© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

7. G. Krabbe: Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cladoniaceen.

(Vorläufige Mittheilung.)

Eingegangen am 16. Februar 1883.

Die *Cladoniaceen*, die schwierigste aller Flechtenfamilien, haben stets das Interesse der Botaniker, besonders der Lichenologen in hervorragender Weise in Anspruch genommen. Trotzdem aber ist es bis jetzt noch nicht gelungen, die Entwicklungsgeschichte und Morphologie dieser wegen ihres Formenreichthums fast isolirt dastehenden Pflanzenfamilie aufzuklären. Wir haben daher zur Klarlegung dieser Verhältnisse seit einigen Jahren die *Cladoniaceen* zum Gegenstand unserer Untersuchung gemacht und wollen im Folgenden das Ergebniss dieser Untersuchungen in Kürze zu skizziren suchen. Hierbei werden, wie auch von einer Skizze nicht anders zu erwarten ist, manche Punkte nicht bis zu einem vollkommen klaren Verständniss erläutert werden können; verschiedene Fragen müssen sogar vollständig unerörtert bleiben. Diese Versäumnisse sollen aber in einer späteren, ausführlicheren Arbeit unter Zugrundelegung von Abbildungen nachgeholt werden.

Zur vorherigen Orientirung ist Folgendes nothwendig voraus zu schicken. Die *Cladoniaceen* unterscheiden sich von allen andern Flechten durch den in doppelter Form zur Entwicklung kommenden Thallus. Dieser besteht einmal aus einem horizontal ausgebreiteten, und dann aus einem verticalen, je nach den einzelnen Arten verschieden gestaltetem Theile, dem sogenannten Podetium. An diesem, so nimmt man an, entstehen die eigentlichen Apothecien und Spermogonien.

Es fragt sich nun, gehören diese vielgestaltigen Podetien in Wirklichkeit zum Thallus, und wenn nicht, wie sind dieselben morphologisch zu deuten?

Abgesehen von *Cl. Papillaria* und von der Gattung *Stereocaulon* können wir diese Frage kurz folgendermassen beantworten: Die Podetien der *Cladonien* gehören nicht zum Thallus, repräsentiren vielmehr einen Theil des reproductiven Sprosses, indem sie mit den bisher als Apothecien und Spermogonien bezeichneten Gebilden den eigentlichen Fruchtkörper darstellen. Es ist demnach, um ein allbekanntes Beispiel anzuführen, das reich verzweigte, strauchförmige Podetium von *Cl. rangiferina* mitsammt den in manchen Fällen die Zweigenden abschliessenden braunen Köpfchen (bis-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

her als Apothecien bezeichnet) der Fruchtkörper dieser Flechte. *Cl. rangiferina* besitzt mit andern Worten ein reichverzweigtes Apothecium und Spermogonium. Wir wollen diese Behauptung an einer einfacher gebauten *Cladonie*, an *Cl. decorticata* zu beweisen suchen.

Diese Flechte ist durch einen ziemlich stark entwickelten laubartigen Thallus mit ausgeprägter Rinden-, Gonidien- und Markschicht charakterisirt. Das als Podetium bezeichnete Gebilde nimmt an der Grenze der Rinden- und Gonidienschicht seinen Ursprung, entsteht also endogen. Durch localisirte Sprossung der Thallushyphen gelangt an der bezeichneten Stelle ein kleines Faserbündel zur Ausbildung, welches mit seinem Scheitel bald nach seiner Anlage die Rindenschicht des Thallus durchbricht. In derartigen, bis dahin aus gleichwerthigen Elementen bestehenden Sprossanlagen kommen einige dickere, plasmareichere Hyphen zum Vorschein, die sich bei Behandlung mit Jodlösung blau färben. Die sich blau färbenden Hyphen sind die bekannten Schlauchfasern. Ihre Entstehungsweise soll einstweilen nicht in Betracht gezogen werden, da es vorerst darauf ankommt, den morphologischen Werth des sogenannten Podetiums festzustellen. — Während an dem Scheitel der einige Millimeter über den Thallus hervorragenden Sprossanlage die Paraphysenbildung stattfindet, verzweigen sich im Innern die ascogenen Hyphen zu einem dichten Geflecht und gehen dann zur Schlauchbildung über. In Bezug auf Differenzirung ist nunmehr der junge Spross zu einem vollkommen ausgebildeten Fruchtkörper geworden. Von einem Podetium thallöser Natur, an dem erst später die Apothecien entstehen sollen, kann hier gar keine Rede sein.

Das Wachsthum des jungen Fruchtkörpers ist jedoch mit dem bezeichneten Stadium nicht abgeschlossen; durch ein nachträgliches starkes intercalares Wachsthum des Gewebes unterhalb des Hymeniums wird dieses auf einem Stiel emporgehoben. In Folge unregelmässigen Wachsthums der verschiedenen Seiten dieses Stieles und zum Theil auch des Hymeniums wird der ganze Fruchtkörper nach und nach in mehrere Theile zerrissen, die darauf selbständig weiter wachsen. Der Fruchtkörper bekommt so ein verzweigtes Aussehen. Da diese durch Zerreissung entstandenen Zweige durch heranfliegende Algen zu lebhaften Sprossungen angeregt werden, wodurch an ihrer Peripherie thallöse Gewebepartien zur Ausbildung gelangen, so erhält der ganze Fruchtkörper schliesslich, mit Ausnahme der die Zweigenden abschliessenden Hymenialpartien, einen thallusartigen Charakter.

