Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien.

Von **Gertr. P. Wolff.**

Mit 22 Textfiguren.

I. Historische Bemerkungen.

Die vorliegende Arbeit hat nur den Zweck, zur Zahl der seit Stahls Entdeckung der Collemaceenkarpogone auf ihre Apothecienentwicklung hin untersuchten Flechten einige weitere hinzuzufügen. Seit der letzten Arbeit von Baur (3), in der er Parmelia acetabulum Anaptychia ciliaris, Lecanora subfusca, Endocarpon miniatum, Gyrophora cylindrica, Solorina saccata und Cladonia pyxidata beschreibt, ist über diesen Gegenstand meines Wissens nur noch eine Arbeit von Mezger, „Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenfrucht" (12), erschienen. Mezger untersuchte Solorina saccata, Acarospora glaucocarpa, Verrucaria calciseda, Imbricaria physodes und Peltigera canina. Bei allen diesen Formen wurde festgestellt, dafs die Fruchtbildung auf einem rein vegetativen Prozefs beruhe. Seine Resultate stimmen mit denen von Fünfstück für Peltigera, mit denen von Baur für Solorina überein.

Nach Mezgers Abbildungen zeigen die jüngsten Stadien der apogamen Apothecienbildung alle ein ziemlich ähnliches Bild: überall eine oder mehrere grofse, blasenförmige Zellen in oder unter der Gonidienschicht, die aus vegetativen Hyphen hervorgehen und sich durch Sprossung und Teilung vermehren. Niemals war auch nur eine Andeutung von Schraubenbildungen oder Trichogynen zu erkennen. Allerdings scheint sich Mezger auf Handschnitte beschränkt und nicht sehr zweckmäfsige Färbungen — Jodjodkalium, Para-Amidosphenol, Para-Anisidin etc. — angewendet zu haben. Besonders die beiden genannten Amidokörper bezeichnet Mezger als für die Fruchtprimordien geeignete Reagentien, „denn beide färbten die Umgebung der Fruchtprimordien schön rosa mit einem Stich ins Violette, während die Askogone selbst vollständig farblos blieben". Es scheint mir aber doch einfacher und zuverlässiger, wenn man überhaupt färbt, solche Stoffe zu wählen, die von den zu untersuchenden Organen selbst gespeichert werden. Aufserdem ist es wohl auch geradezu notwendig, möglichst dünne und gerade Schnitte anzufertigen, abgesehen von so durchsichtigen Formen wie z. B. Collema. Bei der Kleinheit und der feinen Struktur der meisten der hierhergehörigen Objekte dürfte

man ohne diese Hilfsmittel doch leichter Fehlern ausgesetzt sein und weniger sichere Resultate erhalten. Die zartwandigen Trichogyne von Cladonia z. B. könnte man wohl kaum durch das dunkle Rindengewebe hindurch verfolgen, wenn man nicht den Zellinhalt färbte. So haben zu schwache Färbungen mir bei den Karpogonen von Cladonia degenerans lange Zeit hindurch das gänzliche Fehlen von Trichogynen vorgetäuscht.

II. Technisches.

Die Präparation der Flechten bietet gewisse technische Schwierigkeiten, sowohl bei der Einbettung als beim Schneiden und Färben. Es ist fast für jeden einzelnen Fall eine Modifikation der Methode notwendig.

Ich untersuchte folgende Flechten:

Xanthoria parietina, Cladonia gracilis, Cl. degenerans, Cl. furcata, Stereocaulon paschale, Ramalina fraxinea, Lichina confinis und Graphis elegans.

Von allen diesen Flechten liefs sich nur Xanthoria in Paraffin schneiden[1]), aber auch nur dann, wenn ich zwischen absolutem Alkohol und Paraffin Zedernholzöl anwandte. Das Durchtränken mit Xylol machte die Objekte offenbar viel zu spröde und ebenso versagte eine für medizinisch-anatomische Zwecke empfohlene und vielfach angewandte Methode: nach dem Entwässern 24 Stunden lang Buchenkreosot, dann ebenso lange Benzin, darauf Überführung in eine kalt gesättigte Lösung von Benzin und Paraffin und schliefslich in die verschiedenen Paraffinbäder. Es scheint, dafs die Objekte hierbei durch das Benzin brüchig werden. Mit Hilfe von Zedernholzöl erhielt ich dagegen sehr gute Resultate.

