

# Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien.

Von

Dr. E. Baur.

Hierzu Tafel XIV und XV.

Die Frage nach der Sexualität der höheren Ascomyceten, speciell der Flechten, ist in neuester Zeit wieder etwas mehr in Discussion gekommen. Aber heute noch sind wir einer einwandsfreien Entscheidung nicht viel näher, als vor 20 Jahren; weder für noch gegen die Annahme einer Sexualität ist bisher ein stichhaltiger Beweis erbracht.

Auch die Zahl der Species, von denen bisher überhaupt Organe bekannt sind, die als die weiblichen Sexualorgane gedeutet werden könnten, ist in den letzten Jahren nur wenig grösser geworden.

Im Laufe der letzten Semester habe ich bei mehreren Flechten die ersten Anfänge der Apothecienbildung untersucht; ich ging dabei immer von der Hoffnung aus, dass sich vielleicht die eine oder andere Flechte finden liesse, bei welcher die vermuthliche Befruchtung leichter zu verfolgen wäre, als bei den bisher daraufhin beobachteten Arten. Diese Hoffnung hat sich nun allerdings nicht erfüllt, aber die verwendete Arbeit lohnte sich doch insofern, als es gelang, bei Vertretern der verschiedensten Flechtenfamilien nachzuweisen, dass auch hier die ascogenen Hyphen sich als Aussprossungen von Ascogonen entwickeln, die ganz analog denen von *Collema*, *Physcia* u. s. w. gebaut sind. Ferner liessen sich im Laufe der Untersuchungen doch manche Thatsachen feststellen, die interessante Schlaglichter auf die Sexualitätsfrage werfen.

Zunächst einige Worte über die angewandte Technik. Es ist bekannt, dass sich die meisten Flechten sehr schlecht in Paraffin schneiden lassen; die Hyphen werden stets, auch bei der sorgfältigsten Einbettung, spröde und splintern beim Schneiden wie Glas. Rindenstückchen mit daraufsitzen den Krustenflechten lassen sich meist in Paraffin überhaupt nicht schneiden. Nach vielen fehlgeschlagenen Versuchen habe ich deshalb zuletzt immer von einer etwas modificirten Celloidineinbettung<sup>1)</sup> Gebrauch gemacht, die für fast alle Flechten gute Resultate gibt.

1) Ich lasse die Celloidinklötze statt in 80% Alkohol in einem Gemisch von 10 Glycerin : 1 Alkohol 96% zwei bis drei Tage nachhärten. Hierin werden sie vollkommen durchsichtig und ausserdem die sprödesten Hyphen, Rindenstückchen

Fixirt habe ich meist mit Sublimat-Eisessig (mit Sublimat gesättigte 5 proc. Essigsäure), oder mit dem schwächeren Flemmingschen Säuregemisch, gefärbt meist mit Haemalaun.

### **Parmelia Acetabulum (Neck.) Dub.**

*Parmelia Acetabulum* gibt für das Studium der Carpogone ein besseres Object ab, als man wegen des verhältnissmässig geringen Apotheciumreichthums erwarten sollte. In jungen Thalluslappen, die nach längerem Regenwetter gesammelt sind, findet man immer frische Carpogone in grosser Zahl.

Von allen übrigen bisher bekannten Flechten unterscheidet sich *P. Acetabulum* dadurch, dass die Carpogone nicht mehr oder weniger frei und einzeln im Hyphengewebe liegen, sondern sie sind stets zu Gruppen von 3—6 vereinigt und von einem engverfilzten, rindenähnlichen Plectenchym umhüllt. Schon bei ganz schwacher Vergrösserung kann man diese 50—70  $\mu$  breiten Carpogongruppen in den Schnitten erkennen, sie sehen aus wie locale, gegen und in die Gonidienschicht vordringende Verdickungen des Rindengewebes.

Die einzelnen Carpogone (Fig. 1) zeigen im grossen und ganzen die schon für *Collema*, *Physcia* u. a. bekannte charakteristische Gestalt mit einem untern, schraubigen oder unregelmässig verknoteten Theil, dem Ascogon und einer mehr oder weniger gerade nach der Thallusoberfläche wachsenden Trichogyne. Das Ascogon ist jedoch vielzelliger und windungsreicher als bei den genannten Gattungen. Regelmässige Schrauben, wie bei *Collema* kommen nur selten vor, meist sind alle in einer Gruppe zusammenliegende Ascogone zu einem unentwirrbaren Knäuel verschlungen.

Im Gegensatz zu den ungemein dickwandigen und englumigen vegetativen Hyphen sind die Ascogonzellen verhältnissmässig dünnwandig und weitleumig — 2—3  $\mu$  breit, 3—5  $\mu$  lang — und enthalten sehr reichliches dichtkörniges Protoplasma; wie auch die vegetativen Hyphen sind sie ausnahmslos einkernig; der Kern liegt in der Mitte der Zelle.

Die Trichogynen sind entsprechend der oberflächlichen Lage der Carpogone nur kurz und bestehen aus wenigen, 3—6, Zellen. Eine irgendwie scharf bezeichnete Grenze zwischen Ascogon und Trichogyne ist nicht erkennbar. Die Trichogynzellen gleichen den Ascogon u. s. w. weich und gut schneidbar. Schneiden kann man trocken oder besser feucht (70 % Alkohol). Ich kann dieses bisher nur in der pathologisch-anatomischen Technik benutzte Verfahren für viele pflanzliche Objecte nur sehr empfehlen.

gonzellen, sie sind nur etwas schmaler und länger, besonders die äussersten 2—3 Zellen sind sehr schmal und langgestreckt. Die Trichogynspitze überragt die Thallusoberfläche um etwa 10—15  $\mu$ . Kleine Fremdkörper, Russ u. s. w., die ihr oft anhaften, lassen wohl den Schluss zu, dass sie nach aussen eine klebrige Masse abscheidet.