Man betrachtete nun, durch den äusseren Schein verleitet, diese Zweige (Podetium) als Thallus, und die braun gefärbten mit einem Hymenium bedeckten Enden derselben als Apothecien, welche durch besondere Sprossung aus jenen Zweigen hervorgehen sollten.

Genau so, wie der Sporen erzeugende Spross, entsteht bei *Cl. decorticata* das Spermogonium. Durch localisirte Sprossung der Thallus-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hyphen an der obersten Grenze der Gonidienschicht entwickelt sich ein homogenes Faserbündel, welches allmälig den Thallus durchbricht und dann in seinem Scheitel die ersten Sterigmen bildet. Bis zu diesem Stadium ist weder in der anatomischen Beschaffenheit noch in der Wachsthumsweise etwas zu finden, wodurch sich ein Spermatien erzeugender Spross von einem Sporen produzirenden unterscheiden liesse. Erst mit dem Auftreten bestimmter Hyphen, der Sterigmen oder Schlauchfasern, ist man zu entscheiden im Stande, ob eine Sprossanlage zum Apothecium oder Spermogonium wird. Sobald die Sterigmenbildung bis zum Beginn der Spermatienabschnürung vorgeschritten ist, bildet sich im Scheitel des Spermogoniums eine runde Oeffnung für den Austritt der Spermatien.

Was den Ort der Spermatienabschnürung betrifft, so verdient es vielleicht hervorgehoben zu werden, dass diese nur in dem über den Thallus hervorragenden Scheiteltheile des Sprosses stattfindet, wodurch sich die *Cladonien*, soviel ich weiss, von allen anderen Flechten unterscheiden. Mit Rücksicht hierauf könnten die Spermogonien der *Cladonien* gymnokarp genannt werden. Ein nachträgliches intercalares Wachsthum kommt bei den Spermogonien nicht zur Geltung, und so bleiben diese bedeutend kleiner als die Apothecien.

Bereits aus dieser flüchtigen Darlegung des Entwicklungsganges der Apothecien und Spermogonien von *Cl. decorticata* geht nach meiner Meinung mit hinreichender Klarheit hervor, dass ein Podetium in der bisher definirten Weise überhaupt nicht vorhanden ist. *Cl. decorticata* besitzt frühzeitig, oft schon im Thallus sich differenzirende Spermogonien und Apothecien, von denen die letzteren in Folge secundärer Vorgänge verschiedener Art äusserlich einen thallusartigen Charakter bekommen. An *Cl. decorticata* schliessen sich in allen wesentlichen Punkten *Cl. fungiformis*, *Cl. cariosa*, *Cl. bacillaris*, *Cl. macilenta*, *Cl. incrassata*, und zum Theil auch *Cl. Botrytes* und *endiviaefolia* an.

Die meisten *Cladonien* zeigen jedoch, was den Entwicklungsgang und Polymorphismus des Fruchtkörpers betrifft, viel complicirtere Verhältnisse. Wir wollen diese an *Cl. alcicornis* klar zu legen suchen. Aus dem laubartigen Thallus dieser Flechte entstehen Apothecien und Spermogonien, welche sich entweder schon im Thallus oder unmittelbar nach Durchwachsung desselben differenziren, und von Einzelheiten abgesehen mit den Fruchtformen der vorhin aufgezählten *Cladonien* in den Hauptpunkten übereinstimmen. Nur bleibt das Apothecium kleiner und ist zuweilen kaum gestielt, weil ein intensives intercalares Wachsthum nach Anlage des Hymeniums nicht stattfindet. Ausser diesen einfachen Formen besitzt aber *Cl. alcicornis* noch andere, die der richtigen Deutung grössere Schwierigkeiten darbieten. Zwischen den Apothecien- und Spermogonienanlagen, mit diesen in derselben Region des Thallus, entstehen Sprosse, welche zwar in ihrer Anlage und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in ihrem anfänglichen Entwicklungsgange mit den bisher erörterten Fruchtformen übereinstimmen, sich aber von diesen dadurch wesentlich unterscheiden, dass sie sich nicht unmittelbar oder bald nach ihrer Entstehung differenziren, sondern eine Zeit lang ununterbrochen weiter wachsen, indem ihr Gewebe homogen bleibt. Hat ein derartiger Spross eine gewisse Grösse erreicht, dann stellen die Fasern in der Mitte des halbkugeligen Scheitels ihr Wachsthum ein, während die peripherisch gelegenen um so intensiver fortwachsen. Da sich in Folge dieses Vorganges der Scheitel abflacht und sich kraterförmig vertieft, so nimmt der Spross nach und nach eine trichter- oder trompetenförmige Gestalt an. Abgesehen von den oft complicirten Wachsthumsvorgängen, die durch heranfliegende Algen sowohl an der Peripherie als auch in der Trichtereinsenkung des Sprosses eingeleitet werden, zeigt dieser vorläufig weiter keine Veränderung, als Grössenzunahme. Verfolgt man das Wachsthum derartiger Sprosse Schritt für Schritt weiter, so lässt sich an manchen derselben die Beobachtung machen, wie zwischen den Scheitelfasern des Trichterrandes mit der Zeit dickere plasmareichere Hyphen sichtbar werden, die sich durch Jod blau färben. Es sind also ohne Zweifel Schlauchfasern. Sobald sie erscheinen, hört das Scheitelwachsthum des Sprosses auf, und auf dem ganzen Rande desselben beginnt die Paraphysenbildung. Der Trichterrand bildet sich so allmälig, gerade so wie der Scheitel der Fruchtformen, welche sich frühzeitig differenziren, zum Hymenium um. Darnach können wir über die morphologische Deutung dieses trichterförmigen Sprosses bei *Cl. alcicornis* nicht mehr im Unklaren sein; er ist nichts anderes als ein Fruchtkörper eigenthümlicher Gestalt, ein trichterförmiges Apothecium, welches nur an seinem äusseren Rande ein Hymenium entwickelt. So klar, wie in diesem Falle, liegen zwar die Verhältnisse selten, um aber die Sache nicht zu compliciren, müssen wir uns an möglichst einfache Formen halten.

