FLORA.

67. Jahrgang.

No. 10. **Regensburg, 1. April** **1884.**

Inhalt. Dr. K. B. J. Forssell: Lichenologische Untersuchungen. (Schluss.) — Anzeige. — Einläufe zur Bibliothek und zum Herbar.
Beilage. Pag. 193 u. 194.

Lichenologische Untersuchungen.

Von Dr. K. B. J. Forssell.

(Schluss.)

Die Cephalodien und die Schwendener'sche Flechtentheorie.

Die meisten Gründe, welche gegen die Schwendener'sche Theorie angeführt worden sind, stützen sich darauf, dass man das Verhältniss der Gonidien und Hyphen zu einander als eine Art Parasitismus betrachtet, wo der eine Component (die Hyphen) auf Kosten des anderen (der Gonidien) lebt. Davon ausgehend, hat man bemerkt, dass der Parasit (die Hyphen) zuerst auftritt, und dass die Wirthpflanze (die Gonidien) darnach hinzukommt; dass die Hyphen die Gonidien so dicht umschliessen, dass diese wenigstens einige Nahrung von den Hyphen erhalten müssen, und dass die Alge, obwohl von einem kräftig entwickelten Parasiten angegriffen, dessenungeachtet wohl gedeiht und sich reichlich theilt und den Hyphen Nahrung zuführt. „Quaenam enim rationes biologicae algis his parasitis maxime singularibus attributae essent? Ad perpetuum inclusae

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0179-6

in thallis heterogeneis saepius firmis stratoque corticali continuo undique obductae eae evolutionem nullam naturae Algarum congruentem manifestare possent. Algas sisterent infelices tenebricolas, in carcere angustissimo detentas omnique libertate autonoma modo ceterarum Algarum vivendi orbatas? Anne vita thallis naturale quodam exhiberet vel alibi in natura obveniens? Vel ubinam aliquid physiologice analogum occurrit?" [1])

Indessen hat Th. Fries schon vorher hervorgehoben, dass, wenn die Schwendener'sche Theorie richtig ist, es sich hier nicht um einen Parasitismus im gewöhnlichen Sinne handelt sondern um einen „parasitismus duplex et reciprocus" [2]), und dass dies an und für sich keineswegs einen hinlänglichen Grund für das Verwerfen der genannten Theorie ausmacht.

Eine nähere Untersuchung der Cephalodien zeigt auch, dass man gerade in diesen Bildungen einen unzweideutigen Beweis davon hat, dass „algae infelices tenebricolae etc." nicht nur in der Natur vorkommen können sondern auch factisch existiren, und überdies dürften, wie vorher erwiesen ist, die Cephalodien auch ein Beispiel von einem „parasitismus duplex et reciprocus" (d. h. mutualistische Symbiose) bieten.

Es giebt allerdings eine Verschiedenheit zwischen den Cephalodien und dem Flechtenthallus, nämlich dass man nicht mit Gewissheit irgend ein Beispiel davon kennt, dass Cephalodien Apothecien entwickeln. Es ist indessen nicht ganz unmöglich, dass ich solche an Cephalodien bei *Lecidea panaeola* Ach. beobachtete, dies lässt sich aber leider nicht mit Bestimmtheit entscheiden.[3]) Anderseits mag auch bemerkt werden, dass die Cephalodien im Allgemeinen so wenig entwickelt sind, dass Apothecienbildung wohl schwerlich anders eintreten könnte, als unter besonders günstigen Umständen.

Das Studium der Cephalodien zeigt uns auch, dass die Schwendener'sche Theorie nicht deswegen zu verwerfen ist, weil die Alge, obwohl auf allen Seiten von Hyphen dicht umgeben, doch wohl gedeiht und sich reichlich theilt. Kann übrigens das Chlorophyll in den assimilirenden Zellen Kohlensäure

---

[1]) Nylander: Animadversio de theoria gonidiorum algologica (Flora 1870, No. 4 p. 52.

[2]) Th. Fr. Lich. Scand. p. 6.

[3]) Arn. Lich. Exs. No. 841 wird zu näherer Untersuchung in dieser Hinsicht empfohlen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0180-7

assimiliren, wenn die Zellen Gonidien der anti-Schwendener'schen Auffassung gemäss sind (d. h. Assimilations-Organe), so liegt die Annahme a priori nahe, dass das Chlorophyll auf dieselbe Weise fungiren kann, wenn die Zellen Algen sind. An den Cephalodien haben wir auch ein deutliches Beispiel von Algenzellen, die, obwohl von Hyphen dicht umschlossen, als Assimilationsorgane fungiren und den Hyphen Nahrung zuführen.[1])

Die Frage über das Annehmen oder Verwerfen der Schwendener'schen Theorie beruht ganz natürlich auf der Beantwortung der Frage: wie entstehen die im Thallus eingeschlossenen Gonidien?