P. Acetabulum entwickelt Carpogone während des ganzen Jahres; etwas reichlicher als sonst findet man frische Carpogone im Herbst, fast ebenso häufig im Frühjahr.

Die Carpogongruppen liegen in den jungen Thallustheilen, wie schon erwähnt in ungemein grosser Zahl, oft trifft ein Schnitt durch einen etwa 1 cm breiten Lappen bis zu 10 Stück, von denen allerdings nicht mehr alle entwicklungsfähig sind. Bei einem kräftigen Thallus kommen im Durchschnitt 20—30 Carpogongruppen auf einen jungen Lappen von etwa 1 qcm Grösse. Ein etwa 1 qcm grosser Thallus trägt im Herbst bis zu 500 und mehr Carpogongruppen, von denen etwa ein Viertel sicher noch entwicklungsfähig ist. Mit der Zahl der Apothecien verglichen ist das sehr viel. Auf einen Thallus von derselben Grösse kommen allerhöchstens etwa 30 Apothecien, meistens aber noch viel weniger; nimmt man für ein Apothecium die sicher nicht zu hoch gegriffene Lebensdauer von drei Jahren an, so kommen wir auf einen Jahreszuwachs von nur zehn Apothecien. Es werden also unverhältnissmässig viel mehr Carpogone ausgebildet, als sich später zu Apothecien entwickeln.

Es gelingt denn auch leicht, in alten Thalluslappen, zwischen den Apothecien die zurückgebildeten „verblühten“ Carpogongruppen zu finden. Nur die plectenchymatische Hülle ist übrig geblieben, die plasmareichen Carpogonzellen selbst sind verschwunden und in dem Maasse, wie die Rinde sich nach aussen abschuppt und vom Thallus her nachwächst, werden auch diese Hyphenknäuel allmählich abgestossen.

Wie lange Zeit ein und dasselbe Carpogon entwicklungsfähig bzw. nach meiner Auffassung empfängnisfähig bleibt, das habe ich nicht feststellen können, ebenso weiss ich auch nicht, ob dasselbe Carpogon mehrere Male Trichogynen nach aussen treibt; letzteres scheint mir jedoch nicht unwahrscheinlich zu sein.

An den Carpogonen, die sich zu Apothecien weiter entwickeln, verschwinden zunächst die Trichogynen. Die Ascogone treiben schon sehr frühzeitig zahlreiche Seitenzweige. Auch die Hüllhyphen beginnen lebhaft zu wachsen und stellen sich allmählich senkrecht zur Oberfläche; ihre Zahl vermehrt sich beträchtlich durch Zuwachs von

den benachbarten Thallushyphen her. Der Durchbruch der jungen Anlage erfolgt im Wesentlichen ganz analog wie bei *Physcia* (*Darbishire* [3])<sup>1)</sup>. Davon, dass die *Trichogyne* dem nachwachsenden *Apothecium* den Weg als „*Terrebrator*“ vorbohre, ist auch bei *Parmelia* nichts zu sehen. Im Einzelnen finden sich allerdings in der weitern Ausbildung der *Apothecien* manche Verschiedenheiten von *Physcia*, ganz entsprechend dem etwas complicirteren Bau des *Apotheciums* von *P. Acetabulum*, doch will ich hier nicht näher darauf eingehen.

### **Anaptychia ciliaris (L.) Kbr.**

Wie zu erwarten war, liegen bei *Anaptychia* die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei *Physcia*; ein Hinweis auf Fig. 2 genügt, um dies darzuthun; auch dem was *Lindau* (9) über Zahl, Zeit der Ausbildung u. s. w. angibt, habe ich nichts hinzuzufügen. *A. ciliaris* dürfte für Flechtencarpogone ein sehr geeignetes Demonstrationsobject abgeben, da hier die *Carpogone* sehr gross sind und ziemlich frei liegen. Die Stellen, wo man an den jungen Lappen die *Carpogone* zu suchen hat, sind schon mit blossem Auge als kleine dunkle Höckerchen zu erkennen.

### **Physcia alba (Fee.) Müll. Arg.**

Von *Ph. pulverulenta* unterscheidet sich die brasilianische *Ph. alba* dadurch, dass die *Carpogone* tiefer, etwa in der Mitte des Markes liegen, im übrigen sind sie kaum von denen von *Ph. pulverulenta* verschieden.

### **Pertusaria communis DC.**

Die *Apotheciumentwicklung* von *P. communis* wurde 1882 von *Krabbe* (6) untersucht. *Krabbe* gibt für *P. communis* und *leio-placa* Folgendes an: „Die jüngsten von mir aufgefundenen Stadien bestanden aus wenigen, zu einem Knäuel verflochtenen Hyphen, an welchen trotz reichlichen, unmittelbar aus dem Freien geholten Materials nie etwas aufzufinden war, was auf einen voraufgegangenen Sexualact oder auf das Vorhandensein zweier Fasersysteme hätte schliessen lassen.“

Ich selbst untersuchte ausschliesslich *Pertusaria communis* und kam dabei zu einem von *Krabbes* Angaben doch wesentlich abweichenden Ergebniss.

---

1) Die Zahlen beziehen sich auf das Litteraturverzeichnis am Schluss der Arbeit.