Von den verschiedenartigen Erscheinungen, die späterhin an diesem trichterförmigen Apothecium eintreten, verdient hier hervorgehoben zu werden, dass in den meisten Fällen die anfänglich zusammenhängende Lamina durch secundäre Vorgänge verschiedener Art zerrissen wird. Es isoliren sich so einzelne Hymenialpartien, die äusserlich den Eindruck besonderer Apothecien machen und, wie bekannt, bisher auch als solche beschrieben wurden.

Die Schlauchfaserbildung geht jedoch nicht bei allen Sprossen in räumlicher Beziehung ununterbrochen auf dem ganzen Trichterrande vor sich. Nicht selten entstehen die Schlauchfasern im Trichterrande nur an einzelnen Stellen von grösserer oder geringerer Ausdehnung. Da an derartigen Sprossen die Paraphysenbildung auch nur an solchen Stellen mit Schlauchfasern stattfindet, so differenziren sich hier von Hause aus besondere Partien des Trichterrandes zum Hymenium, die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch sterile Gewebepartien getrennt sind. Es ist dieser Fall offenbar nur eine Modifikation jenes ersten, in welchem der ganze Rand zum Hymenium wurde; und wie dort, so muss auch hier auf Grund der Entwicklungsgeschichte der ganze Spross mit seinen isolirten Hymenialpartien als morphologische Einheit, d. h. als Fruchtkörper betrachtet werden.

Es findet jedoch keineswegs immer eine Umwandlung des trichterförmigen Sprosses zum Apothecium statt. Gerade so häufig sind die Fälle, wo auf dem Trichterrande unmittelbar durch seitliche Aussprossung der Hyphen, also ohne vorhergehende besondere Sprossbildung, Sterigmen zur Ausbildung gelangen. Ist die Sterigmenbildung bis zur Abschnürung der Spermatien vorgeschritten, dann entstehen auf dem Trichterrande eine Anzahl rundlicher Oeffnungen, aus denen die Spermatien austreten. Eine solche Oeffnung führt entweder in eine krugförmige Vertiefung — dies ist der einfachste Fall — oder in verschiedenartig gewundene Kammern, deren Wände von den Spermatien abschnürenden Sterigmen bekleidet sind. Da die Randpartien, an denen Sterigmenbildung stattfindet, meistens durch etwas lebhafteres Wachsthum über das Niveau des Trichterrandes hervortreten und so gleichsam papillenförmige Erhebungen desselben bilden, so hat es bei oberflächlicher Betrachtung ganz den Anschein, als ob diese Partien, die einem Spermogonium früher Differenzirung oft ziemlich ähnlich sehen, aus besonderen Anlagen hervorgegangen seien. Es darf uns dieser Schein jedoch in der morphologischen Deutung des ganzen Sprosses nicht irre führen. Wir sahen bereits, dass auch bei den Sporen erzeugenden Sprossen Fälle vorkommen, wo nicht der ganze Trichterrand von der Schlauchfaserbildung in Anspruch genommen wird und wo daher scheinbar besondere Apothecien zur Entwicklung kommen. In Uebereinstimmung hiermit muss auch im vorliegenden Falle der trichterförmige Spross als morphologische Einheit aufgefasst werden. Wir haben einen Spermatien erzeugenden Spross von trichterförmiger Gestalt, oder was dasselbe ist, ein trichterförmiges Spermogonium vor uns. Uebrigens kommt es auch vor, dass sich die Sterigmenbildung fast auf den ganzen Trichterrand, ohne durch sterile Gewebepartien unterbrochen zu werden, ausdehnt. Für den Austritt der Spermatien bilden sich dann, statt rundliche, schlitz- oder spaltenförmige Oeffnungen, je nach dem Umfang der Spermatien abschnürenden Partien von grösserer oder geringerer Ausdehnung.

Bisher sind nur solche Fälle in Betracht gezogen worden, in denen der sich erst spät differenzirende trichterförmige Spross von *Cl. alcicornis* entweder zum Apothecium oder Spermogonium wurde. Es kommt aber auch vor, dass ein derartiger Spross zwitterig wird in sofern, als an der einen Stelle des Trichterrandes Schlauchfasern, an einer andern Sterigmen zur Ausbildung gelangen. Diese verschiedenartige

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Differenzirung der kreisförmigen Scheitelkante mancher Sprosse ist keiner Regel unterworfen; bald wird der grössere Theil des Randes zum Hymenium, während die Sterigmenbildung nur wenig Raum in Anspruch nimmt, bald findet das Umgekehrte statt. Gewöhnlich wechseln Sporen erzeugende mit Spermatien abschnürenden Gewebepartien in bunter Reihenfolge ab.