Alle übrigen Flechten konnte ich nur in Celloidin schneiden nach der von Baur (2) empfohlenen Methode.

Am schwierigsten war die Präparation von Ramalina. In der Annahme, dafs nur die grofsen Luftmengen das Eindringen des Einbettungsmediums hinderten, versuchte ich, auf eine briefliche Mitteilung von Dr. Tischler (Heidelberg) an Dr. Baur, diese Luft durch vorhergehendes Evakuieren (in absolutem Alkohol) zu entfernen. Dr. Tischler gibt an, mit dieser Methode sehr gute Resultate erzielt, einige Flechten sogar daraufhin in Paraffin geschnitten zu haben.

1) Es ist mir inzwischen gelungen, mit Hilfe einer anderen Methode auch Graphis in Paraffin zu schneiden. Näheres darüber hoffe ich in einer folgenden Arbeit angeben zu können.

Bei Ramalina bewährte sie sich leider nicht. Trotz sorgfältigen Entwässerns vor und nach Gebrauch der Luftpumpe drang absolut kein Celloidin in die Gewebe ein; die Schnitte fielen einfach heraus, und es wäre unendlich mühsam und zeitraubend gewesen, sie in dieser Form zu färben und durch die verschiedenen Bäder bis zum Einbettungsmedium zu transportieren. Denselben Nachteil würde Seife (von Wahlberg empfohlen) haben, da sie sich ja in Wasser und in Alkohol löst.

Einigermafsen brauchbare Resultate lieferte schliefslich die Einbettung in Agar. Die Objekte wurden zu diesem Zweck in passende Stücke geschnitten und gut gewässert. Eine Lösung von ca. 5proz. Agar in Wasser war im Autoklaven einem Druck von etwa zwei Atmosphären ausgesetzt worden. Nach kurzer Abkühlung wurden die Objekte hineingelegt und 24 Stunden lang auf einer Temperatur von 50—60° erhalten, um zu schnelles Erstarren und infolgedessen erschwertes Eindringen des Agars zu verhüten. Dann liefs ich den Agar vollends fest werden — d. h. natürlich nur bis zu dem Grade einer ziemlich starren Gallerte —, schnitt möglichst kleine Blöcke heraus und entwässerte diese sorgfältig, um sie dann in gewohnter Weise in Celloidin einzuschliefsen. Das Celloidin hat hier nur den Zweck, das Aufkleben der Blöcke auf Holzklötzchen zu ermöglichen. Freilich fiel auch auf diese Weise mancher Schnitt heraus, aber bei weitem der gröfste Teil blieb doch im Agar haften und konnte mit diesem (da er auch beim Färben nicht im geringsten störte) weiter behandelt werden.

Eine weitere Schwierigkeit bot die starke Pigmentierung der peripherischen Hyphenenden bei den Cladoniaceen, besonders bei Cladonia furcata. Es gelang mir nicht, diese zuweilen braunschwarze Färbung genügend zu entfernen. Geringer Zusatz der von Krabbe zu diesem Zweck angewandten Kalilauge nützte kaum oder gar nicht, und bei stärkeren Konzentrationen oder längeren Einwirkungen fürchtete ich, durch die Quellung inkorrekte oder doch unsichere Bilder zu erhalten.

Gefärbt wurde meist nach der Haidenhain'schen Methode. Bei manchen Objekten, z. B. Ramalina, mufste man vor dem Färben sehr lange, bis zu 24 Stunden, im Eisenalaun (ca. 2 %) beizen, während die Schnitte dann im Haematoxylin nur wenige Minuten zu liegen brauchten. Dagegen mufs man zwischen Beize und Farbe sehr sorgfältig mehrmals auswaschen. Ebenso mufs man grofse Vorsicht anwenden beim Überführen der Schnitte aus dem 96proz. Alkohol ins

Carbol-Xylol, das Celloidin schrumpft sonst kraus zusammen und ist nachträglich nicht mehr zu glätten. Es wird nämlich im starken Alkohol sehr weich, weshalb es sich auch empfiehlt, den absoluten Alkohol ganz zu vermeiden und statt dessen ein Gemisch von 3 Teilen Xylol mit 1 Teil Carbol (die Carbolkristalle werden einfach im Xylol gelöst) zu benutzen. Das Carbol wirkt sehr stark wasserentziehend, so dafs es den absoluten Alkohol vollkommen ersetzt. (Der sicheren Entwässerung wegen wende ich das Carbol-Xylol jetzt auch bei Paraffinschnitten an.) Man kann die Schnitte dann sehr schnell durch ein zweites Carbol-Xylolbad in reines Xylol bringen. Die Schnitte werden dann in Xylol durchmustert und nur die brauchbaren in Canadabalsam eingeschlossen.