Die ersten Anlagen der Apothecien finden sich hauptsächlich in den Randtheilen des Thallus, bei schwacher Vergrößerung fallen sie als dicht unter der Gonidienschicht liegende Hyphenknäuel ins Auge. Die Hyphen, die an dieser Knäuelbildung theilnehmen, sind weitemiger und dünnwandiger, ihr Plasma und ihre Kerne färben sich stärker mit Haemalaun als die übrigen Thallushyphen. Einzelne Zellreihen zeigen diese Eigenschaften in besonders hohem Grade. Ein etwas älteres Stadium stellt Fig. 3 dar; in dem Hyphenknäuel lassen sich jetzt deutlich zweierlei verschiedene Elemente unterscheiden: die Ascogone und die Hüllhyphen. Die Ascogone sind bei *Pertusaria* sehr vielzellig, noch vielzelliger als bei *Parmelia Acetabulum* und wirr durcheinander geknotet. Stets liegen mehrere, bis zu 20 in einem Knäuel beisammen und es ist ganz unmöglich ein einzelnes Ascogon in seinem ganzen Verlaufe zu verfolgen. Es ist mir daher auch nicht gelungen zu entscheiden, ob und wie die verschiedenen Ascogone untereinander zusammenhängen, ob sie alle von einer Traghyphe abstammen oder ob sie verschiedenen Hyphen aufsitzen. Die Ascogonzellen sind einkernig und 4—5  $\mu$  lang, 3—4  $\mu$  breit.

Die Untersuchung der Trichogynen machte lange Zeit grosse Schwierigkeiten, ich fand zwar sehr häufig Carpogongruppen, bei denen mehrere Trichogynen bis zur Gonidienschicht verfolgbar waren, aber Stadien, bei denen die Trichogynen die Thallusaussenfläche erreichten, fand ich anfangs nie, meist verschwand der Trichogynfaden in der Gonidienschicht und nur an besonders günstigen Präparaten liess sich erkennen, dass eine ganz zusammengeschrumpfte, kaum noch erkennbare Zellreihe die Trichogyne noch ein Stück weit in die Rinde hinein fortsetzte. Ich glaubte schon, dass von *Pertusaria* überhaupt nie typische vollkommene Trichogyne ausgebildet würden, als ich durch eine Anzahl Bilder, wie Fig. 3, eines anderen belehrt wurde. Allem Anscheine nach sind aber die Trichogynen sehr kurzlebig und sterben bald von obenher ab, nur der unterste Theil bleibt lange erhalten. Die Trichogynzellen sind etwa 4—6  $\mu$  lang, 3—4  $\mu$  breit. Die Spitze ragt nur gerade eben über die Rinde hervor, ist aber von den meist todtten Rindenhypen durch ihren Plasmareichthum und ihre Dünnwandigkeit leicht zu unterscheiden.

Auch *Pertusaria communis* trägt Carpogone während des ganzen Jahres mit je einem Maximum der Häufigkeit im Herbst und im Frühjahr.

Die Zahl der Carpogone ist in verschiedenen Thallis sehr verschieden, sie ist jedoch meist verhältnissmässig kleiner als man nach

Analogie von *Parmelia*, *Physcia* u. s. w. erwarten sollte. Unentwickelt wieder zu Grunde gehende *Carpogone* habe ich bei *Pertusaria* nie gesehen, wohl aber findet man immer junge Apothecien in den verschiedensten Stadien der Entwicklung. Danach scheint sich also fast jede *Carpogongruppe* auch zu einem Apothecium weiter zu bilden.

Ein Stück aus einer derartigen jungen Apotheciumanlage stellt Fig. 4 dar, die Trichogynen sind verschwunden, die Ascogone haben zahlreiche Aussprossungen getrieben. Es sind dies sehr sonderbare unregelmässig geformte, grosse, zartwandige Zellen mit körnigem, sehr vacuolreichem Plasma und einem grossen Kern. Diese „ascogenen Hyphen“ bilden ein von den Hüllhyphen zwar dicht durchflochtenes, aber doch scharf getrenntes Fasersystem für sich. Auch die Hüllhyphen haben sich stark vermehrt und im obern Theil der Anlage mehr und mehr senkrecht zur Rinde gestellt; sie nehmen allmählich den Charakter von Paraphysen an. Die weitere Ausbildung zum fertigen Apothecium geht derart vor sich, dass sich zunächst eine aus besonders engverfilzten Hyphen bestehende Hülle entwickelt, während die Paraphysen etwas convergirend gegen die Rinde vorwachsen und auf einer kleinen Stelle sich zwischen die Rindenhypnen eindrängen. Das Apothecium erhält auf diese Weise eine Verbindung mit der Aussenfläche. Die ascogenen Hyphen haben inzwischen ein am Grunde des Apotheciums ausgebreitetes Netzwerk gebildet, als dessen Aussprossungen weiterhin die Asci entstehen (Fig. 5).

Bis zu diesem Entwicklungsstadium zeigt also *Pertusaria communis* nichts von andern Flechten sehr Abweichendes, wohl aber im weitem Verhalten der Apothecien. Wie schon Krabbe (6) angibt, sind diese nämlich im Stande, durch seitliche Aussprossungen secundäre Apothecien zu bilden. Krabbe schildert den Vorgang folgendermaassen: „Hat die *Pertusaria*frucht mit ihrem Scheitel die Thallusdecke durchbrochen oder steht sie doch diesem Zeitpunkte nahe bevor, dann bilden sich an ihrer Peripherie dort, wo sich bei ausgeprägten differencirten Apothecien oder besser Peritheciens das *Excipulum proprium* befinden würde, neue Vegetationsheerde, indem hier das Paraphysengewebe sich lebhaft zu verzweigen beginnt und so die Entwicklung eines neuen Sprosses einleitet.“ . . . „Der Thallus gibt anfänglich durch entsprechende Vergrösserung dem heranwachsenden Apotheciumsprosse nach, bis er endlich von diesem durchwachsen wird. Wir haben nun innerhalb einer Thalluswarze zwei Sprosse, jeder mit einer besonderen Oeffnung im Thallus. Beide Sprosse stehen an ihrer Basis im Zusammenhang.“ . . . „Das Schlauch-

fasergewebe des secundären Sprosses verdankt seinen Ursprung demjenigen des Muttersprosses.“ . . . „Anstatt eines können auch im Umkreise eines Apotheciums mehrere Neubildungen von Sprossen stattfinden.“

