelst einer Nadelspitze von einer konzentrierten wässerigen Lösung des Reagens auch nur eine minimale Spur zugeführt wird. So intensiv jedoch mit diesem Reagens die Färbung auftritt, so rasch verschwindet sie auch wieder, so dass die ganze Reaktion innerhalb einer Minute verläuft; trotzdem kann man deutlich erkennen, dass die Fruchtprimordien vollständig farblos während der Reaktion bleiben. Während also bei dem Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydrat die Färbung der Umgebung der Fruchtprimordien eine nur vorübergehende ist, zeichnen sich die beiden erstgenannten Reagentien, das *p.* Amidophenol und das *p.* Anisidin, durch die langanhaltende Dauer der Färbung vorteilhaft vor jenem aus, jedoch tritt hier die Färbung erst nach Verfluss von 12—24 Stunden ein und ist mehr rosa mit einem nur schwachen Stich ins Violette. Ich besitze Präparate, bei denen noch nach einem halben Jahre die Färbung gerade so schön zu sehen ist, wie nach den ersten 24 Stunden.

Da es mir nun nicht allein für meine speziellen Zwecke, sondern auch ganz allgemein von Interesse zu sein schien, zu ermitteln, welche Stoffe jene Färbung der Umgebung der Fruchtprimordien beim Behandeln mit den Lösungen der Amidokörper hervorrufen, befasste ich mich in verschiedener Weise damit, den Zusammenhang der Erscheinungen klarzulegen.

Der Gehalt der Umgebung der Fruchtprimordien an dem die Färbungen hervorrufenden Agens ist bei allen von mir in dieser Hinsicht untersuchten Flechten bei *Peltigera canina* am grössten, denn in der Umgebung der Fruchtprimordien dieser Flechte tritt die Färbung mit Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydrat weit intensiver auf, als bei den anderen. Es lag somit die Erwartung nahe, hier am ehesten die Natur des oxydierenden Stoffes feststellen zu können.

Im Verlaufe meiner Arbeit machte mich Herr Dr. Kauff-

mann auf einige, schon oben kurz erwähnte, in den Berichten der deutschen chemischen Gesellschaft erschienenen Arbeiten von C. Wurster aufmerksam, welcher in Pflanzenschnitten, die von ihm mit Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydratlösung behandelt, sich violett färbten, Wasserstoffsuperoxyd nachgewiesen haben will. Das ganz allgemeine Vorkommen von Flechtensäure könnte vielleicht die Vermutung nahe legen, dass die Farbstoffbildung durch Einwirkung dieser Säuren auf die betreffenden Amidokörper zu stande kommen könnte. Das ist jedoch nicht der Fall, denn meine Versuche mit einer grösseren Anzahl reiner Flechtensäuren ergaben in keinem einzigen Falle eine gefärbte Verbindung. Löw<sup>1</sup>, ferner Bach<sup>2</sup> traten seiner Zeit Wurster entgegen und bezweifelten, dass durch die Färbung des mit Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydratlösung befruchteten Papierses, welches Wurster anwendete, die Anwesenheit von Wasserstoffsuperoxyd in den Pflanzen erwiesen sei.

Ich vermutete anfangs, dass die Anwesenheit der die Färbung hervorrufenden Sauerstoffverbindung indirekt mit der Atmung im Zusammenhang stünde und suchte mir das Ungefärbtbleiben der Askogone damit zu erklären, dass bei ihnen ein intensiveres Wachstum vorhanden, somit der Sauerstoff sofort aufgebraucht, also nicht wie bei der Umgebung aufgespeichert werde. Um feststellen zu können, ob die Anwesenheit der Sauerstoffverbindung tatsächlich mit der Atmung im Zusammenhang stünde, brachte ich möglichst unverletzte Thallusstücke von einer frisch gesammelten *Peltigera canina* je in ein besonderes, reinen Wasserstoff enthaltendes Gefäss und belies dieselben zunächst eine Woche lang in demselben. Nach Verfluss dieser Zeit entnahm ich das erste Exemplar der Wasserstoffatmosphäre und fertigte einige Schnitte davon an, welche ich mit einer Lösung von Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydrat behandelte; dieselbe färbte sich ebenso intensiv wie Schnitte durch frisches Material. Woche um Woche entnahm ich nun je ein Exemplar der Wasserstoffatmosphäre, aber auch das in der sechsten Woche entnommene Exemplar zeigte mit Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydrat behandelt noch dieselbe intensive Violett färbung