Gelegentlich wurde auch mit Haemalaun, Carmalaun, Haematoxylin-Eosin gefärbt. Wieder war es Xanthoria, die hier die wenigsten Schwierigkeiten bot und sich mit allen diesen Mitteln gleich gut färben liefs. Die Dicke der Celloidinschnitte variierte zwischen 5—30 μ; Durchschnittsdicke ca. 15 μ.

Graphis elegans.

Die Angaben der Floren über das Vorkommen dieser Spezies sind ziemlich mangelhaft. Bei Koerber (Parerga lichenologica, 1865) ist als Fundort innerhalb Deutschlands nur angegeben: „Bei Ahlbachten und im Wolbecker Walde bei Münster, auf Birken“. Sydow (Die Flechten Deutschlands, 1887) gibt an: „namentlich auf Birken, Westfalen“. Sie scheint aber auch in anderen Gegenden ziemlich häufig vorzukommen und auch auf anderen Hölzern, z. B. Erlen, Ilex.

Das zu den vorliegenden Untersuchungen benutzte Material war von Herrn Sanstede in Oldenburg von Erlen gesammelt und zwar Mitte Dezember.

Über den anatomischen Bau der Flechte ist hier nur folgendes zu sagen:

Der Thallus ist „hypophloeodisch“; da die äufsersten Peridermschichten immer wieder abschilfern, ist die Flechte gezwungen, in immer tiefere Korklagen hinab zu wuchern. Die Pilzhyphen sind oft auf längere Strecken hin kaum zu erkennen; sie werden ganz verdeckt von den ungemein dichten Gonidienhaufen. Über das Periderm hinaus erhebt sich nur das Apothecium, das durch das langgestreckte, vielfach gefurchte (lirellenförmige) Gehäuse die Spezies kennzeichnet. Der Hypothallus hebt sich in starken schwarzen Linien vom Holzkörper ab.

In bezug auf das Verhältnis zwischen Thalluswachstum und Entwicklung der Fruktifikationsorgane scheint sich Graphis ganz ähnlich wie Lecanora zu verhalten. Der Thallus breitet sich offenbar zunächst über eine gröfsere Fläche des Substrats hin aus, bleibt aber ganz steril. Erst nachdem er zu einer gewissen Gröfse herangewachsen ist, erfolgt ziemlich gleichzeitig eine reichliche Entwicklung von Carpogonen. Später können dann noch vereinzelte Nachschübe erfolgen.

Damit stimmt gut überein, dafs man ähnliche Entwicklungsstadien junger Apothecienanlagen meist in ziemlich grofser Anzahl in den jungen Thallusstücken findet. Zwischen den alten Früchten dagegen sieht man nur hier und da eine junge Anlage.

Spermogonien sind sehr reichlich vorhanden, auf Querschnitten durch den Thallus findet man oft mehrere in kurzen Abständen nebeneinander liegend.

Über die Apothecienentwicklung ist bisher für die ganze Gruppe der Graphideen nichts bekannt. Es wird aber nur auf Grund eingehender Studien in dieser Richtung möglich sein, die Stellung der Graphidaceen in der Systematik festzulegen. Die äufsern Merkmale genügen dazu um so weniger, als gerade die charakteristischsten, die gefurchte, langgestreckte Oberfläche der Apothecien und die Chroolepus-Gonidien, nicht durchgängig sind. Reinke (4) sagt deshalb: „Aus diesen Gründen fehlt es an diagnostischen Kriterien, um die Tribus gegen die Lecideaceen in voller Schärfe abzugrenzen, und so viele Untersuchungen auch schon über die Graphidaceen veröffentlicht sind, habe ich doch den Eindruck, dafs ihre Systematik einer gründlichen Reform bedürftig ist“. Eine solche Reform wird aber, wie auch Baur in bezug auf die allgemeine Systematik der Flechten betont, wohl nur auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen möglich sein.