Die Entwickelung der Pseudocephalodien dürfte gewissermassen geeignet sein die Antwort hierauf zu liefern. Bei *Solorina saccata* (L.) var. *spongiosa* (Sm.) und *Lecanora hypnorum* (Hoffm.) habe ich gefunden, dass die Pseudocephalodien ganz auf dieselbe Weise entstehen, wie der Flechtenthallus nach Schwendener gebildet wird: zuerst entwickeln sich aus den Sporen Keimfäden, welche Algenzellen umschlingen und sich zwischen ihnen reich verzweigen, während sich diese vermehren, wodurch sich nach und nach ein dichtes Hyphengewebe, Gonidien umschliessend, bildet. Nach dem, was meine Untersuchungen an die Hand geben, scheinen auch die gelbgrüne Gonidien enthaltenden Theile des Thallus der beiden genannten Flechten auf ganz dieselbe Weise zu entstehen. Unter den *Nostoc*-Pseudocephalodien bei *Solorina saccata* var. *spongiosa* fand ich theils keimende *Solorina*-Sporen, theils gelbgrüne, freie Algenzellen und junge gelbgrüne Thallusanlagen (?), welche sehr verschieden entwickelt waren. Theils kamen nämlich Thallustheile vor, welche ziemlich gut entwickelt waren und aus einem Hyphengewebe mit darin liegenden gelbgrünen Gonidien bestanden, theils wurden gelbgrüne Algenzellen angetroffen, welche frei oder nur unbedeutend von Keimfäden umsponnen waren. Aus diesen Untersuchungen irgend einen bestimmten Schluss über die Entwickelung des bei dieser Varietät stark reducirten Thallus (des fertilen Thallus) zu ziehen, wäre vielleicht etwas gewagt, da ich nicht der Entwickelung der gelbgrünen Thallustheile zu ihren fertilen Stadien habe folgen können und also nicht weiss, ob diese letzteren sich wirklich aus den gelbgrünen, vorher beschrie-

[1]) Wint. l. c. p. 200.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0181-3

benen Thallustheilen entwickeln. Doch liegt ohne Widerspruch die Annahme nahe, dass die fertilen Thallustheile auf dieselbe Weise wie die oben beschriebenen sterilen entstehen.

Es ist auch bemerkt worden, dass die Flechten, obwohl eine unerhörte Verbreitung besitzend, nach der Schwendener'schen Theorie das Resultat eines zufälligen Zusammentreffens zwischen einem Pilze und einer Alge sein sollten, dass weiter Pilze[1]) und Algen[2]) wie auch Flechten im Allgemeinen an sehr verschiedenen Standorten vorkommen und dass ausserdem die Algen, welche als Gonidien fungiren sollten, nach dem was hierüber bekannt ist, nicht so grosse Verbreitung haben wie die Flechten, in welche sie nach Schwendener als Gonidien eingehen sollten.

Die Cephalodien machen indessen das Resultat eines zufälligen Zusammentreffens zweier verschiedener Organismen aus und werden nichtsdestoweniger bei mehreren Flechten mit grossem Verbreitungsgebiet constant getroffen. Das constante

---

[1]) A. v. Krempelhuber: Geschichte und Literatur der Lichenologie. Band III. München 1872 p. 185 g.

Ich erlaube mir in Zusammenhang hiermit zu erwähnen, dass es mir nicht völlig richtig zu sein scheint, vom Schwendener'schen Standpunkt aus ohne Weiteres das Hyphensystem der Flechten mit dem Mycelium der Pilze zu vergleichen. Die Sache ist wohl auf folgende Weise zu fassen: Das Hyphensystem der Flechten hat sich phylogenetisch aus Pilzmycelien entwickelt, welche durch Symbiose mit Algen nach und nach im Laufe der Zeit mehr oder weniger bedeutende Veränderungen erlitten, nicht nur hinsichtlich des äusseren Aussehens und der chemischen Bestandtheile, sondern auch was Substrat, Nahrung etc. betrifft. Die Schwendener'sche Theorie deswegen zu verwerfen, weil die Flechten z. B. nicht an todten, organischen Stoffen, modernden oder verfaulten Producten oder als Parasiten an lebendigen aber absterbenden Organismen vorkommen, zeigt, dass man sich nicht klar gemacht, dass jeder Organismus bei Veränderung der äusseren Lebensbedingungen dem Gesetz der Anpassung gemäss gewisse Veränderungen erleidet, welche durch die progressive Erblichkeit dann auf die Nachkommen übertragen werden.

[2]) Ganz bestimmt bemerkt hierüber besonders Nylander. „Gonidia Lichenum non in thallis et simul in natura libere viventia occurrunt (Protococci quidem subsimiles sunt, sed non cum ipso typo gonidiorum omnino congrui); numquam gonidia circa thallos juveniles ubique nascentes (etiam initia eorum tenerrima) observamus. Contra ubi Lichenes optime vigent et abundant, ibi „Algae" (Protococci etc.) omnino desunt." Nyl. De gonidiis et eorum formis diversis animadversiones (Flora 1877, No. 23 p. 356).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0182-9

Vorkommen der Cephalodien wird dadurch erklärt, dass die Cephalodienbildende Alge nicht nur dasselbe Verbreitungsgebiet wie die Flechte besitzt, sondern auch stets mit derselben zusammen vorkommt. In Gesellschaft z. B. mit *Peltidea aphthosa* (L.) und *Lecanora gelida* (L.) finden sich also stets Algen, welche bei diesen Flechten Cephalodien bilden.

Es ergiebt sich also, dass wirkliche Algen und Flechten in gewissen Fällen constant beisammen getroffen werden. Wie oft ein solches Zusammentreffen stattfindet, ist nicht zu entscheiden, aber für etwas kühn muss man die Beweisführung halten, welche sich auf die Angabe stützt, dass die Gonidien-Algen wahrscheinlich nicht eine so grosse Verbreitung haben wie die entsprechenden Flechten, denn hierüber liegen bis jetzt keine einigermassen hinreichende Untersuchungen vor.[1])

Als eine von den Cephalodien erhaltene Stütze für die Schwendener'sche Theorie mag daran erinnert werden, dass *Lobaria amplissima* (Scop.) und mehrere Arten unzweideutige Beweise dafür liefern, dass wirkliche Algenzellen zusammen mit Hyphen Bildungen hervorbringen können, welche alle auszeichnenden Charaktere eines Flechtenthallus haben, obwohl auf einem zufälligen Zusammentreffen verschiedener Organismen beruhend, doch eine bestimmte Form haben und in gewissen Gegenden constant vorkommen.