<sup>1</sup> Löw, Berichte der deutsch. Chem. Ges., Jahrg. XXII, Ref. p. 146.

<sup>2</sup> Bach, A., Berichte der deutsch. Chem. Ges., Jahrg. XXVII<sup>4</sup>, Ref. p. 672 und Jahrg. XXVIII<sup>4</sup>, Ref. p. 18.



wie ein frisches. Somit darf angenommen werden, dass die fragliche Sauerstoffverbindung nicht mit der Atmung im Zusammenhang stehe, denn sonst würde doch bei Abschluss des Sauerstoffs der Luft die Flechte in der Wasserstoffatmosphäre jedenfalls den grössten Teil des aufgespeicherten Sauerstoffs aufgezehrt haben, die Färbung hätte eine weit weniger intensive sein müssen. Ich untersuchte nunmehr ein älteres, jedenfalls totes Exemplar von *Peltigera canina* auf seinen Gehalt an jenem oxydierenden Agens und fertigte zu diesem Zwecke Schnitte von einem Exemplar an, das sich schon Jahrzehnte in der Sammlung der Kgl. Tech. Hochschule in Stuttgart befunden hatte. Auch diese zweifellos schon sehr lange tote Flechte gab mit Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrat mit Ausnahme einzelner kleiner Stellen, noch dieselbe intensive Violettärbung, wie ich sie an der lebenden *Peltigera canina* beobachtet hatte. Diese Tatsache brachte mich zu der Überzeugung, dass die die Oxydation und somit die Färbung bedingende sauerstoffhaltige Verbindung recht dauerhafter Natur sei und jedenfalls mit dem leicht zersetzlichen und wenig beständigen Wasserstoffsperoxyd nicht identisch sein könne.

Um nun über die mehr oder weniger grosse Haltbarkeit bezw. Flüchtigkeit des oxydierenden Prinzipes Näheres zu erfahren, trocknete ich sowohl frische als auch alte der Sammlung entnommene Teile des Thallus von *Peltigera canina* im Wasserbad. Es zeigte sich, dass die letzteren schon nach wenigen Stunden, die ersteren aber erst nach einem Tag ihr oxydierendes Prinzip verloren hatten; auch Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydratlösung färbte nicht mehr. Wenn ich nun auch schon von vorn herein annahm, dass Wasserstoffsperoxyd das oxydierende Prinzip nicht sein könne und mich die oben erwähnten Beobachtungen in dieser Annahme bestärkten, so darf doch nicht als erwiesen betrachtet werden, dass Wasserstoffsperoxyd überhaupt nicht hier (oder in anderen Pflanzen) vorhanden sein könne. Dass Wasserstoffsperoxyd, vielleicht in sehr geringen Mengen zugegen sein kann, ist aus physiologischen Gründen sehr gut vorstellbar, nur ist es nicht an der oben geschilderten Reaktion beteiligt.