Fig. 1. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Schnitt durch junge Carpogonanlage.

Ganz gegen Erwarten bot Graphis auch relativ wenig technische Schwierigkeiten. Schneidet man etwa 2—3 mm dicke Stücke der betreffenden Baumrinde mit Graphisthalli darauf herunter, so kann man Substrat und Thallus leicht in Celloidin schneiden. Von so zubereiteten Blöcken können dann selbst relativ dünne Schnitte (ca. 8 μ dick) ohne grofse Vorsicht vom Alkohol ins Carbol-Xylol überführt werden, ohne dafs sie zusammenschrumpfen. Dünner zugeschnittene flechtenbewachsene Rindenscheiben schneiden sich zwar noch besser,

aber die Schnitte rollen und falten sich ein. Doch kann man diese Gefahr dadurch vermeiden, oder wenigstens verringern, dafs man statt des Xylols Nelkenöl benutzt, worin sich freilich das Celloidin löst.

Es ist relativ leicht, bei Graphis elegans die jüngsten Stadien von Apothecienanlagen zu finden. Man sieht ziemlich häufig in tieferen Peridermlagen längliche polsterförmige Hyphenknäuel (Fig. 1). Die bald fester, bald lockerer ineinander verschlungenen Pilzhyphen unterscheiden sich durch ihren gröfseren Durchmesser, die stärkere Tinktionsfähigkeit und das scharf umgrenzte Lager deutlich von den übrigen Thallushyphen. Diese sind zart und englumig und überhaupt, wie bereits gesagt, nur hin und wieder in den dichten Gonidienhaufen zu erkennen, wenn man nicht gerade Jodjodkali oder ähnliche Reagentien anwendet. Von irgend welcher Gehäusebildung ist nichts zu

Fig. 2. *Graphis elegans.* Vergröfserung 1000. Fertig entwickelte Carpogongruppe.

sehen; die über dem Polster liegenden Peridermschichten sind noch völlig intakt. Ich möchte diese Stadien als sehr junge Carpogonanlagen betrachten, in denen freilich von Carpogonschrauben und von Trichogynen noch nichts zu erkennen ist.

Ein ganzes typisches Carpogon dagegen stellt Fig. 2 dar. (In Fig. 2 a ist dasselbe Carpogon im Mafsstab der anderen Figuren gezeichnet.)

Auch solche Bilder sind durchaus nicht selten, und da sie schon bei schwacher Vergröfserung sofort zu erkennen sind, ziemlich leicht zu finden. Nur sind meist so viele Carpogone zu eng verknäuelten Gruppen verwachsen, dafs man schwer zu einer klaren Vorstellung gelangt.

Die ursprünglich über dem Carpogon gelegenen Peridermlagen sind inzwischen teils ganz abgeblättert, teils gesprengt, so dafs die Trichogynspitzen sich leicht über das Niveau der Thallusoberfläche hinausschieben können. Zuweilen haften den Trichogynen winzige Körperchen an, die möglicherweise Spermatien sind. Wegen der Kleinheit der Objekte konnte ich dies aber nicht sicher feststellen; es kann sich ebensogut um Staubteilchen handeln, die an der wahrscheinlich schleimigen Oberfläche haften geblieben sind. Die peripheren Korkreihen sind ungemein stark verquollen, so dafs sie stellenweis ganz strukturlos erscheinen; die einzelnen Lager sind kaum oder gar nicht von einander zu unterscheiden.

Die Trichogyne selbst hat ziemlich breite und vor allem sehr lange Zellen. An der hier abgebildeten war, soweit man sie überhaupt in das Hyphengeflecht hineinverfolgen konnte, keine einzige Querwand zu sehen. Die Zellen sind zartwandig und sehr plasma-

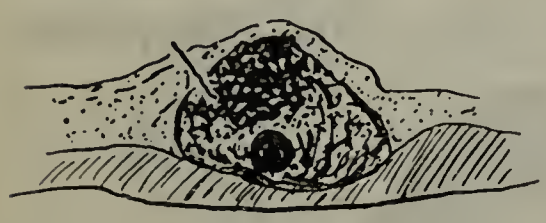

Fig. 2 a. *Graphis elegans.* Das in Figur 2 abgebildete Carpogon im Mafsstab von Figur 1. Vergröfserung 500.