Ausser den bisher aufgeführten Sprossformen finden sich bei *Cl. alcicornis* endlich solche, welche sich überhaupt nicht differenziren, vielmehr zeitlebens in einem sterilen Zustande verharren.

Dies sind die typischen Formen des Fruchtkörpers, die *Cl. alcicornis* besitzt. Unsere Untersuchung hat sechs verschiedene Sprossformen ergeben. Diese stimmen zwar in ihrer Anlage und in ihrem anfänglichen Entwicklungsgange genau überein, trennen sich aber bald in zwei Kategorien, indem die einen sich bald, die andern erst später, nachdem sie zu ziemlicher Grösse herangewachsen sind, differenziren. Es wird nun, um eine kurze, präzise Bezeichnungsweise für die verschiedenen Sprossformen zu haben, nothwendig, für dieselben besondere Benennungen einzuführen. Die sich unmittelbar nach ihrer Anlage differenzirenden Sprosse mögen *formae priores*, diejenigen Sprosse aber, die erst später hierzu übergehen und gewöhnlich eine von den vorigen abweichende Gestalt annehmen, *formae posteriores* genannt sein. Die *formae priores* enthalten einfache Spermogonien und Apothecien, von denen nur die letzteren oft nachträglich eine complicirtere Gestalt annehmen. Von den *formae posteriores* nennen wir den Sporen erzeugenden Spross „Diapothecium“, dem entsprechend den Spermatien abschnürenden Spross „Diaspermogonium“. Der Sporen und Spermatien zugleich produzirende Spross soll als „Disomatium“, und der sterile, d. h steril in Bezug auf Schlauch- und Sporenbildung, als „Asporum“ bezeichnet werden.

Mit der Fixirung dieser sechs verschiedenen Fruchtformen von *Cl. alcicornis* haben wir uns den Schlüssel zum morphologischen Verständniss fast der ganzen Gattung verschafft, denn die Fruchtformen der übrigen *Cladonien* lassen sich zum grössten Theil auf diese typischen Formen zurückführen.

In der folgenden Tabelle sind die wichtigsten *Cladonien* zusammengestellt mit Rücksicht auf die Fruchtformen, welche jede Art besitzt. — Zuvor aber heben wir noch ausdrücklich hervor, dass die morphologischen Verschiedenheiten des Cladonienfruchtkörpers keiner physiologischen Erklärung fähig sind, in sofern nämlich als aus den ungleichartigen äusseren Einwirkungen, wie sie die Standortsverhältnisse mit sich bringen, die verschiedenartigen, oft unmittelbar nebeneinander vorkommenden Fruchtformen nicht erklärt werden können. Auf eine phylogenetische Erörterung des Gegenstandes können wir uns hier nicht einlassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie sich eigentlich von selbst versteht, soll in der folgenden Tabelle mit dem + Zeichen hinter einer Art das Vorhandensein der am Kopfe der betreffenden Columne verzeichneten Fruchtform angegeben werden, während dort, wo eine Fruchtform nicht vorhanden, die Columne hinter der betreffenden Art leer gelassen ist.

	Artnamen	Formae priores		Formae posteriores			
		Apothecium	Spermogonium	Diapothecium	Diaspermogonium	Disomatium	Asporum
1	Cl. decorticata Flk.	+	+				
2	„ fungiformis Wulf.	+	+				
3	„ cariosa Flk.	+	+				
4	„ bacillaris Leight.	+	+				
5	„ macilenta Ehrh.	+	+				
6	„ incrassata (?) Flk.	+	+				
7	„ squamosa Hoffm.	+	+				
8	„ botrytis Hag.	+	+				
9	„ endiviaefolia Dicks.	+	+		+		
10	„ turgida Ehrh.		+	+	+	+	
11	„ alcicornis Light.	+	+	+	+	+	+
12	„ pyxidata L.		+	+	+	+	+
13	„ cervicornis Ach.		+	+	+	+	+
14	„ digitata L.		+	+	+	+	+
15	„ fimbriata L.			+	+	+	+
16	„ crenulata Flk.			+	+	+	+
17	„ degenerans Flk.			+	+	+	+
18	„ ochrochlora Flk.			+	+	+	+
19	„ cenotea Flk.			+	+	+	+
20	„ Cornucopioides L.			+	+	+	+
21	„ bellidiflora Ach.			+	+	+	+
22	„ carneola Fr.			+	+	+	+
23	„ furcata Schreb. (?)			+	+	+	+
24	„ amaurocraea Flk.			+	+	+	+
25	„ stellata Schaer.			+	+	+	+
26	„ rangiferina L.			+	+	+	+

Da auf eine spezielle Besprechung der vorstehenden Tabelle in Bezug auf die einzelnen Arten hier verzichtet werden muss, so gehen wir direkt zur kurzen Erledigung einiger entwicklungsgeschichtlicher Punkte über. Die wichtigste Frage, nämlich die nach der Art und Weise der

© Biblioteka Instytutu Botaniki im. W. Szafera, Instytut Botaniczny PAN, www.zobodat.at

Entstehung und Weiterentwicklung des Fruchtkörpers können wir folgendermassen beantworten. Anlage und Differenzirung sowohl der *formae priores* als auch der *formae posteriores* geht ohne Betheiligung eines Sexualaktes vor sich; der Entwicklungsgang des Fruchtkörpers ist von Anfang bis zu Ende ein rein vegetativer.