Ich kann diese Angaben in der Hauptsache nur bestätigen. Die Bildung von secundären Apothecien ist aber noch viel mannigfaltiger und geht ausserdem nicht, wie Krabbe angibt, von jungen noch lebhaft thätigen Apothecien aus, sondern hauptsächlich von solchen, die durch das Dickenwachsthum des Thallus allmählich zu weit in die Tiefe verlagert und dadurch zur Degeneration gezwungen sind. Die Sache liegt so: Während in der Randzone eines Pertusariathallus, wo die meisten Carpogone entwickelt werden, das Wachsthum hauptsächlich in radiärer Richtung erfolgt, die Hyphen alle mehr oder weniger parallel der Unterlage verlaufen, findet im Centrum nur ein Wachsthum in die Dicke statt; der Hyphenverlauf ist hier senkrecht zur Unterlage. Das Dickenwachsthum geht am stärksten in einer Zone vor sich, die ungefähr mit der Gonidienschicht zusammenfällt. Die ursprünglich dicht unter der Gonidienschicht liegenden Apothecien kommen also dadurch immer tiefer in den Thallus hinein zu liegen und degeneriren früher oder später. Schon vorher haben aber die ascogenen Hyphen eine Art von Wanderung unternommen. Betrachten wir zunächst den einfachsten Fall. Die ascogenen Hyphen wachsen hier an der einen Seitenwand des Apotheciums ein Stück nach oben, während sie rückwärtig absterben, breiten sie sich oben zu einem neuen Hypothecium aus, es entsteht also über dem alten Apothecium ein neues. Dieser Process wiederholt sich des öftern, man erhält auf diese Weise Bilder wie das in Fig. 6 dargestellte, wo das noch thätige Apothecium oben auf den Resten seiner vorhergegangenen Generationen sitzt.

Dieses Weiterwachsen der ascogenen Hyphen kann, wie Fig. 7 zeigt, auch ganz seitab von dem Mutterapothecium erfolgen; indem sie stets in dem Maasse von rückwärts her absterben, wie sie an der Spitze weiterwachsen, können sie bis zu 2 mm lange Strecken durchwandern. An irgend einer Stelle breiten sie sich dann zu einem neuen Hypothecium aus; die hier liegenden vegetativen Hyphen werden dadurch zu lebhaftem Wachsthum gereizt und bilden sich zu Hüllhyphen und Paraphysen um; es entsteht so ein neues Apothecium.

Die Zahl der auf diese Weise durch secundäre Sprossung entstandenen Apothecien ist grösser, als die Zahl der aus Carpogonen direct entstandenen. Wenn das Trichogyn, wie Lindau will, ein

Bohrer für das junge Apothecium ist, wesshalb bahnen sich denn all diese secundären Apothecien ihren Weg nach aussen ohne „Terrebrator“, obgleich sie doch eine dickere und ältere Thallusschicht zu durchbrechen haben, als die aus Carpogonen entstehenden primären Apothecien?

### **Pyrenula nitida (Schrad.) Ach.**

Die sämtlichen Flechten, von denen bisher die ersten Anfänge der Apothecien genauer bekannt sind, gehören zu den Discolichenen, es war daher von besonderem Interesse, diese Verhältnisse auch bei einem Vertreter der Pyrenolichenen klarzulegen. Nach den Ergebnissen der Untersuchung von *Pyrenula* scheint hierin ein tiefer gehender Unterschied zwischen den beiden Flechtengruppen nicht zu bestehen. Auch bei *Pyrenula* sind die ascogenen Hyphen auf typische Carpogone zurückzuführen, die in ihrer Form und Gruppierung denen von *Pertusaria* noch am meisten ähnlich sind.

Bekanntlich treten in einem Schnitt durch den *Pyrenulathallus* die Hyphen des Flechtenpilzes sehr zurück, gegenüber den grossen, dicht gedrängt liegenden Algenzellen; es gelingt in den mittleren Thallusschichten auf grosse Strecken hin oft nur schwer, diese Hyphen überhaupt zu sehen. Um so leichter wird die Auffindung der aus einem dichten Hyphenknäuel bestehenden ersten Anfänge der Perithechien. Meist liegen diese Hyphenknäuel etwa in gleicher Höhe mit den tiefsten Gonidien, oft aber auch noch unterhalb derselben. Schon sehr frühzeitig, lange ehe innerhalb der jungen Anlage die Differenzierung der Ascogone beginnt, wächst ein dickes Hyphenbündel nach aussen; die Enden dieser Hyphen durchbohren die Rinde und erreichen die Oberfläche. Diese Hyphen verhalten sich also gerade so, wie z. B. bei *Pertusaria*, *Physcia* u. s. w. die ersten Paraphysen, die dem Apothecium den Weg nach aussen bahnen. Die ganze Anlage nimmt dabei fortwährend an Grösse zu und wir erhalten so ein Stadium, wo sie schon ganz die äussere Form und fast ganz die Grösse eines Peritheciums zeigt, in ihrem Innern aber noch keine deutliche Differenzierung erkennen lässt. Erst jetzt treten in dem dicken Hyphenknäuel einzelne sehr dicke und kurzellige Fäden auf, die Ascogone. Die einzelnen Ascogone sind nur wenigzellig und theils unregelmässig hin und her gebogen, wie in dem in Fig. 8 dargestellten Fall, theils auch ziemlich geradlinig verlaufend. Die einzelnen Zellen sind einkernig; sie sind 1—2  $\mu$  lang und etwa gleich breit.