Es mag auch darauf hingewiesen werden, welche ganz wesentlich verschiedene Form dasselbe Hyphensystem zuweilen annehmen kann bei Einwirkung verschiedener assimilirender Zellen. Bei *Lobaria amplissima* (Scop.) bilden die Hyphen zusammen mit gelbgrünen Gonidien einen blattartigen Thallus und zusammen mit blaugrünen strauchähnliche Cephalodien, welche sowohl hinsichtlich ihrer äusseren Form als ihres inneren Baues eine täuschende Aehnlichkeit zeigen mit fein zerschlitzten Formen von *Leptogium lacerum* (Sw.) besonders var. *bolacina* Ach. (= *Cornicularia umhausensis* Auersw.). Besonders deutlich tritt die Verschiedenheit in dieser Hinsicht auch bei *Lecidea panaeola* Ach. hervor, wo die Hyphen durch

---

[1]) Als Beispiel davon, dass Algen an ziemlich unerwarteten Standorten getroffen werden können, kann ich erwähnen, dass ich im Botanischen Garten zu Upsala an noch nicht verwelkten Blättern von *Hippophaë rhamnoides* L. und *Elaeagnus argenteus* Pursh eine Fülle von Protococcus-Zellen zusammen mit einem fertilen Ascomycet, welchen ich noch nicht näher untersuchte, gefunden habe.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0183-5

Symbiose mit *Gloeocapsa Magma* (Bréb.) reichlich sich verzweigen, und ein Cephalodium entsteht, das an seinem Baue von *Pyrenopsis* Nyl. nicht unterschieden werden kann.

Wir haben jetzt in grösster Kürze die Schwendener'sche Theorie von einem theilweise neuen Standpunkt aus betrachtet. Schon aus dem angeführten geht hervor, dass die Frage über die Cephalodien die Frage über die Natur der Flechten im Allgemeinen sehr nahe berührt. Ein ausgeführter Vergleich zwischen dem Verhältniss der normalen Gonidien und dem der Cephalodien-bildenden Algenzellen zum Flechtenthallus dürfte auch geeignet sein, in mehreren Beziehungen die Schwendener'sche Flechtentheorie zu beleuchten.

Erscheinungen mit den Cephalodien in gewissen Beziehungen analog.

Wie vorher erwähnt ist, hält Nylander das normale und constante Vorkommen der Cephalodien bei gewissen Flechten für einen hinreichenden Beweis, dass sie nicht von endophytischen Algen verursacht seien. Dies veranlasst mich, auf einige andere Pflanzen hinzuweisen, bei denen man mehr oder weniger constant vorkommende endophytische Algen gefunden, um so mehr, da diese Fälle auch in anderen Beziehungen Uebereinstimmungen mit den Cephalodien zeigen.

Auf der unteren Seite des oberen Blattlappens findet sich bei den *Azolla*-Arten eine enge Oeffnung, welche zu einer grossen Höhlung innen im Blatt führt. In dieser fand Strasburger[1]) ohne Ausnahme *Nostoc*-Ketten, derselben Art angehörend, nicht nur an allen *Azolla*-Exemplaren, sondern auch in jedem einzelnen Blatt, das er studirte. Und doch stammten die untersuchten Arten aus so weit getrennten Florengebieten wie America, Neu-Holland, Asien und Africa.

Im Stamme von *Gunnera*-Arten fand Reinke[2]) in den Parenchymzellen eine von aussen hineingekommene *Nostoc*-Art, welche ohne Ausnahme an allen untersuchten Exemplaren nicht nur aus botanischen Gärten, sondern auch aus Africa, Neu-Seeland und Süd-America getroffen wurde. Treub[3]) hat

[1]) E. Strasburger: Ueber *Azolla*. Jena 1873 p. 39.

[2]) Reinke: Morph. Abhandl. p. 92, 113.

[3]) M. Treub: *Nostoc*-Kolonies in *Gunnera macrophylla* Bl. (Nederl. Kruidkundig Archief. Ser. II. Deel III. Stuck IV. 1882) — citirt nach Botanischem Centralblatt. Band XII. 1882. Nr. 9 s. 289.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0184-0

nachher dieselbe Alge in einer *Gunnera* aus Bergen im indischen Archipelagus gefunden. Es scheint also, als ob auch bei *Gunnera* eine endophytische Alge constant vorkäme.

Es könnten mehrere Beispiele davon angeführt werden, dass Algen wenn nicht constant doch wenigstens sehr oft in den Geweben anderer Pflanzen getroffen werden; ich begnüge mich aber, den vorher erwähnten eines hinzuzufügen, nämlich das Vorkommen von *Nostoc*-Zellen in den Wurzeln gewisser *Cycadeen*. Hier findet man in den Intercellularräumen zahlreiche Algenzellen, welche an den umherliegenden Parenchymzellen das Entstehen Sack-ähnlicher Auswüchse veranlassen.

Gewisse Aehnlichkeiten finden sich zwischen den Cephalodien der Flechten und den angeführten Beispielen. In allen diesen Fällen sind die Algenzellen von Aussen in die Gewebe der Wirthpflanze hineingedrungen und vermehren sich dann dort reichlich. Die Wirthpflanze erleidet keinen Schaden von der innwohnenden Alge und braucht sie für ihre Entwickelung nicht.

Eine Verschiedenheit ist es, dass bei *Gunnera* die Algenzellen innen in den Zellen der Wirthpflanze liegen, wohin sie durch Poren in der Membrane eindringen.

In welchem Verhältniss bei *Azolla*, *Gunnera* und *Cycas* die Alge zur Wirthpflanze steht, ist schwer zu entscheiden. Auf Grund des constanten Vorkommens der Alge kann man wohl kaum annehmen, dass die Symbiose ganz ohne Zweck sei. Eher dürfte man in diesen Fällen Anpassungserscheinungen sehen können, welche besonders bei *Azolla* deutlich hervortreten.