An der obersten Grenze der Gonidienschicht entstehen durch seitliche Sprossung weniger Thallushyphen einige zartwandige Fasern, welche mehr oder weniger parallel unter einander nach oben wachsen und, während sie sich zu einem kleinen Bündel verzweigen, allmälig die Rindenschicht des Thallus durchbrechen. Bereits in derartigen Faserbündeln lassen sich bei den *formae priores* die ersten ascogenen Hyphen nachweisen. Sie entstehen so, dass eine gewöhnliche Sprossfaser zu einer bestimmten Zeit lebhafter zu wachsen beginnt und während ihres Scheitelwachsthums nach und nach dickere, plasmareichere Zellen abschnürt. Der Uebergang einer sterilen Hyphe in eine ascogene findet, wie ich es bereits früher für die Gattung *Sphyridium* (Botan. Zeit. 1882, S. 73) klargelegt habe, ganz allmälig statt; es lassen sich keine bestimmten Zellen angeben, von denen an gerechnet eine Faser als ascogen bezeichnet werden könnte.

Mit dieser anatomischen Veränderung einer vegetativen Hyphe beim Uebergang in den fertilen Zustand geht bei manchen *Cladonien* eine chemische Umwandlung der Zellmembran Hand in Hand, da sich dieselbe unter Zusatz von Jodlösung blau färbt. Diese Blaufärbung tritt um so intensiver hervor, je mehr eine Faser in ihren anatomischen Merkmalen den Charakter einer Schlauch erzeugenden Hyphe annimmt. Und in dem Maasse, als eine fertile Faser nach unten sich der vegetativen Form nähert, verschwindet diese Blaufärbung. Es lässt sich also auch diese nicht auf bestimmte Zellen begrenzen.

Was den Ort der Schlauchfaserbildung betrifft, so kommen für gewöhnlich an verschiedenen Stellen innerhalb einer Sprossanlage ascogene Hyphen zur Entwicklung. Sind sie jedoch in einer gewissen Anzahl vorhanden, dann entstehen keine neuen mehr, und ihre weitere Vermehrung beruht auf einer Verzweigung der vorhandenen.

Die soeben dargelegte Entstehungsweise der ascogenen Hyphen ist Grossen und Ganzen bei allen *Cladonien* dieselbe.

Ein eigenthümliches Verhalten der Schlauchfasern, wodurch fast sämmtliche *Cladonien* mehr oder weniger charakterisirt sind, verdient mit einigen Worten näher erläutert zu werden. Es gehen die ascogenen Hyphen, nachdem sie oft in grosser Anzahl in typischer Form zur Ausbildung gelangt sind, wiederum in den vegetativen Zustand über. Diese Umwandlung vollzieht sich in der Weise, dass die Scheitelzelle einer fertilen Hyphe, anstatt zum Schlauche zu werden, sich streckt und in ihrem weiteren Wachsthum nur noch vegetativ geformte Zellen ab-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schnürt. Aber nicht nur die Scheitelzelle, sondern auch die weiter rückwärts liegenden nehmen durch Streckung allmälig wieder die Form vegetativer Zellen an. Die ganze Umwandlung schreitet demnach in basipetaler Richtung fort.

Mit dem Auftreten und Fortschreiten dieser anatomischen Veränderung einer Schlauchfaser tritt auch eine Aenderung in der Beschaffenheit der Zellmembran ein, da dieselbe die Eigenschaft, sich mit Jod blau zu färben, allmälig verliert. So kann man nicht selten die Beobachtung machen, dass eine Faser in ihrem oberen bereits vegetativ gewordenen Theile einer Jodlösung gegenüber unverändert bleibt, während sie in ihrem unteren noch nicht metamorphosirten Theile das normale Verhalten zeigt.

Da von diesem Umwandlungsprozess der ascogenen Hyphen die sonstigen Wachsthumsvorgänge (Paraphysenbildung u. s. w.) des Fruchtkörpers sehr oft unbeeinflusst bleiben, so gelangen nicht selten, bei manchen *Cladonien* fast stets, Hymenien zur Entwicklung, die äusserlich normal aussehen, bei näherer Untersuchung aber keine Spur von Schläuchen und Schlauchfasern, d. h. fertilen enthalten. In Bezug auf diese vegetative Rückbildung der ascogenen Hyphen lässt sich nun die interessante Regel aufstellen, dass sie um so eher und intensiver auftritt, je grösser der Fruchtkörper wird, bevor er sich differenzirt. Während die *formae priores* das in Rede stehende Verhalten der ascogenen Hyphen verhältnissmässig selten und in wenig ausgeprägter Weise zeigen, sind die *formae posteriores* durchweg durch eine intensive Metamorphose der Schlauchfasern ausgezeichnet. Bei manchen *Cladonien*, z. B. *cervicornis*, geht dies oft so weit, dass es nur noch äusserst selten, vielleicht gar nicht mehr zur Sporenbildung kommt. Da doch nun in der Production von Schläuchen und Sporen der Hauptzweck eines Apotheciums liegt, so lässt sich jedenfalls die Behauptung rechtfertigen, dass die *Cladonien* eine in der Degeneration begriffene Pflanzengattung repräsentiren.

Oft tritt in der vegetativen Rückbildung der Schlauchfasern, nachdem dieselben eine Zeit lang angedauert hat, ein Stillstand ein, und während des ferneren Wachsthums derselben kommt der fertile Charakter wiederum zum Vorschein. Nun findet entweder Schlauchbildung statt oder die Schlauchfasern werden nochmals vegetativ.