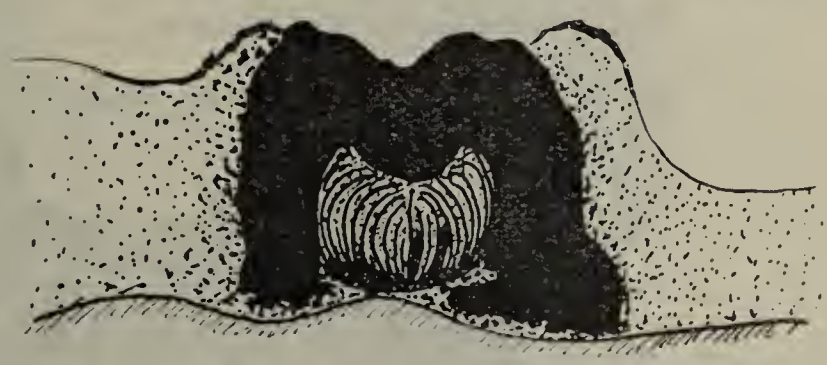

Fig. 3. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Junges Apothecium.

reich. Ziemlich dicht unter der Spitze liegt ein verhältnismäfsig sehr grofser Kern.

Leider ist es mir niemals gelungen, eine Trichogyne bis zu ihrem Carpogon zu verfolgen. Die Hyphe ist wahrscheinlich immer ziemlich stark hin und her gebogen, so dafs man unmöglich in einem Schnitt den ganzen Verlauf erkennen kann. Dagegen heben sich die Carpogone ganz scharf aus dem Gewebe der Hüllhyphen heraus. Sie sind meist mehr oder weniger deutlich schraubig gewunden und haben kurze, dicke Zellen, etwa dreimal so dick wie die der anderen Hyphen. Während letztere im gefärbten Präparat nur blafs blaugrau erscheinen, werden die Carpogonzellen blauschwarz. Der in der Abbildung durch starke Punktierung dunkel erscheinende obere Teil der Anlage zeigt sich am Objekt als intensiv braunes, fast strukturloses, nur von einzelnen Hyphen durchzogenes Gewebe — offenbar der Beginn der Gehäusebildung.

Fig. 3 zeigt bereits das scharf umgrenzte, auch am lebenden Objekt kohlig erscheinende Gehäuse. Ich sah dieses übrigens nie auch unterhalb der Frucht entwickelt, diese also von drei Seiten einschliefsend, wie Reinke (13) es abbildet. In jungen Stadien deckt es dagegen noch die Oberfläche (Fig. 3), und erst durch das kräftige Wachstum der Paraphysen und der Asci wird die Decke gesprengt (Fig. 4). Während sich dann das Apothecium durch intercalares Wachstum auch in die Breite dehnt, rücken natürlich auch die beiden Teile des Gehäuses weiter auseinander und wölben sich nun beiderseits etwas über den Apothecienrand herüber. Fig. 5 zeigt ein solches fertiges Apothecium. Die Paraphysen

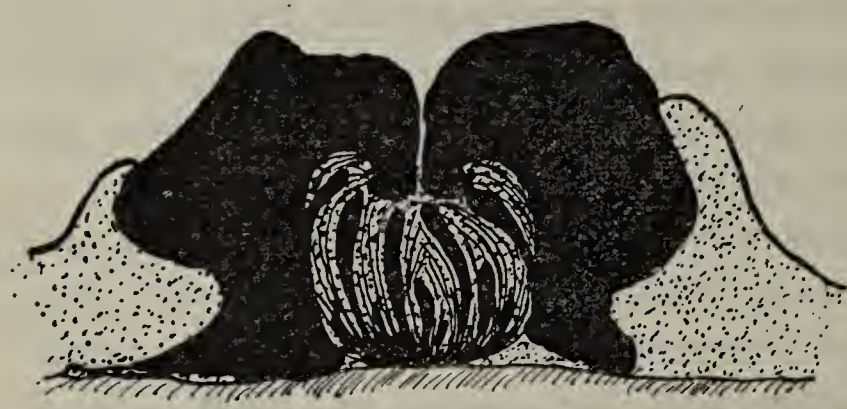

Fig. 4. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Fertig entwickelte Apothecium.