Ebenso findet man jetzt in dem gegen die Rinde zu gewachsenen Hyphenbündel einzelne dickere, plasmareichere Zellfäden, die Tricho-



gynen. Während aber dieses Hyphenbündel etwa in der Höhe der Rinde endigt und in seinem oberen Theil aus dickwandigen, gebräunten, sehr englumigen Zellen besteht, ragen die Trichogynspitzen weit — 5—10  $\mu$  — über die Rinde hervor und behalten ihre relativ dünne Wand und ihren reichen Plasmagehalt bei.

Wie bereits erwähnt, liegen in einer Peritheciumanlage immer mehrere Carpogone zusammen, etwa 5—10.

Von allen andern bisher bekannten Flechtengattungen unterscheidet sich *Pyrenula* dadurch, dass sie nicht während des ganzen Jahres Carpogone ausbildet, sondern nur während der Monate Februar bis April. Obwohl ich eine grosse Zahl von *Pyrenulathallis* auch während der Sommer- und Herbstmonate untersuchte, gelang es mir nie, zu einer andern Zeit Carpogone zu finden.

Zur Weiterentwicklung, zur Bildung von Peritheciën scheinen bei *Pyrenula* so ziemlich alle junge Anlagen zu kommen, ich habe wenigstens nie etwas finden können, was den „verblühten“ Carpogonen von *Parmelia* u. a. analog gewesen wäre.

Die Entwicklung der jungen Peritheciën erfolgt verhältnissmässig rasch, innerhalb weniger Wochen. Auch hier verschwinden die Trichogynen, die Ascogone sprossen aus und bilden ein Geflecht von ascogenen Hyphen, die sich am Grunde der jungen Peritheciën ausbreiten. Etwa gleichzeitig damit beginnt auch das aus dunkelbraun gefärbtem engmaschigen Plectenchym bestehende Gehäuse sich auszubilden.

Secundäre Aussprossungen der Peritheciën kommen bei *Pyrenula* nicht vor.

---

Auf die Frage nach der Function der Flechtencarpogone bin ich bei den einzelnen Species absichtlich nicht eingegangen, ich möchte die Sexualitätsfrage im Zusammenhange besprechen.

Es ist wohl nicht unangebracht, vorher einmal kurz zusammenzufassen, was bislang über das Vorkommen von Carpogonen bei Flechten bekannt ist. Alles in allem sind erst etwa zwei Dutzend Gattungen daraufhin untersucht worden, theilweise allerdings schon vor langer Zeit<sup>1)</sup> und noch mit der denkbar einfachsten Technik. Wir haben danach folgendes:

Vollkommen typische Carpogone, mit Ascogon und einer die Rinde durchbohrenden Trichogyne sind zweifellos nachgewiesen und

---

1) Arbeiten, die aus der Zeit vor der Entdeckung der Collemaceencarpogone stammen, habe ich ganz unberücksichtigt gelassen; ihre Resultate können heute kaum mehr verwerthet werden.

beschrieben für: *Anaptychia* (Lindau [9]), *Physcia* (Lindau [9]), *Darbshire* [3] (*Mäule* [12]), *Parmelia*, *Ramalina* (Lindau [9]), *Placodium* (Lindau [9]), *Lecanora* (Lindau [9]), *Pertusaria*, *Gyrophora* (Lindau [10]), *Pyrenula*, *Collema* (Stahl [15], Borzi [2] u. a.), *Leptogium* (Stahl [15], Borzi [2] u. a.), *Synechoblastus* (Stahl [15], Borzi [2] u. a.), *Physma* (Stahl [15], Borzi [2] u. a.); *Lepidocollema* (Zukal [18]).

Typische Carpogone sollen ferner bei den folgenden Gattungen ausgebildet werden, sind aber noch nicht zweifellos nachgewiesen: *Usnea* (Wainio [17]), *Xanthoria* (Lindau [9]), *Lecidella* (Lindau [9]), *Pyrenopsis* (Wainio [17]), *Coccocarpia* (Wainio [17]), *Sphaerophoropsis* (Wainio [17]), *Pseudopyrenula* (Wainio [17]), *Cladonia* (Wainio [17] und [18]).

Nur Ascogone, aber keine Trichogynen sollen sich finden bei: *Peltigera* (Fünfstück [4]), *Peltidea* (Fünfstück [4]), *Nephroma* (Fünfstück [4]).

Ganz ohne vorhergehende Ausbildung eines Ascogons, indem ohne Weiteres einige gewöhnliche vegetative Hyphen sich in ascogene Hyphen umwandeln, sollen folgende Gattungen ihre Apothecien entwickeln: *Sphyridium* (Krabbe [6]), *Calicium* (Neubner [11]), *Phlyctis* (Krabbe [6]), *Phialopsis* (Krabbe [6]), *Cladonia* (Krabbe [6, 7 und 8]).

Auch für *Pertusaria* und *Gyrophora*, bei denen jetzt durch Lindau und mich die Carpogone nachgewiesen sind, hatte Krabbe eine derartige Entstehungsweise der Apothecien angegeben. Das zeigt, wie vorsichtig man diese negativen Resultate auffassen muss. Ob überhaupt bei den Flechtenascomyceten diese letztgenannte Entstehungsweise der Apothecien häufiger vorkommt, ist höchst zweifelhaft. Jedenfalls gehen wir wohl nicht fehl, wenn wir annehmen, dass bei weitaus den meisten Flechten die ascogenen Hyphen von einem Carpogon ihren Ursprung herleiten, das analog dem von *Collema* gebaut ist.