Aber nicht nur die ascogenen Hyphen, sondern auch die Schläuche können, so lange in ihnen noch keine Sporenbildung stattgefunden hat, vegetativ auswachsen.

Dieses Verhalten der Schläuche habe ich bis jetzt nur bei *Cl. stellata* zu beobachten Gelegenheit gehabt, es ist mir aber nicht zweifelhaft, dass sich auch an anderen *Cladonien* dieselben Erscheinungen finden werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es wäre hier vielleicht der geeignete Ort, um im Anschluss an das soeben dargelegte Verhalten der Schläuche und Schlauchfasern auf die Sprossungen des Cladonienfruchtkörpers etwas näher einzugehen. Wir müssen jedoch auf eine Erörterung dieser oft sehr complicirten Verhältnisse an dieser Stelle vollständig verzichten, da eine verständliche Darstellung derselben nur an der Hand von Abbildungen möglich ist. Aus demselben Grunde können die spezielleren Wachsthumsverhältnisse der Fruchtkörper, die Gesetze, nach denen die verschiedenen Formen entstehen und in einander übergehen, hier nicht in Betracht gezogen werden. Ebenso müssen die durch heranfliegende Algen an dem Fruchtkörper hervorgerufenen Wachsthumserscheinungen, durch welche die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung und die morphologische Deutung der verschiedenen Sprosse nicht unbedeutend erschwert wird, hier unberücksichtigt bleiben.

Was den Thallus (Protothallus Körber's) betrifft, so ist hervorzuheben, dass derselbe bei manchen *Cladonien*, z. B. *Cl. furcata*, *amaurocraea*, *Cl. stellata*, *Cl. rangiferina* noch nicht gefunden und daher noch unbekannt ist. Wie derselbe trotzdem in einigen systematischen Werken als krustenförmig bezeichnet werden kann, ist mir, wie noch vieles andere in dieser Hinsicht unerklärlich.

Nach langem vergeblichen Bemühen ist es mir endlich gelungen, wenigstens den Thallus der *Cl. rangiferina* aufzufinden. Dies war für mich von grosser Wichtigkeit, weil es mir darauf ankam, gerade für diese kosmopolitische Flechte den direkten Beweis liefern zu können, dass das als Thallus betrachtete strauchförmige Podetium nur einen Theil des Fruchtkörpers darstellt. Der Thallus von *Cl. rangiferina* besteht aus kleinen oft nur Hirsekorn grossen Schüppchen, die durch gonidienfreie Gewebepartien unter einander in Verbindung stehen. Aus der Gonidienschicht dieses Thallus entspringt durch vegetative Sprossung der strauchförmige Fruchtkörper, dessen Zweigenden im fertilen Zustande das Hymenium repräsentiren.

An dieser Stelle wollen wir auch kurz auf einige interessante biologische Verhältnisse des Thallus und des Fruchtkörpers hinweisen. Während der Fruchtkörper bekanntlich fast nur auf dem Erdboden vorkommt, entwickelt sich nach meinen bisherigen Beobachtungen der Thallus an Baumrinden, abgestorbenen Aesten, an entblössten Wurzeln oder auf nacktem Gestein. Nachdem hier die jungen Fruchtkörper entstanden sind, bleiben sie so lange im Wachsthum stehen, bis sie durch irgend welche Ursachen (Regen, Wind u. s. w.) an Orte gelangen, die sich wenigstens zeitweise durch eine länger anhaltende Feuchtigkeit auszeichnen. Hier geht der Thallus, sofern dies nicht schon vorher geschehen, zu Grunde, während die Fruchtkörper kräftig weiter wachsen. Das Wachsthum des Thallus und des Fruchtkörpers ist also an verschiedene physikalische Bedingungen geknüpft, die in der Natur

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in den verschiedenen Standortsverhältnissen gegeben sind. So ist es auch erklärlich, warum der Thallus von *Cl. rangiferina* bisher nicht gefunden wurde; man hat ihn jedenfalls nur an den Standorten des Fruchtkörpers und wie auch nicht anders zu erwarten, vergeblich gesucht. — Für die Fortentwicklung der Fruchtkörper ist zwar nicht immer ein Ortswechsel unumgänglich nothwendig; auf Steinblöcken und nacktem, felsigem Boden können sich auch die Fruchtkörper an dem Standorte des Thallus weiter entwickeln, aber erst dann, wenn durch eine Vegetation von Moospflanzen und anderen Flechten eine Decke gebildet ist, die die Bedingungen einer längere Zeit anhaltenden Feuchtigkeit gewähren.