Klebs meint zwar, dass die in den Geweben höherer Pflanzen vorkommenden endophytischen Algen als „Raumparasiten“ [1]) zu betrachten seien, welche einen geschützten Ort für ihre ungestörte Entwickelung aufgesucht, und in gewissen Fällen — z. B. wenn Algen in *Sphagnum*-Blättern vorkommen — dürfte diese Erklärung hinreichend sein, aber wenn die Symbiose constant ist, kann sie darauf nicht Anspruch machen. Möglich ist, dass auch in diesem Falle Engelmann's Untersuchungen über die verschiedenen Assimilationsmaxima verschieden gefärbter Zellen einige Aufschlüsse geben können.

Algen können auch endophytisch bei gewissen Thieren

---

[1]) G. Klebs: Beiträge zur Kenntniss niederer Algenformen (Botanische Zeitung. 1881 No. 20 p. 315).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0185-6

vorkommen. Wie bekannt ist nämlich in der letzten Zeit die Ansicht ausgesprochen worden,[1]) dass in allen den Fällen, wo Chlorophyll bei niedrigeren Thieren, wie bei *Protozoen*, *Hydra* u. s. w. vorkommt, es in der That aus einzelligen Algen herrühre. Die Richtigkeit dieser Ansicht scheint durch Hamann's Untersuchungen ausser allem Zweifel gestellt zu sein, wenigstens was *Hydra* betrifft.[2]) Brandt hat auch das Verhältniss der Alge und „des Wirths" zu einander studirt und ist dabei zu folgendem Resultat gekommen, welches Hamann wenigstens theilweise bestätigt: „der Wirth" kann, wenn die Algenzellen fehlen oder zufolge unzulänglicher Beleuchtung nicht functioniren können, organische Nahrung wie andere Thiere aufnehmen, aber wenn die Alge im Thier Kohlensäure assimilirt, holt es von aussen nur anorganische Stoffe. Die Alge im fraglichen Thiere zeigt also eine sehr grosse Uebereinstimmung mit den Gonidien in den Cephalodien.

Um klar hervorzuheben, dass constante Symbiose etwas gar nicht ungewöhnliches ist, erinnere ich daran, dass man z. B. in den Wurzelknöllchen der *Leguminosen* Beispiele davon gefunden, dass ein Pilz in einer anderen Pflanze constant vorkommen kann und dort Bildungen wechselnder Form und Grösse veranlasst.

Es zeigt sich also, dass die Cephalodien der Flechten keineswegs eine alleinstehende Erscheinung sind, sondern dass sehr zahlreiche analoge Fälle beobachtet worden sind, und dass besonders das zuweilen constante Auftreten der Cephalodien keinen Beweis dafür liefert, dass sie, wie Nylander meint, besondere Organe sind.

Ich habe vorhin erwähnt, dass die Cephalodien das Resultat eines zufälligen Zusammentreffens verschiedener Organismen sind; ihr Vorkommen ist also vorzugsweise in localen Verhältnissen zu suchen. Es ist doch auffallend, dass die Anwesenheit der Alge und Berührung mit den Hyphen nicht die einzige

---

[1]) K. Brandt: Ueber das Zusammenleben von Thieren und Algen (Botanisches Centralblatt. 1882. Band IX. Nr. 5 p. 173).

[2]) O. Hamann: Zur Entstehung und Entwicklung der grünen Zellen bei *Hydra* (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Band XXXVII. Leipzig 1882 p. 457).

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0186-2

Bedingung der Bildung der Cephalodien ist. Vieles deutet hingegen darauf hin, dass zwischen der Alge und Flechte Anpassungsverhältnisse vorfindlich sind, deren Bedeutung nicht zu gering geschätzt werden darf. An demselben Standorte und mit Cephalodien-führenden Flechten dicht untermischt finden sich nämlich oft andere Flechten, welche ebenso wie die vorigen mit der Cephalodien-bildenden Alge in Berührung kommen, bei denen aber Cephalodien doch nicht entstehen. Unter mit Cephalodien reichlich versehenen *Stereocaula* kommen oft z. B. *Cladonia*-Arten vor, bei denen es mir ungeachtet genauen Suchens nie gelungen, Cephalodien zu treffen. Wir haben weiter im Vorigen gefunden, dass Cephalodien-führende Flechten nur in Berührung mit gewissen bestimmten Algen Cephalodien bilden. Dies dürfte zeigen, dass gerade zwischen diesen Algen und der Flechte ein besonderes Anpassungsverhältniss stattfinde.

Eine nähere Untersuchung der Cephalodien dürfte vielleicht einige Gesichtspunkte liefern bei der Auseinandersetzung der phylogenetischen Entwickelung der Flechten. Wie vorhin erwähnt ist, kommen Cephalodien vorzugsweise bei den Archilichenen-Gattungen vor, welche Parallelgattungen haben unter den mit *Nostoc*-Gonidien versehenen Flechten (den *Phycolichenen*), d. h. bei *Lobaria* (Hoffm.), *Nephroma* (Ach.) Nyl., *Peltidea* (Ach.), und *Lecanora* [*Psoroma* (Ach.) Nyl.], wozu kommt, dass die Cephalodien bei diesen Flechtengattungen immer gerade von *Nostocaceen* verursacht sind. Mit Grund kann man unter solchen Umständen fragen, ob sich nicht darin von dem Standpunkt der Descendenztheorie aus ein Zug gemeinsamer Stammverwandtschaft und einer nachher in verschiedene Richtungen gehenden phylogenetischen Entwickelung spüren lässt.

Von Interesse sind in dieser Hinsicht die Verschiedenheiten, welche nach meinen Beobachtungen innerhalb der Gattung *Solorina* Ach. sowohl die Cephalodien als die normalen Gonidien darbieten, worauf ich hier die Aufmerksamkeit näher richten will.