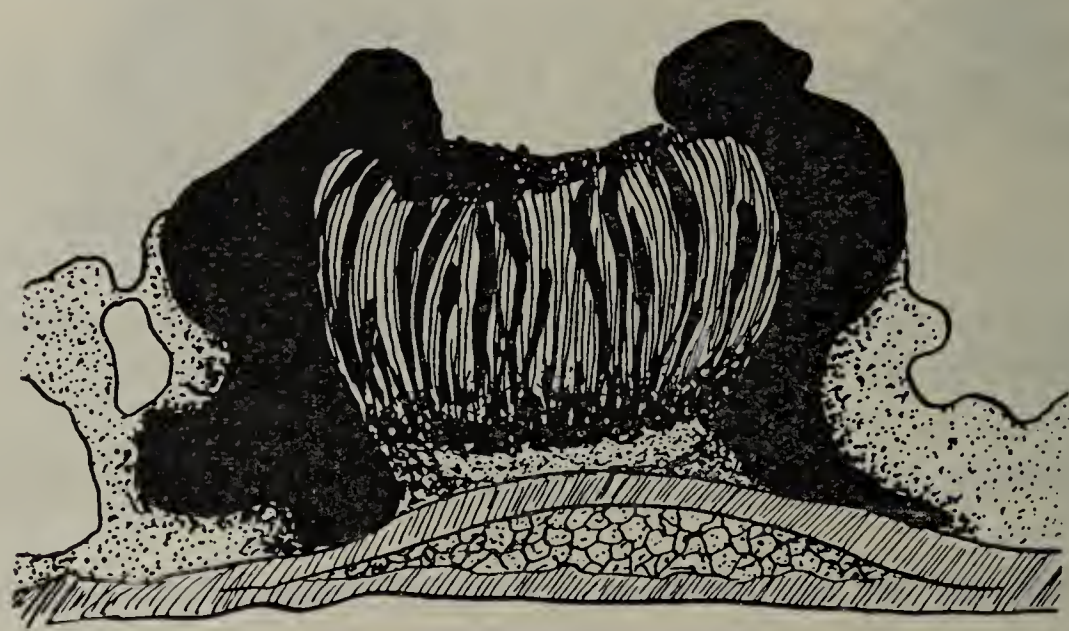

Fig. 5. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Primäres Apothecium im Beginn der Rückbildung.

sind sehr regelmäfsig angeordnet, oft der Form des Gehäuses nachgehend, oben gebogen, so dafs sie sich förmlich zusammen neigen. In den Asci sieht man nebeneinander die verschiedensten Sporenentwicklungsstadien, am häufigsten das 8-Kernstadium — mit auffallend grofsen, deutlichen Kernen —, anderseits den fertig entwickelten Schlauch mit seinen 6—8 langen, keulenförmigen Sporen, von denen jede wieder aus meist 12 kurzwalzenförmigen Teilen mit sehr kleinen Kernen besteht. Auf die Entwicklung dieser Sporen hoffe ich in einer späteren Arbeit eingehen zu können.

Mit diesem eben beschriebenen und auf Figur 5 abgebildeten Stadium ist nun aber die Entwicklung des Graphis elegans-Apotheciums keineswegs abgeschlossen.

Wie schon oben bemerkt, ist der fertigen Frucht dieser Spezies einmal die langgestreckte Gestalt — von Reinke treffend als „wurmförmig“ bezeichnet — und ferner eine sonderbare, mehr oder weniger tiefe Längsfurchung eigentümlich. Diese Riefen unterscheiden die Spezies deutlich schon makroskopisch von Graphis scripta.

Diese eigenartige Form, über deren Entstehung ich nirgends nähere Angaben fand, hängt nun mit dem weiteren Schicksal des Apotheciums zusammen.

Schon Figur 5 zeigt, wie sich auf der Oberfläche der Frucht eine dunkle Substanz ausbreitet. Am lebenden Objekt erscheint sie dunkelbraun, körnig. Wahrscheinlich entsteht diese Färbung durch

Fig. 6. *Graphis elegans.* Vergröfserung 500. Sekundäres Apothecium im Beginn der Rückbildung.