Für *Collema* scheint mir die Annahme einer Sexualität kaum mehr abweisbar zu sein.<sup>1)</sup> Kurz gefasst liegen die Verhältnisse hier ja wohl folgendermaassen: *Collema* bildet sehr zahlreiche Carpogone aus, viel mehr, als später zu Apothecien werden. Was haben diese wenigen Carpogone, die zur Weiterentwicklung gelangen, vor all den anderen voraus? Was hat diese scheinbare Vergeudung von Nährstoffen für

1) Vergl. Stahl (15), Baur (1).

einen Zweck? Ich weiss keine andere Antwort auf diese Fragen, als die, dass die Carpogone von sich allein aus sich nicht weiter entwickeln können, sondern dass sie dazu eines von aussen kommenden Reizes bedürfen.

Ausnahmslos geht der Weiterentwicklung eines Carpogons eine von aussen nach innen fortschreitende Durchbohrung und Verquellung der Trichogynquerwände voraus und ebenso regelmässig finden wir an allen Trichogynspitzen, deren zugehöriges Ascogon die Apotheciumbildung beginnt, ein untrennbar fest anhaftendes Spermatium, das seinen Inhalt entleert hat. An allen den vielen Carpogonen, die der Rückbildung anheimfallen, ohne sich weiter zu entwickeln, ist dies nie der Fall. Jeder Unbefangene muss daraus den Schluss ziehen, dass der für die Weiterentwicklung eines Carpogons nöthige Reiz nichts anderes sein kann, als die Copulation mit einem Spermatium.

Die Deutung der Spermatien als männliche Sexualzellen scheint ja nun freilich durch Möllers (13) Keimungsversuche unmöglich gemacht zu sein. Möller gelang es bekanntlich, die „Spermatien“ einiger Arten von *Buellia*, *Opegrapha* und *Calicium* in Nährlösungen zum Keimen zu bringen. Aus den Spermatien entwickelten sich junge Thalli ebenso gut wie aus den Ascosporen. Daraus zog Möller den Schluss, dass überhaupt alle Flechtenspermatien nichts anderes seien als Pyknosporen. Ich will gerne zugeben, dass die auch durch ihre Grösse und Form etwas abweichenden „Spermatien“ der genannten und vielleicht auch mancher andern Flechten keine Spermatien, sondern Pyknosporen oder doch apogam gewordene Spermatien sind, aber man darf dies doch nicht für alle Flechtenspermatien verallgemeinern. In einer spätern Arbeit (14) berichtet Möller allerdings, dass es ihm gelungen sei, auch die Spermatien von *Collema microphyllum* zum Keimen zu bringen. Sehr langsam, im Laufe von vier Monaten, wuchsen die Spermatien dieser Species zu einem kurzen, aber verzweigten Schlauche aus. Ob man dies Keimung nennen darf, ist mir zweifelhaft, jedenfalls beweist ein derartiges kümmerliches Auswachsen nichts gegen die Auffassung der Spermatien als männliche Sexualzellen. Aber auch für den Fall, dass es mit dieser Keimung doch seine Richtigkeit hätte, stünde diese „Keimung der männlichen Sexualzellen“ nicht einzig da, ich erinnere nur, wie dies erst neuerdings wieder Solms<sup>1)</sup> gethan hat, an die Gameten von *Ectocarpus* und *Ulothrix*.

1) Bot. Zeitung 1900 Nr. 24.

Die Frage nach der Sexualität liegt bei *Collema* meines Erachtens nicht anders, als bei den Laboulbeniaceen, auch dort hat man nur das Anhaften von Spermastien gesehen; den ganzen Sexualact selbst hat noch niemand verfolgt und doch zweifelt an der Sexualität der Laboulbeniaceen wohl niemand.

Im wesentlichen dieselbe Sachlage haben wir auch bei *Parmelia*. Wie schon erwähnt, können wir annehmen, dass ein etwa 1 qdm grosser Thallus etwa 125 entwicklungsfähige Carpogone trägt, andererseits beträgt in einem solchen Thallus der jährliche Zuwachs an Apothecien höchstens zehn. Selbst wenn man nun annimmt, dass eine Carpogongruppe ihre Entwicklungsfähigkeit ein ganzes Jahr behält, was doch sicher nicht zu kurz angenommen ist, kommt man zu dem Ergebniss, dass nur eine Carpogongruppe von sechsen sich zu einem Apothecium entwickelt. Wie bei *Collema* muss man also auch hier zu dem Schlusse kommen, dass die Carpogone eines von aussen kommenden Reizes bedürfen, um sich zu einem Apothecium weiter bilden zu können, und dies kann ja wohl nicht gut etwas anderes sein, als die Befruchtung durch ein Spermastium.

Schwer verständlich ist mir nur, wesshalb die Befruchtung bloss bei so wenigen Trichogynen erfolgt. *Parmelia Acetabulum* trägt sehr zahlreiche Spermogonien; die Oeffnungen derselben liegen überall zwischen den Trichogynspitzen. Danach muss also entweder Kreuzbefruchtung nöthig sein oder aber die Spermastien haben mit der Weiterentwicklung der Carpogone nichts zu thun. Dass nur diese beiden Möglichkeiten vorhanden sind, will ich nicht ableugnen.