Wie der Thallus der übrigen strauchförmigen *Cladonien* beschaffen und ob überhaupt ein solcher vorhanden ist, darüber bin ich bis jetzt noch zu keinem bestimmten Resultat gekommen. Jedoch glaube ich es nach meinen bisherigen Beobachtungen als ziemlich gewiss hinstellen zu können, dass *Cl. stellata* keinen Thallus mehr besitzt. Ist dies der Fall, dann gewinnt die Frage nach der Fortpflanzung des Fruchtkörpers ein nicht unbedeutendes Interesse. — Der Fruchtkörper von *Cl. stellata* pflanzt sich, so viel ich gesehen, nur noch auf dem Wege der Sprossung und zwar in folgender Weise fort. Bei anhaltender Trockenheit sind die Fruchtkörper ziemlich spröde, so dass sie sehr leicht in Stücke zerbrechen. Es können daher von einem Standort derselben Bruchstücke durch den Wind oder sonstige Ursachen mit Leichtigkeit nach anderen Gegenden befördert werden. Sind an solchen Orten die Existenzbedingungen günstig, dann bilden sich an verschiedenen Stellen der Bruchstücke neue Strosse, die sich zu Fruchtkörpern entwickeln. Wir haben hier also einen Fall, wo die physiologische Unabhängigkeit des Fruchtkörpers vom Thallus bereits die morphologische herbeigeführt hat. Sprossungen des Fruchtkörpers sind ja keine so seltene Erscheinungen; sie finden sich nicht nur bei den *Cladonien*, sondern, wie ich bereits früher gezeigt habe, auch in anderen Flechtenfamilien in den mannigfaltigsten Formen; allein dass ein Fruchtkörper mit Ueberspringung des Thallus sich nur noch auf diesem Wege aus sich selbst fortpflanzt, dafür ist mir weiter kein Beispiel bekannt.

Was nun die oben nachgewiesene ungeschlechtliche Entstehung und Differenzirung des Cladonienfruchtkörpers betrifft, so hat mich dieses Ergebniss, welches zu den von Stahl bei den *Collemaceen* beobachteten Thatsachen im geraden Gegensatz steht, veranlasst, die Resultate Stahls nachzuuntersuchen. Meine Untersuchungen beziehen sich auf *Collema pulposum*[1]) und nach dem, was ich an dieser Flechte gesehen habe, muss ich die Resultate Stahls in den Haupt-

---

1) Herrn Dr. H. Ambronn sage ich für die freundliche Uebersendung frischen Materials meinen verbindlichsten Dank.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

punkten vollständig bestätigen. Es ist mir fast unbegreiflich, wie man die hier so überaus charakteristisch ausgebildeten Carpogone so lange hat übersehen können. An reichlich fructificirenden Thalluslappen sind sie beinahe auf jedem Schnitt in grösserer Anzahl zu finden. Eine Copulation der Spermatien mit den Trichogynenden bestimmt zu beobachten, ist auch mir, ebenso wie Stahl, nicht gelungen, und darum steht auch der Sexualakt der *Collemaceen* noch nicht über allen Zweifel fest. Ich sehe aber nicht ein, wie man diese charakteristischen Gebilde vorläufig anders als weibliche Conceptionsorgane deuten soll. Zwischen *Collemaceen* und *Cladonien* besteht sonach eine tiefe Kluft, an deren Ueberbrückung durch Uebergangsglieder bei unsern mangelhaften Kenntnissen der Entwicklungsgeschichte der übrigen Flechten vorläufig nicht gedacht werden kann.

Doch nun zurück zu unsern *Cladonien!* Angesichts der Thatsache, dass die Entwicklung des Sporen erzeugenden Sprosses ohne Betheiligung eines Sexualaktes vor sich geht, drängt sich uns in erster Linie die Frage nach der Bedeutung der Spermatien bei den *Cladonien* auf. Ich bin aber ausser Stande, diese Frage zur Zeit in befriedigender Weise beantworten zu können. Wer auf nicht streng zu beweisende Ansichten etwa Gewicht legt, für den sei bemerkt, dass ich sie für Conidien, d. h. für vegetative Fortpflanzungsorgane halte. Sie als rudimentäre Organe zu deuten, woran man zuerst denkt, hat in Anbetracht der ungeheuern Massen, in welchen diese Gebilde bei den *Cladonien* producirt werden, zum Mindesten etwas Gezwungenes.

Die Sporenproduktion, verglichen mit der Spermatienentwicklung, ist bei allen *Cladonien* nahezu gleich Null zu setzen. Während der Sporen erzeugende Spross unter andern Erscheinungen besonders in der vegetativen Rückbildung der Schlauchfasern und der oft ziemlich ausgeprägten Sterilität seine rudimentäre Natur zu erkennen giebt, ist Derartiges bei einem Spermatien abschnürenden Spross niemals zu beobachten. Wo auch immer Sterigmenbildung stattfindet, geht die Entwicklung ununterbrochen in normaler Weise bis zur ausgiebigen Spermatienabschnürung vor sich.

Es werden aber nicht nur Spermatien in grosser Menge producirt, auch die Zahl der Spermogonien übersteigt diejenige der Apothecien bedeutend. Wie ein Blick auf vorstehende Tabelle lehrt, besitzen einige *Cladonien* unter den *formae priores* keine Apothecien mehr, während die Spermogonien noch vorhanden sind. Bei *Cl. endiviaefolia* kommen Apothecien nur noch selten zur Entwicklung, während sowohl Spermogonien als auch Diaspermogonien in nicht geringer Anzahl vorkommen.