Vergleicht man die verschiedenen Arten innerhalb der Gattung *Solorina*, so findet man, dass die Cephalodien auf einem sehr verschiedenen Grad von Entwickelung stehen. Bald bilden sich bei der Keimung Pseudocephalodien, welche in sehr geringem oder keinem Zusammenhang mit dem Thallus stehen; bald entstehen durch Einwirkung blaugrüner Algenzellen an den peripherischen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0187-8

Theilen der Hyphen des Thallus Cephalodien, welche in einem geringen Zusammenhang mit demselben stehen; bald bilden sich Cephalodien, welche in das Marklager mehr oder weniger hineinwachsen und sich dort weit verbreiten und sogar an gewissen Orten das gelbgrüne Gonidiallager ganz und gar verdrängen. Die Cephalodien-führenden Arten lassen sich in eine Serie ordnen, in welcher die Cephalodien-bildende Alge von immer grösserer Bedeutung für die Flechte wird. Den Schluss dieser Reihe bildet die der *S. saccata* (L.) sehr nahestehende *Solorina* (?) *simensis* Hochst., bei der nur blaugrüne Gonidien vorkommen.[1])

Von dem Standpunkte der Descendenztheorie aus dürfte als erwiesen anzusehen sein, dass *Solorina* (?) *simensis* Hochst. und *S. saccata* (L.) zwei nahe verwandte Arten sind, welche ihre phylogenetische Entwickelung aus derselben Stammform herleiten, obwohl diese Entwickelung, was die Gonidien betrifft, in verschiedene Richtung gegangen ist. Wie diese Verschiedenheit in der phylogenetischen Entwickelung der beiden Arten eingetreten ist, ist natürlich unmöglich mit Bestimmtheit zu entscheiden.

Von Schwendener's Gesichtspunkt aus dürfte die Sache sich so erklären lassen, dass *Solorina* (?) *simensis* sich aus *S. saccata* entwickelt oder mit anderen Worten: statt dass bei der Keimung der Sporen die Hyphen zusammen mit einer gelbgrünen Alge einen *Solorina*-Thallus gebildet, sind sie bei der Keimung auf eine blaugrüne, bei den Arten innerhalb dieser Gattung sonst Cephalodien-bildende Alge getroffen, welche sie umschlungen und mit welcher sie einen Thallus gebildet haben, der ein aus blaugrünen Gonidien bestehendes Gonidiallager enthielt. Auf dieselbe Weise dürfte sich vom Standpunkt der Schwendener'schen Theorie aus das Entstehen des vor-

[1]) Im Zusammenhang hiermit mag erwähnt werden, dass in Exemplaren von *Solorina crocea* (L.) aus Ostindien (Herb. Ind. Or. Hook. fil. et Thoms. No. 1762), welche übrigens keine Verschiedenheiten von dieser Art zeigten — sie waren noch steril — nur blaugrüne Gonidien vorkamen. Nicht einmal im äussersten Rand des Thallus waren die geringsten Spuren gelbgrüner Gonidien zu entdecken. Die blaugrünen Gonidien konnte man also hier nicht als Cephalodien-bildend auffassen. Bei *S. crocea* (L.) kann also das Gonidiallager bald aus gelbgrünen, bald aus blaugrünen Gonidien bestehen. Leider habe ich nicht Gelegenheit gehabt, irgend welche entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen dieser eigenthümlichen Form zu machen.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0188-4

her erwähnten, blaugrüne Gonidien enthaltenden Thallus der *Solorina crocea* (L.) erklären lassen.

Hierher gehörende Fragen liegen indessen im Ganzen genommen ausserhalb dieser Arbeit, wenn sie auch gewisse Berührungspunkte damit haben. Ueber lose Vermuthungen und Hypothesen hinaus kann man übrigens noch nicht gelangen. Man hat auch erst in der letzten Zeit die eigenthümlichen Phänomene zu beachten begonnen, welche de Bary unter dem Namen mutualistische Symbiose zusammengefasst, und manche Fragen, welche die Erklärung dieser Phänomene berühren, kann man erst dann hoffen beantwortet zu finden, wenn die verschiedenen Arten von Symbiose ein Gegenstand mehr vergleichender Untersuchungen geworden sind, als dies bisher der Fall gewesen ist und sein konnte.

---

2. Ueber den Bau und die Entwickelung des Thallus bei *Lecanora (Psoroma) hypnorum* (Hoffm.) Ach.

Zufolge Nylander's Beobachtung von Cephalodien bei drei vorhergenannten (p. 6), dieser Untergattung angehörenden Arten, wurde ich veranlasst, *Lecanora hypnorum* (Hoffm.) eine genauere Untersuchung zu widmen. Bei dem Studium dieser Art zeigten sich verschiedene Eigenthümlichkeiten sowohl was den Bau als die Entwickelung der Flechte betrifft. Zusammen mit den vorzugsweise untersuchten Exemplaren von *L. hypnorum* (aus dem Vassbottenfjeld bei Talvig im Norwegischen Finnmarken. Juli 1868. J. E. Zetterstedt) wuchs indessen — wie es gewöhnlich der Fall ist — *Pannaria pezizoides* (Web.) Trev. [= *P. brunnea* (Sw.)], was zur Folge hat, dass die Erklärung der angedeuteten Eigenthümlichkeiten bei *L. hypnorum* mit gewissen Schwierigkeiten verbunden ist.

Der Thallus besteht bei *Lecanora hypnorum* (Hoffm.) aus einer aus kleinen, gelbbraunen, gerundeten, körnerähnlichen Schuppen bestehenden Kruste. Diese Schuppen bilden kein deutlich und ununterbrochen zusammenhängendes Lager, sondern dieses besteht aus einem Complex von mit einander mehr oder weniger zusammengewachsenen Individuen.