Directe Beobachtungen über den Sexualact bei *Parmelia* zu machen, gelang mir nicht; die Aussichten, dass dies gelingen könnte, sind allerdings auch äusserst gering, wie folgende einfache Berechnung ergibt: An zehn Stellen findet nach unserer früheren Feststellung in einem 1 qdm grossen Thallus während eines ganzen Jahres je ein Sexualact statt. Angenommen, der eigentliche Befruchtungsvorgang dauere zwei Tage, müssten wir einen ganzen Flechtenthallus in Schnittserien zerlegen, um nur mit einer Wahrscheinlichkeit von 1 gegen 17 darauf rechnen zu können, dass wir ein einziges Befruchtungsstadium finden. So viele Schnitte fertig herzustellen und zu durchsuchen, wäre schon mit Paraffinserien eine heillose Arbeit, mit Celloidinschnitten ist es vollends nicht ausführbar.

Ganz ähnliche Ueberlegungen wie für *Parmelia* lassen sich auch für *Physcia* und *Anaptychia* anstellen. Entsprechend der viel grössern Zahl von jährlich neugebildeten Apothecien sind hier jedoch die Aus-

sichten auf eine Beobachtung des Sexualactes etwas besser, sehr gering sind sie aber trotzdem noch.

Wie es mit der Sexualität von *Pyrenula* steht, ist vorläufig schwer zu entscheiden. Die grosse Zahl und kurze Blüthezeit der Carpogone lässt hier wohl noch am ehesten eine Verfolgung des Befruchtungsvorganges möglich erscheinen; dem stellt aber die sehr geringe Grösse der Carpogone ein fast unübersteigliches Hinderniss in den Weg.

Von besonderem Interesse sind die Erscheinungen bei *Pertusaria*. Wir sehen, dass die ascogenen Hyphen sozusagen wie ein fremder Organismus im Körper der Flechte leben, sie bilden eine eigene Generation für sich, einen *Pertusariasporophyten*. Der Analogieschluss, dass auch dieser Sporophyt seinen Ursprung einem Sexualact verdankt, liegt wohl nahe genug. Mit *Pertusaria* verglichen, werden jetzt auch die Erscheinungen bei *Cladonia* leichter verständlich. Die Angaben *Wainio's* (16) (17), dass die ascogenen Hyphen auch bei *Cladonia* in letzter Linie auf Carpogone zurückzuführen seien, die in den jungen Thallusschuppen liegen, gewinnt sehr an Wahrscheinlichkeit.

Auf alle die Consequenzen einzugehen, die die Annahme einer Sexualität der Flechten nach sich zieht, das wäre ja wohl noch etwas verfrüht. Ausserdem könnte ich mich doch nur in jeder Hinsicht dem anschliessen, was *Harper* (5) in seiner letzten *Pyronema*-Arbeit ausführt. Er behandelt die wichtigsten hierher gehörenden Fragen von einem so ähnlichen Standpunkte aus und so klar und gründlich, dass ich seinen Ausführungen doch nur Weniges hinzuzufügen hätte.

### Litteratur.

1. *Baur E.*, Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1898.
2. *Borzi*, Studii sulla sessualità degli ascomiceti. Nuovo giornale botanico italiano. Genova 1878.
3. *Darbishire O. V.*, Ueber die Apothecium-Entwicklung der Flechte *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. Pringsh. Jahrbücher 34, 329.
4. *Fünfstück*, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. Jahrbücher des kgl. botanischen Gartens zu Berlin. Bd. III, 1884.
5. *Harper R. A.*, Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp. Annals of Botany 1900.
6. *Krabbe G.*, Entwicklung, Sprossung und Theilung einiger Flechtenapothecien. Botan. Zeitung, 1882.
7. — — Morphologie und Entwicklungsgeschichte der *Cladonien*. Ber. d. d. bot. Ges. Bd. I, 1884.
8. — — Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*. Leipzig, 1891.

9. Lindau G., Ueber Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1888.
10. — — Beiträge zur Kenntniss der Gattung Gyrophora. Festschrift für Schwendener. Berlin 1899.
11. Neubner E., Untersuchungen über den Thallus und die Fruchtanfänge der Calicieen. Plauen i. V. 1893.
12. Mäulo, Ueber die Fruchtanlage bei *Physcia pulverulenta*. Ber. d. d. bot. Ges. 1891.
13. Möller, Ueber die Cultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. Untersuchungen aus dem bot. Institut der kgl. Akademie zu Münster. 1887.
14. — — Ueber die sogenannten Spermastien der Ascomyceten. Bot. Zeitung 1888.
15. Stahl E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Heft I: Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung der Collemaceen. Leipzig 1877.
16. Wainio, Tutkimus Cladoniain phylogenetillisestä. Hessingissae 1879.
17. — — Etude sur la classification naturelle et la morphologie des Lichens de Brésil. Helsingfors 1890.
18. Zukal, Untersuchungen über Flechten. 1. Abhandlung. Taf. III. Sitzungsber. d. kais. Akad. d. Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Classe. Bd. CIV, 1895.