In Bezug auf Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Fruchtkörper weicht *Cl. Papillaria* von allen übrigen *Cladonien* ab. Schon der Thallus ist durch eigenthümliche Wachsthumserscheinungen charak-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

terisirt, wie sie so ausgeprägt bei keiner andern *Cladonie* vorkommen. In jugendlichen Stadien besteht derselbe aus einzelnen isolirten Schüppchen, die durch Flächenwachsthum bald in seitliche Verbindung treten und dann eine ziemlich dicke, mantelartige Decke auf dem Substrat bilden. Einerseits durch Sprossungen aus der Gonidienschicht, andererseits durch ein intensives, örtlich auftretendes intercalares Wachsthum erfährt der krustenförmige Thallus vielfache Veränderungen. Sowohl die aus dem Thallus hervorbrechenden Sprosse, als auch die in Folge intensiven localen Wachsthums hervorgerufenen wulstförmigen Erhebungen breiten sich flächenförmig aus und bilden so auf der Oberfläche des Mutterthallus einen secundären, der nach unten mit dem ersten verwächst. Dieser Prozess kann sich wiederholen, und so führt ein Schnitt durch ein älteres Lager von *Cl. Papillaria* oft durch mehrere Thallusschichten, deren Alter, wie bei geologischen Formationen von oben nach unten zunimmt. Was das bei dieser Flechte auftretende eigenthümliche Gebilde (Pseudopodetium) nnd die Apothecien und Spermogonien betrifft, so verweise ich auf das, was bereits früher hierüber mitgetheilt wurde (Bot. Zeit. 1882, S. 108 ff.). Die entwicklungsgeschichtlichen und morphologischen Verhältnisse von *Cl. Papillaria* sind jedenfalls so eigenthümlicher Natur, dass diese Flechte ohne Zweifel als besondere Gattung von den übrigen *Cladonien* getrennt werden muss. Doch ist hier nicht der Ort, derartige Fragen zu discutiren.

Die Untersuchungen an der Gattung *Stereocaulon* sind noch nicht zu einem definitiven Abschluss gebracht worden. Darum beschränke ich mich hier auf die Hervorhebung folgender, jedenfalls wichtigsten, Thatsache. Die Gattung Stereocaulon weicht in ihrem Entwicklungsgange und in ihren morphologischen Verhältnissen von der Gattung *Cladonia* ganz und gar ab. Während es sich hier herausstellte, dass die als Thallus gedeuteten Podetien nichts anders als einen Theil des Fruchtkörpers repräsentiren, gehören die Podetien der Gattung *Stereocaulon* in Wirklichkeit zum Thallus. Sie gehen nicht aus besonderen Anlagen im Thallus hervor, sondern sind nur ein weiter vorgeschrittenes Entwicklungsstadium derselben. Eine Erörterung der Details soll später gegeben werden.

Auf Grund unserer Ergebnisse lassen sich in systematischer Hinsicht folgende, später ausführlicher zu begründende Sätze aufstellen:

1. Die *Cladoniaceen* gehören nicht, wie man bisher angenommen hat, zu den Strauchflechten, sondern vertheilen sich nach der Beschaffenheit ihres Thallus auf Strauch- Laub- und Krustenflechten.

2. Die Eintheilung der heteromeren Flechten in Strauch-, Laub- und Krustenflechten ist überhaupt widernatürlich und darum zu verwerfen, weil sonst die überaus natürliche Gattung *Cladonia* auseinandergerissen werden müsste.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Die Familie der *Cladoniaceen* besteht aus ganz heterogenen Gattungen, und kann daher in ihrer bisherigen Abgrenzung nicht bestehen bleiben.

4. Mit Rücksicht auf die neuesten Resultate der Untersuchung ist nicht nur eine präcisere Diagnose und Abgrenzung der Arten, sondern auch eine andere Zusammenstellung derselben zu einzelnen Gruppen nothwendig.

Schliesslich sage ich schon hier Herrn Ober-Landesgerichtsrath Dr. Arnold in München für die vielfachen Unterstützungen, die derselbe mir in der liebenswürdigsten Weise hat zu Theil werden lassen, meinen verbindlichsten Dank. Auch bin ich Herrn Prof. Eichler für die Erlaubniss, das kgl. Herbar in Berlin benutzen zu dürfen, zu Dank verpflichtet.

Botanisches Institut der Universität
Berlin.

---

8. N. I. C. Müller (Münden): Polarisations-Erscheinungen pflanzlicher und künstlicher Colloid-Zellen.

Eingegangen am 17. Februar 1883.

Vor einer Reihe von Jahren habe ich versucht, die Erscheinung der Polarisation pflanzlicher Gewebe aus Anziehungskräften zu erklären, wie sie bei der Adhäsion als Zug und Druck zum Ausdruck kommen.

Diese Versuche und die früher in der Literatur vorhandenen Angaben über die Doppelbrechung in erhärteten Colloiden veranlassten mich, künstliche Membranen aus flüssigen Pflanzen- und Thier-Colloiden herzustellen. Es sollte hierbei von jeder complicirteren Hypothese über den Bau der pflanzlichen Zellen abgesehen und lediglich die Frage behandelt werden:

Welche Verhältnisse müssen herrschen bei dem Uebergang aus dem flüssigen in den festen Aggregatzustand für pflanzliche Colloide, damit dieselben zu doppelbrechenden Membranen erstarren? Angeregt wurde ich zu dieser Untersuchung zum Theil auch durch die interessanten Beobachtungen des englischen Physikers Maxwell über die Doppelbrechung, welche in viscosen Flüssigkeiten durch Umrühren hervorgebracht wird.

Die Erklärung für diese Erscheinung, wie sie von Maxwell seiner Zeit gegeben wurde, ist ganz frei von complicirteren Hypothesen über die Molecular-Structur der Flüssigkeiten und kann etwa so ausgesprochen werden:

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Krabbe Gustav

Artikel/Article: Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cladoniaceen 64-77