An Schnitten, welche durch mehrere naheliegende Schuppen

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0189-2

gemacht wurden[1]), sieht man durcheinander Schuppen mit gelbgrünen und Schuppen mit blaugrünen Gonidien. Gewöhnlich sind die Schuppen mit gelbgrünen Gonidien etwas zahlreicher als diejenigen mit blaugrünen. Jede einzelne Thallusschuppe ist ringsum von einem Rindenlager umgeben, aber davon abgesehen, ob die Schuppen gelbgrüne oder blaugrüne Gonidien enthalten, wachsen angrenzende Schuppen meistens mehr oder weniger zusammen, wodurch eine stückweise zusammenhängende Kruste von einem höchst eigenthümlichen Aussehen gebildet wird.

Die mit gelbgrünen Gonidien versehenen Thallustheile bestehen aus einem 30—45 μ dicken, pseudoparenchymatischen Rindenlager, dessen Zellen in mehreren Reihen angeordnet sind, die kleiner sind als die Zellen in der obersten Schichte und etwas bräunlich. Das Rindenlager geht nach und nach ohne eine deutliche Grenze in ein feinmaschiges Hyphengewebe über, welches aus ziemlich kurzzelligen, reichlich verzweigten, ungefärbten und schmalen Hyphen besteht, zwischen denen in bestimmten Entfernungen hie und da sich grosse Interstitien finden. In diesen liegen die gelbgrünen Gonidien, welche wie schon Schwendener[2]) bemerkt, mit den gewöhnlichen Gonidien bei den Archilichenen nicht völlig übereinstimmen. Hinsichtlich der Farbe gehen diese Gonidien mehr ins Gelbe über; die Grösse wechselt zwischen 6—15 μ durchschnittlich. — Von der unteren Seite der Thallusschuppen gehen Hyphen aus, welche mit einer anfangs ungefärbten, nachher bräunlichen Membrane versehen sind. Theils sind sie kurz, theils verlängern sie sich, verzweigen sich in das Substrat und dringen mehr oder weniger weit hinunter, entweder jede für sich oder gewöhnlich mehrere mit einander verbunden.

Die mit blaugrünen Gonidien versehenen Thallus-Schuppen gleichen im Allgemeinen den oben beschriebenen Schuppen mit gelbgrünen Gonidien, nur ist das Hyphengewebe hier dichter und nicht mit so grossen Interstitien versehen.

---

[1]) Eine unumgängliche Bedingung, wenn man instructive Schnitte erhalten will, ist, dass man beim Schneiden ein Theilchen der Kruste in einen festen Stoff, z. B. Stearin, hineinschmilzt, weil sonst die verschiedenen Theile, aus welchen die Kruste besteht, beim Schneiden aus ihrer natürlichen Lage gerückt und leicht zerissen werden.

[2]) Schwend. Flechtenth. II. p. 185.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0190-5

Die fertilen, mit gelbgrünen Gonidien versehenen Thallustheile sind bedeutend grösser und mehr entwickelt als die sterilen. Wenn das Apothecium ganz entwickelt ist, misst es gewöhnlich etwa 2 mm. im Durchschnitte, ist aber zuweilen bedeutend grösser. Der Rand und die untere Seite der fertilen Schuppen bildet ein excipulum thallodes. Auf der unteren Seite der fertilen Schuppe hat das Rindenlager oft eine bedeutende Entwickelung erreicht und misst in der Dicke zuweilen bis 90 μ; von demselben gehen zahlreiche längere oder kürzere Hyphen aus, gewöhnlich einen dichten Filz bildend.

Innerhalb des Rindenlagers findet man in den Apothecien ein Lager gelbgrüner Gonidien, in einem fibrösen Hyphengewebe eingebettet. Auf der unteren Seite der Apothecien trifft man ausserdem zuweilen Cephalodien, ins Rindenlager eingewachsen und *Nostoc*-Zellen enthaltend. Diese Alge kommt unter dem Substrat nur in Form geränderter, von einer dünnen Schleimhülle umgebener, an Grösse wechselnder Colonien vor, welche eine grössere Anzahl blaugrüner Zellen enthalten, die vegetativen 3,5—6 μ, die Heterocysten 5—7,5 μ im Durchschnitt. Die Alge hat hier im Gegensatz zu dem, was sonst gewöhnlich der Fall ist, nicht vermocht das Rindenlager zu durchdringen und sich in das oberhalb desselben liegende, lichtere Hyphengewebe zu verbreiten, sondern das Rindenlager hat sich an dieser Stelle höchst bedeutend verdickt. Oft scheint die Alge nicht — oder wenigstens ganz unbedeutend — ins Rindenlager des Apotheciums hineindringen zu können, und das Hyphengewebe des Cephalodiums besteht dann aus von der unteren Seite des Rindenlagers ausgehenden Hyphen, welche ringsum die Algencolonie und in derselben ein parenchymatisches Gewebe gebildet haben. Bei der Bildung des Cephalodiums haben sich diese vom Rindenlager ausgehenden Hyphen nach Berührung mit der Alge auf gewöhnliche Weise verlängert, verzweigt, die Algencolonie umwachsen und durchzogen, während sich gleichzeitig die Algenzellen reichlich vermehrten.

Es ist also auffallend, dass die Zellen im Rindenlager des Apotheciums Cephalodien angehören. Eine andere Frage ist: sind die in der Kruste von *L. hypnorum* (Hoffm.) vorkommenden blaugrünen Thallus-Schuppen als Cephalodien anzusehen oder gehören sie zu *Pannaria pezizoides* (Web.)?