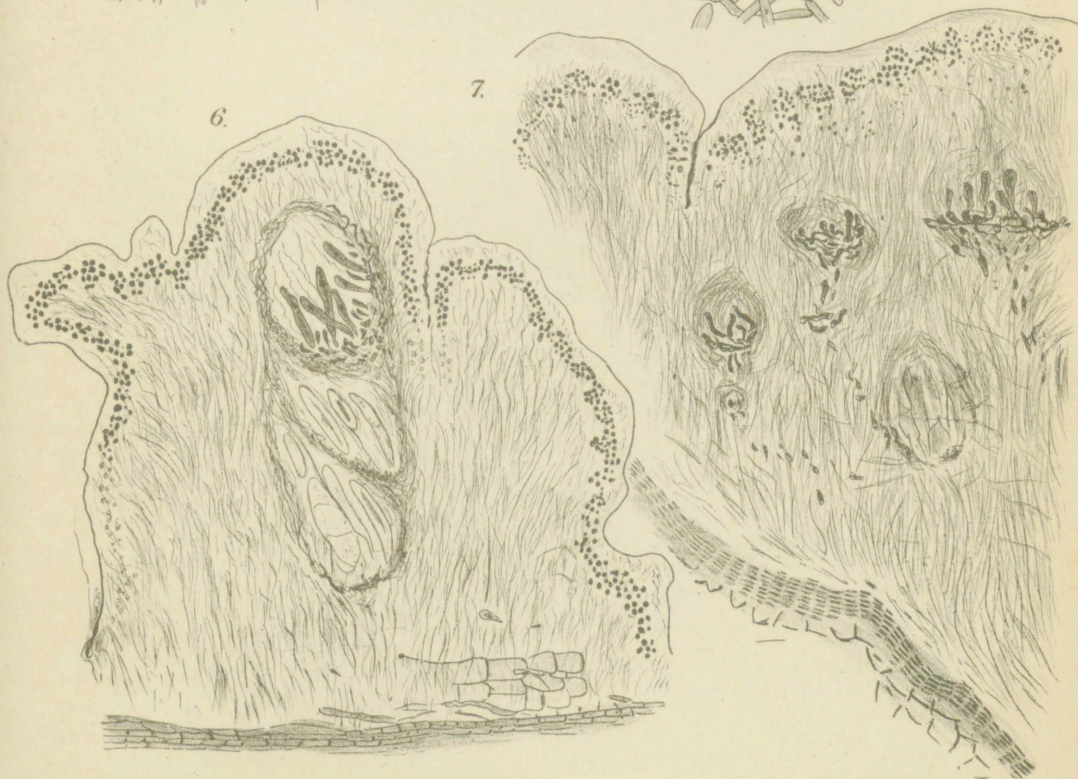
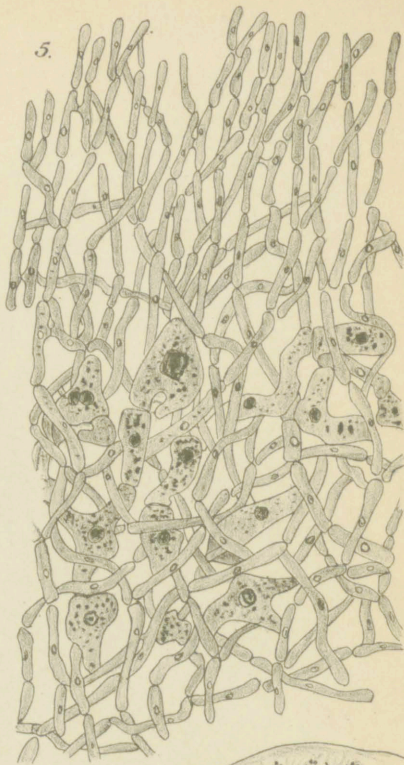
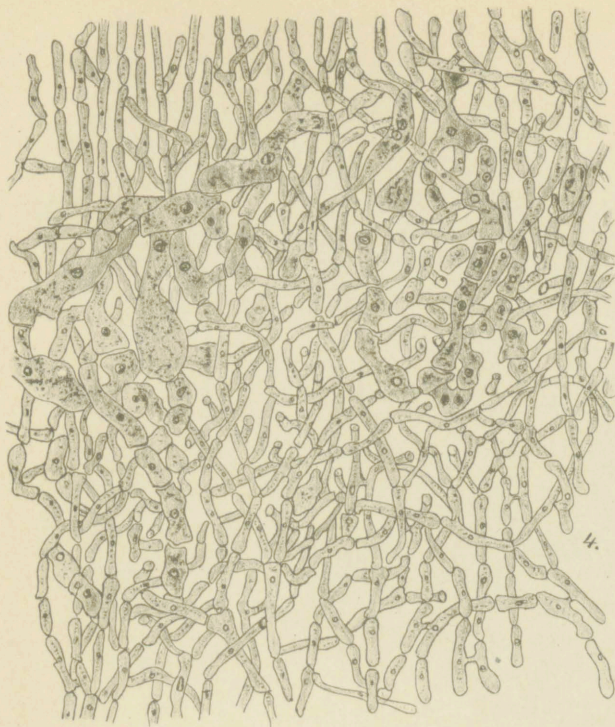
---

### Figurenerklärung.

- Fig. 1. *Parmelia Acetabulum*. Carpogongruppe. Vergr. 700.
  - Fig. 2. *Anaptychia ciliaris* Carpogon. (Die Zellwände der Thallushyphen sind nur in der Rinde mitgezeichnet). Vergr. 1200.
  - Fig. 3. *Pertusaria communis* Carpogongruppe. (Zellwände nicht mitgezeichnet.) Vergr. 500.
  - Fig. 4. *Pertusaria communis*. Ascogene Hyphen in einer jungen Apotheciumanlage (Zellwände nicht gezeichnet). Vergr. 1200.
  - Fig. 5. Desgleichen. Beginn der Ascusbildung. Vergr. 1200.
  - Fig. 6, 7. *Pertusaria communis*. Sprossung der Apothecien. Verg. 80.
  - Fig. 8. *Pyrenula nitida* Carpogongruppe. (Zellwände nicht gezeichnet). Vergr. 1000.
-



L. J. Thomas, Lith. Inst., Berlin s. 53



L. J. Thomas. Lith. Inst., Berlin 553.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [88](#)

Autor(en)/Author(s): Baur E.

Artikel/Article: [Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien.  
319-332](#)