Einlagerung von Pigmentkörnchen und durch das Absterben von Asci und Paraphysen, von denen man später noch vereinzelte Reste hier und da in der schwarzen Masse sieht. Dieser Schwärzungs- bzw. Einlagerungsprozefs geht so lange vor sich, bis das Apothecium bis auf einen kleinen Spalt am Grunde völlig schwarz erscheint. Nur in diesem Spalt bleiben lebende Zellen erhalten. Von hier aus bilden sich neue Paraphysen und neue Asci; kurz, es regeniert sich ein neues Apothecium. Ein Carpogon ist in diesen Stadien niemals zu sehen. Es handelt sich also nicht um eine vollständige neue Fruchtbildung im Sinne der Entwicklung des primären Apotheciums, sondern um eine Regeneration, die nur durch Sprossung und Teilung vor sich geht.

Das Bild ist schliefslich dem in Figur 3 abgebildeten Stadium sehr ähnlich, nur mit dem Unterschied, dafs im Gehäuse noch die Reste der alten Paraphysen zu sehen sind.

Durch das Wachstum des neuen Apotheciums wird das primäre Gehäuse immer weiter nach beiden Seiten gedrängt, ebenso das sekundäre Gehäuse, nachdem es an der Oberfläche gesprengt worden ist. Figur 6 stellt ein solches Stadium dar. Die beiden Gehäusegenerationen sind, wie immer, ganz scharf voneinander zu unterscheiden; zwischen ihnen sieht man noch vom primiären Apothecium stammende Paraphysenreste.

Gleichzeitig zeigt Figur 6 aber auch die beginnende Rückbildung und Schwärzung des zweiten Apotheciums. Der Prozefs kann sich

Fig. 7. *Graphis elegans.* Vergröfserung 66. Ganz junges quartäres Apothecium.

nun in der geschilderten Weise mehrfach wiederholen; sehr häufig sieht man fünf und sechs Generationen auf diese Art ineinander geschachtelt. Figur 7 stellt ein Stadium dar, in dem sich eben ein fünftes Apothecium entwickelt. Es wäre von Interesse, festzustellen, über wie lange Zeit sich durchschnittlich dieses Wachstum erstreckt; vermutlich sind Jahre dazu notwendig. Ich selbst konnte darüber nichts ermitteln. Nach den Seiten, auf welchen das schubweise Absterben erfolgt, findet keine weitere Ausbreitung statt und das Apothecium vermag sich nur in einer Richtung zu strecken. Die Furchen werden von den gekrümmten Gehäuseschuppen gebildet.

Freilich ist durch diese Untersuchungen noch nicht erklärt, warum dieses Absterben vor sich geht, und weshalb gerade an zwei

Seiten des Apotheciums. Ich erinnere hier noch an eine ähnliche Erscheinung, die Baur (3) beschreibt: das stückweise Absterben der Gyrophorafrucht. Allerdings besteht die Ähnlichkeit nur in dem Absterbeprozefs; von irgend einer Regeneration ist bei Gyrophora nicht die Rede. Eine solche wäre ja auch überflüssig, da nicht, wie bei Graphis elegans, die ganze Frucht abstirbt, sondern nur kleine Teile derselben.

Eine weitere Eigentümlichkeit von Graphis elegans zeigt das Gewebe unterhalb der Apothecien. Wie ich auf Fig. 5 und 6 angedeutet und auf Fig. 7 genauer ausgeführt habe, sind stets — abgesehen von sehr jungen Anlagen — unterhalb der Früchte zwei bis vier Peridermschichten stark hochgewölbt. Sie bilden so mit den darunter liegenden planen Korklamellen einen Hohlkanal, der von einem lockeren Gewebe erfüllt ist. Bei stärkerer Vergröfserung sieht man darin Hyphen, zwischen denen sich offenbar eine homogene, gallertige Masse befindet. Die Hyphen scheinen sekundär in diese Substanz hineinzuwachsen; wenigstens sieht man unter jungen Apothecien, wenn die Peridermanlagen erst eben anfangen sich zu heben, nur die erwähnte homogene Substanz, aber keine Hyphen. Von letzteren fallen einige besonders auf durch ihre Breite und durch ihren Inhalt, der aus stark lichtbrechenden Kügelchen besteht.

Über die chemische Beschaffenheit dieser Gallerte habe ich keine näheren Untersuchungen angestellt. Ich konstatierte nur, dafs in Jodlösungen eine sehr starke Blaufärbung erfolgt.