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0191-1

Um diese Frage beantworten zu können, habe ich die Entwickelung der genannten Schuppen untersucht, und gefunden, dass sie auf zwei verschiedene Weisen vorgehen:

Zuweilen entstehen die blaugrünen Schuppen auf die Weise, dass die blaugrüne Alge in Berührung mit Hyphen kommt, welche von der unteren Seite der gelbgrünen Flechtenschuppen ausgehen und von ihnen umsponnen und durchbohrt wird. Während die Hyphen in der Algencolonie sich immer reichlicher verzweigen, vermehren sich die Algenzellen, das Hyphengewebe wird immer dichter, und allmählich bildet sich auf der unteren Seite der gelbgrünen Thallusschuppe eine mit blaugrünen Gonidien versehene Schuppe. Auch in diesem Fall ist natürlich der blaugrüne Thallustheil als ein Cephalodium anzusehen.

Das gewöhnliche Verhältniss ist indessen, dass die blaugrünen Thallusschuppen gleichzeitig mit den gelbgrünen gebildet werden. Der Verlauf dabei ist mehr verwickelt. An noch grünen Mooszweigen, welche in die Kruste von *L. hypnorum* (Hoffm.) eingemischt waren, ist es mir gelungen nebst einer zahlreich vorkommenden *Nostoc*-Art und einer oder einem Paare Chlorophyllophyceen in grösster Menge keimende Sporen der genannten Flechte zu finden.[1]) Zuweilen wurden Mooszweige getroffen, die mit Sporen buchstäblich überschüttet waren. Bei der Keimung derselben bildeten sich theils Schuppen mit gelbgrünen, theils Schuppen mit blaugrünen Gonidien.

Lasst uns zuerst zusehen, wie die blaugrünen Thallusschuppen gebildet werden. Wann die aus den Sporen ausgewachsenen Keimfäden mit einer *Nostoc*-Colonie in Berührung kommen, fangen sie an sich zu verlängern und zu verzweigen, umwachsen dieselbe und dringen in sie hinein, wonach durch reichliche Verzweigung der Hyphen in der *Nostoc*-Colonie allmählich ein dichtes Hyphengewebe gebildet wird, worin die Algenzellen eingebettet liegen. Anfangs ist die von Keimfäden umwachsene und durchzogene *Nostoc*-Colonie von geringer Grösse, aber nach und nach wächst sie heran — und eine Thallusschuppe mit blaugrünen Gonidien ist fertiggebildet. An

[1]) Ich will jedoch nicht die Möglichkeit leugnen, dass ein Theil dieser Sporen *Pannaria pezizoides* (Web.) angehörten. Denn es ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden, da die Sporen bei den beiden fraglichen Arten einander vollkommen gleich sind. Wie aus dem Folgenden hervorgehen dürfte, ist es indessen kaum anzunehmen, dass keimende Sporen der *Pannaria* in grösser Fülle eingemischt waren.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0192-7

frischen Mooszweigen zusammen mit der Flechte kann man ohne Schwierigkeit in Menge solche in verschiedenen Entwickelungsstadien sich befindende blaugrüne Thallusschuppen finden.

Die Entwickelung der gelbgrünen Thallus-Schuppen ist dagegen weit schwieriger zu studiren gewesen. Unter den keimenden Sporen und den *Nostoc*-Colonien zeigte sich allerdings *Protococcus viridis* Ag. (*Cystococcus humicola* Næg.) und eine andere Alge (vielleicht nur ein Entwickelungsstadium von *Protococcus*), und ausserdem kamen reichlich Anlagen gelbgrüner Schuppen vor, welche zuweilen äusserst klein waren und aus nur einigen weniger von Hyphen umsponnenen Gonidien bestanden. Das Verhältniss der gelbgrünen Alge zu den Keimfäden zu studiren war besonders mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Da nämlich die Algenzellen in diesem Fall gewöhnlich nicht zu Colonien vereinigt waren, waren sie einerseits leicht zu übersehen und liessen sich anderseits zuweilen nicht mit Sicherheit von freigemachten Flechtengonidien unterscheiden.[1])

Ich wage deshalb nicht, mich bestimmt über das Entstehen und die allererste Entwickelung der gelbgrünen Schuppen zu äussern, obwohl ich aus mehreren Gründen geneigt bin anzunehmen, dass sie durch Einwirkung von Keimfäden auf die gelbgrünen Algenzellen entstehen. Die gelbgrünen Schuppen dürften sich also auf dieselbe Weise entwickeln, wie in gewöhnlichen Fällen die blaugrünen.

Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass unter den Keimfäden durcheinander gemischt Anlagen zu Thallusschuppen mit gelbgrünen und Thallusschuppen mit blaugrünen Gonidien vorkommen. Dies findet man nicht ausnahmsweise, sondern es werden gewöhnlich unter keimenden Sporen Anlagen zu Schuppen mit gelbgrünen und Schuppen mit blaugrünen Gonidien angetroffen. Beim Zuwachsen der Schuppen werden sie immer näher zusammengedrängt, bis dass die Rindenlager mehr oder weniger vollständig zusammenwachsen. Zuweilen findet man Thallusschuppen, in welchen die eine Hälfte

[1]) Die Annahme, dass wenigstens ein Theil dieser gelbgrünen Zellen nicht aus freigemachten Gonidien bestehen, stütze ich darauf, dass um die von Hyphen noch nicht umsponnenen Algenzellen oft eine Art stachelige Schleimhülle bemerkt wurde. Bei freigemachten Flechtengonidien dürfte etwas solches nicht vorkommen, wohl aber bei den Algen z. B. *Pleurococcus vestitus* Reinsch.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0193-3

mit blaugrünen und die andere mit gelbgrünen Gonidien versehen ist. Ob diese Schuppen dadurch entstanden, dass Keimfäden gleichzeitig theils blaugrüne theils gelbgrüne Algenzellen umspannen, habe ich nicht entscheiden können.