Um nun eventuell doch in der Flechte, wenn auch nur in Spuren, vorhandenes Wassersperoxyd definitiv sicher nachzuweisen, stellte ich noch folgende zwei Versuche an:

In einem gut mit kochend heissem destillierten Wasser ausgewaschenen frischen leinenen Pressak, welcher alsdann wieder gut getrocknet worden war, brachte ich einige Hände voll zerkleinerter frischer *Peltigera canina* und presste den Sack, nachdem er zugebunden war, mittelst einer Presse gut aus. Der aufgefangene ausgepresste Saft wurde sofort filtriert und gab mit Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydratlösung sofort intensive Violettfärbung, während er mit dem zum Nachweis von Wasserstoffsperoxyd gebräuchlichsten Reagens, nämlich mit Kaliumdichromat und Schwefelsäure versetzt und mit Äther ausgeschüttelt, keine Blaufärbung des letzteren und somit also die Abwesenheit von Wasserstoffsperoxyd ergab. Der beschriebene Versuch spricht dafür, dass das oxydierende Agens, wenn auch vielleicht nur teilweise, im Zellsaft gelöst enthalten sein dürfte.

Eine andere ziemlich grosse Portion von frischer *Peltigera canina* brachte ich zerkleinert mit ca. 250 g ausgekochtem und wieder erkaltetem destillierten Wasser in einen Rundkolben und destillierte mit den für die Gewinnung von hochprozentigem Wasserstoffsperoxyd aus verdünntem vorgeschriebenen Kautelen hievon im Vacuum ca. 200 ccm in zwei Fraktionen ab. Die erhaltene Flüssigkeit gab weder mit Tetramethylparaphenyldiaminchlorhydrat noch mit Kaliumdichromat, Schwefelsäure und Äther eine Reaktion, also waren in der überdestillierten Flüssigkeit weder Wasserstoffsperoxyd vorhanden, noch aber das oxydierende Prinzip überhaupt in dieselbe übergegangen.

Mit obigen Versuchen glaube ich jedenfalls bewiesen zu haben, dass bei den von mir untersuchten Flechten Wasserstoffsperoxyd als solches in nachweisbarer Menge nicht vorkommt, vielmehr glaube ich, dass die oxydierende Wirkung durch organische Superoxyde, ähnlich wie sie Engler und Weissberg<sup>1</sup> bei Terpentinöl annehmen, bedingt wird.

### Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die Hauptergebnisse meiner Untersuchungen lassen sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen:

---

<sup>1</sup> Engler, C., und Weissberg, J., Berichte der deutsch. Chem. Ges., Jahrg. XXXI<sup>3</sup>, p. 3046 ff.

Bei *Solorina saccata* treten zweierlei Apothecien auf, konkav und konvex gewölbte. Die Ursache für diesen Dimorphismus der Apothecien konnte nicht ermittelt, dagegen festgestellt werden, dass eine Doppelsymbiose der Alge mit zwei verschiedenen Pilzen nicht vorliegt. — Trichogyne, sowie Spermogonien mit Spermastien konnte ich bei *Solorina* nicht auffinden. —

Die Bildung der Paraphysen erfolgt hier nicht in der Weise wie sie z. B. Baur bei *Collema crispum* beobachtete, dass sich vegetativ werdende Karpogone an derselben beteiligten, sondern sie erfolgt durch Streckung und Sprossung der die Askogonzellen überlagernden Rindenfasern. Es gilt für *Solorina* der Schwendenersche Satz, dass das schlauchbildende Gewebe von dem paraphysenbildenden von Anfang an getrennt sein kann.

Die Anlage der Apothecien geschieht bei *Solorina saccata* im untersten Teil der Gonidienschicht und zwar auf rein vegetativem Weg, indem sich aus einzelnen zwischen den Gonidien dahinlaufenden gewöhnlichen Hyphen durch Sprossung zuerst wenige grosse Askogonzellen entwickeln, welche später durch lebhaftes intercalares Wachstum, Teilung und Sprossung in das askogene Hyphengewebe übergehen, aus dem schliesslich die Schläuche hervorsprossen. — Zwischen den einzelnen Askogonzellen sowie später auch zwischen den Paraphysen sind stets einzelne isolierte, gelbgrün gefärbte, im Absterben begriffene Gonidien zu beobachten.