Um bestimmen zu können, ob die blaugrünen Thallusschuppen als Cephalodien anzusehen sind oder als Schuppen, welche dem Thallus von *Pannaria pezizoides* (Web.) angehören, ist nöthig zu kennen, ob die Keimfäden, welche zusammen mit den *Nostoc*-Colonien Thallusschuppen mit blaugrünen Gonidien bilden, sich aus Sporen von *L. hypnorum* (Hoffm.) oder der *Pannaria*-Art entwickelten. Im ersteren Fall müssen die blaugrünen Thallusschuppen als Pseudocephalodien angesehen werden, mit den vorher bei *Solorina saccata* (L.) var. *spongiosa* (Sm.) beschriebenen vergleichbar, im anderen Fall als Theile von *Pannaria pezizoides*, welche mit der *Lecanora*-Art zusammenwachsen.

Leider ist es mir, wie schon erwähnt, nicht möglich gewesen mit Bestimmtheit zu entscheiden, wie es sich damit verhält, da die Sporen bei den beiden fraglichen Flechten keine Verschiedenheiten zeigen. Ohne alle Rücksicht auf die eine oder andere Theorie über die Natur der Flechten bin ich doch auf Grund meiner Beobachtungen am meisten geneigt anzunehmen, dass die keimenden Sporen ausschliesslich von Apothecien der *L. hypnorum* (Hoffm.) herrührten. Ich stütze diese meine Annahme auf Folgendes:

An Mooszweigen, welche zwischen Apothecien nur von *L. hypnorum* lagen, fand ich in Menge keimende Sporen, deren Keimfäden theils *Nostoc*-Colonien und theils gelbgrüne Algenzellen umschlangen; hier fanden sich also verschieden entwickelte Anlagen zu Thallusschuppen mit blaugrünen und Thallusschuppen mit gelbgrünen Gonidien. Am nächsten liegt ohne Widerspruch die Annahme, dass die sämmtlichen Sporen von derselben Flechtenart [d. h. von *Lecanora hypnorum* (Hoffm.)] herrührten, und dass die Verschiedenheit der Thallusschuppen nur vom Vorhandensein der einen oder anderen Alge bedingt wurde. Diese Annahme findet eine äusserliche Stütze darin, dass auch an Exemplaren, an welchen keine Apothecien von *Pannaria pezizoides* (Web.) angetroffen wurden [aus Siebenbürgen, gesammelt 1880 von J. Barth], das Verhältniss dasselbe war. — Dass hingegen überall, wo der Thallus von *L. hypnorum* sich verbreitete und die Apothecien Sporen ausgeworfen haben, auch Sporen von *Pannaria pezizoides*

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0194-9

untermischt vorgekommen wären, scheint mir sehr zweifelhaft. Ich erinnere im Zusammenhang hiermit, theils dass *Lecanora hypnorum* (Hoffm.) und *Pannaria pezizoides* (Web.) sehr oft zusammen vorkommen, theils dass der Unterschied zwischen diesen Arten in den Gonidien liegt, und dass übrigens keine einzige constante Verschiedenheit zwischen ihnen angegeben worden ist.[1]) Ist nun meine Ansicht, dass das Hyphensystem sowohl in den gelbgrünen als den blaugrünen Thallusschuppen von Sporen von *L. hypnorum* herrühre, richtig, so würde zwischen diesen beiden Arten eine weit grössere Verwandtschaft bestehen, als man bisher im Allgemeinen angenommen. Ja, man hätte sogar Grund sie als Formen einer und derselben Art zu betrachten.[2]) Zu voller Klarheit in dieser Sache zu gelangen, ist, wie man leicht einsieht, mit sehr grossen Schwierigkeiten verbunden.

Das Vorkommen blaugrüner Thallusschuppen unter den gelbgrünen ist bei *Lecanora hypnorum* (Hoffm.) ein sehr gewöhnliches Verhältniss, nach zahlreichen Exemplaren aus Schweden und Norwegen und anderen Theilen von Europa zu urtheilen. Obwohl die blaugrünen Schuppen auf Grund ihrer etwas verschiedenen Farbe zuweilen schon mit dem blossen Auge bemerkt werden können, sind sie doch früher in der Literatur nicht erwähnt.

---

[1]) Das Hyphengewebe, in welchem die blaugrünen und gelbgrünen Gonidien eingebettet liegen, ist zwar im Allgemeinen etwas verschieden. Dieser Unterschied wird indessen von der Verschiedenheit der Gonidien (nicht der Hyphen) bedingt, wie man bei der Untersuchung von *Nostoc*-Cephalodien z. B. bei *Peltidea aphthosa* (L.) findet. — Habituell lassen sich die beiden Arten zwar im Allgemeinen ziemlich leicht unterscheiden, aber diesen habituellen Charakteren kann keine Bedeutung als Artcharakteren beigemessen werden.

[2]) Hepp fasste auch, obwohl aus nicht näher angegebenen Gründen, *L. hypnorum* und *Pannaria pezizoides* als Synonyme auf. Siehe Hepp: Die Flechten Europas. Zürich 1853 Band IV. Nr. 174, wo nicht blos die angeführten Synonyme sondern auch die ausgetheilten Exemplare (wenigstens an dem Exemplar des Exsiccatenwerkes, das dem Botanischen Museum in Upsala gehört) deutlich zeigen, dass Hepp die genannten beiden Arten vereinigte. Die Berichtigung Nylanders in Sur les fascicules de lichenes d'Europe, publiés par M. le Dr. Hepp, observations critiques (Bulletin de la Société Botanique de France 1854, s. 5), wo Hepps Bestimmung (*Amphiloma hypnorum*) zu *Pannaria brunnea* Mass. corrigirt wird, ist also etwas voreilig.

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr03549-0195-5

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: 67

Autor(en)/Author(s): Forssell K. B. J.

Artikel/Article: Lichenologische Untersuchungen 177-193