Bei *Acarospora glaucocarpa* traf ich ebenfalls weder Trichogyne noch Spermogonien an, Die Fruchtprimordien entstehen hier in ganz analoger Weise wie bei *Solorina* auf rein vegetativem Wege, jedoch mit dem Unterschied, dass bei *Acarospora* die junge Anlage mehr in der Mitte der Gonidienschicht entsteht. Mit Para-Amidophenol und Para-Anisidin färbte sich die Umgebung der Fruchtprimordien rosa mit einem Stich ins Violette, während diese selbst vollständig farblos blieben.

Bei *Verrucaria calciseda* fand ich zwar keine Trichogyne, wohl aber Spermastien produzierende Spermogonien. Die Anlage der Fruchtprimordien erfolgt hier direkt unter der Gonidienschicht ebenfalls auf rein vegetativem Weg und in ganz analoger Weise wie bei *Solorina*. Das Verhalten der Umgebung der Fruchtprimordien gegen die schon oben genannten Reagentien war dasselbe wie bei *Acarospora*.

Die namentlich in der lichenologischen Literatur schon des öfters behandelten, aber noch nicht aufgeklärten „schwarzen Punkte“ bei *Imbricaria physodes*, welche häufig und gewöhnlich in grosser Anzahl auftreten, erwiesen sich in weitaus den meisten Fällen als in jugendlichem Zustand abgestorbene Apothecien, zwischen denen vereinzelte ebenfalls abgestorbene Spermogonien liegen. Trichogyne konnte ich bei *Imbricaria* nicht auffinden. Die Fruchtprimordien entwickeln sich auf rein vegetativem Wege analog wie bei den oben genannten Arten, nur mit dem Unterschied, dass sich die Fruchtprimordien mehr im oberen Teil der Gonidienschicht befinden.

Das Verhalten der Umgebung der Fruchtprimordien und der Fruchtprimordien selbst gegen Para-Anisidin und Para-Amidophenol war dasselbe wie bei *Acarospora* und *Verrucaria*.

Die Anzahl der zur vollständigen Entwicklung kommenden Apothecien ist im Verhältnis zu der zur Anlage kommenden Zahl eine verschwindend geringe. Für die Weiterentwicklung der Apothecien sowohl als auch der Spermogonien kommt allem Anschein nach in erster Linie in Betracht, dass die jungen Anlagen Trockenperioden gegenüber relativ sehr empfindlich sind.

Bei allen von mir untersuchten Flechten erfolgt die Entstehung der Fruchtanlagen auf rein vegetativem Weg; von Vorgängen, welche auf das Zugrundeliegen eines Sexualaktes schliessen lassen könnten, wie Kopulationsvorgänge u. dergl., konnte ich trotz sorgfältigster Untersuchung nirgends etwas beobachten. Der von Fünfstück speziell für *Peltigera*, *Peltidea* und *Nephroma* festgestellte Typus der Entstehung der Flechtenfrüchte gilt auch für alle von mir untersuchte Fälle.

Er findet sich ganz allgemein bei jenen Flechten, die einer Conidienfruktifikation entbehren.

Bei *Peltigera canina*, sowie den drei letztgenannten der von mir untersuchten Flechten, erwies sich zur Kenntlichmachung der Fruchtprimordien die Anwendung des Para-Amidophenols, des Para-Anisidins sowie des Tetramethylparaphenylendiaminchlorhydrates als sehr nützlich, indem sich mit diesen Körpern die Umgebung der Fruchtprimordien schön violettrosa bzw. violettrot färbte, während diese selbst vollständig farblos blieben. Im Gegensatz zu Wurster, welcher Wasserstoffsuperoxyd als oxydierendes Agens

in den Pflanzen annimmt, muss ich die Beteiligung des Wasserstoffsperoxydes von der in Rede stehenden Reaktion auf Grund meiner zahlreichen Versuche als im höchsten Grade unwahrscheinlich erklären, da es mir in keinem einzigen Falle gelang, bei den von mir untersuchten Flechtengattungen Wasserstoffsperoxyd mit den gewöhnlichen Reagentien nachzuweisen.

---

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Mezger Otto

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenfrucht 108-144](#)