Möglicherweise stellt dieser Hohlraum ein Reservestofflager dar, das ja bei der langen Wachstumsdauer bzw. den mehrfachen Regenerationen dieser Früchte sehr nützlich wäre.

Graphis elegans ist die einzige Graphidee, die ich bisher genau untersucht habe. Doch machte ich an Graphis scripta wenigstens einige Handschnitte durch ältere Früchte. Ich fand hier stets nur einfache, also primäre Apothecien. Dieser Befund stimmt ja auch mit der Tatsache überein, dafs bei der Spezies scripta die Fruchtoberfläche glatt ist und nichts von den Furchungen der Graphis elegans aufweist.

Stereocaulon Paschale.

Die Gattung Stereocaulon wird von den meisten Flechtensystematikern in die unmittelbare Nähe von Cladonia gestellt. Es sind zwei Gründe, die dies zu rechtfertigen scheinen. Das eine Moment ist die Gliederung des Thallus in einen Primärthallus und in Podetien, ganz ähnlich wie bei Cladonia. Der Primärthallus ist hier meist

krustenförmig oder kleinschuppig, die Podetien dagegen sind sehr formenreich entwickelt. Speziell bei der vorliegenden Art können sie bis zu 5 cm hoch werden und sind reich verästelt. Eine zweite Ähnlichkeit zwischen Stereocaulon und den Cladonien zeigt der anatomische Bau des Thallus. Das Mark unterscheidet sich zwar auf Längsschnitten sehr deutlich vom peripheren Gewebe durch den ausgeprägten Längsverlauf der ziemlich dicht verfilzten Fasern. Der periphere Teil kann jedoch, wie schon Schwendener angibt, nicht als eigentliche Rinde angesprochen werden, da das Gewebe, obgleich ziemlich dichtfilzig, doch durchgehends lufthaltig ist und sowohl in der Nähe der Oberfläche als tiefer im Innern Gonidien enthält. Schwendener bezeichnet dieses Gewebe als „analog dem peripherischen Fasergeflecht mancher Cladonien, z. B. Cl. raugiferina.“ Was das erstgenannte Moment betrifft, so ist es aber noch keineswegs zu entscheiden, ob es sich hier nur um zufällige Ähnlichkeiten handelt oder ob wirklich die in beiden Gattungen als Podetien bezeichneten Gebilde homologe Organe sind. Hierüber kann vielleicht eine genaue Untersuchung der Entwicklungsgeschichte der Stereocaulonpodetien Aufschlufs geben. Bekannt ist über diese Entwicklungsgeschichte noch gar nichts.

Fig. 8. *Stereocaulon.* Vergröfserung 1250. Junge Carpogonanlage.

In bezug auf die Apothecienentwicklung besteht zwischen Cladonia und Stereocaulon, wie ich gleich ausführen werde, ein ziemlich grofser Unterschied, obwohl die fertigen Apothecien der beiden Gattungen eine sehr weitgehende Ähnlichkeit haben.

Wie Bauer (3) für Cladonia pyxidata gezeigt hat und wie ich an anderer Stelle dieser Arbeit an verschiedenen anderen Cladonia-Arten darstellen werde, geht bei Cladonia das askogene Gewebe aus typischen Carpogonen mit Trichogynen hervor. Stereocaulon dagegen weist abweichende Verhältnisse auf.

Die jüngsten Stadien, die ich auffinden konnte, befanden sich an oberen Zweigenden unter einer kleinen Erhöhung des Randes, ziemlich dicht unter der Rinde. Sie bestanden in einem engen Geflecht dicker Hyphen, die sich in einer scharf umgrenzten, etwa eiförmigen Gruppe deutlich von dem übrigen Thallus abhoben. Ein solches Stadium ist auf Fig. 8 abgebildet. Trichogyne habe ich trotz

gründlichen Suchens niemals finden können. Dafs diese ganz jungen Anlagen nur äufserst selten zu finden sind, läfst darauf schliefsen, dafs die ersten Entwicklungsstadien in sehr kurzer Zeit durchlaufen werden, wie dies bei der Mehrzahl der Flechten der Fall zu sein scheint. Gonidien waren in der unmittelbaren Umgebung der Anlagen nur vereinzelt vorhanden. Charakteristisch ist eben die Eiform der ganzen Gruppe, die wie Figur 9 und 10 zeigen, auch auf älteren Stadien erhalten bleibt.

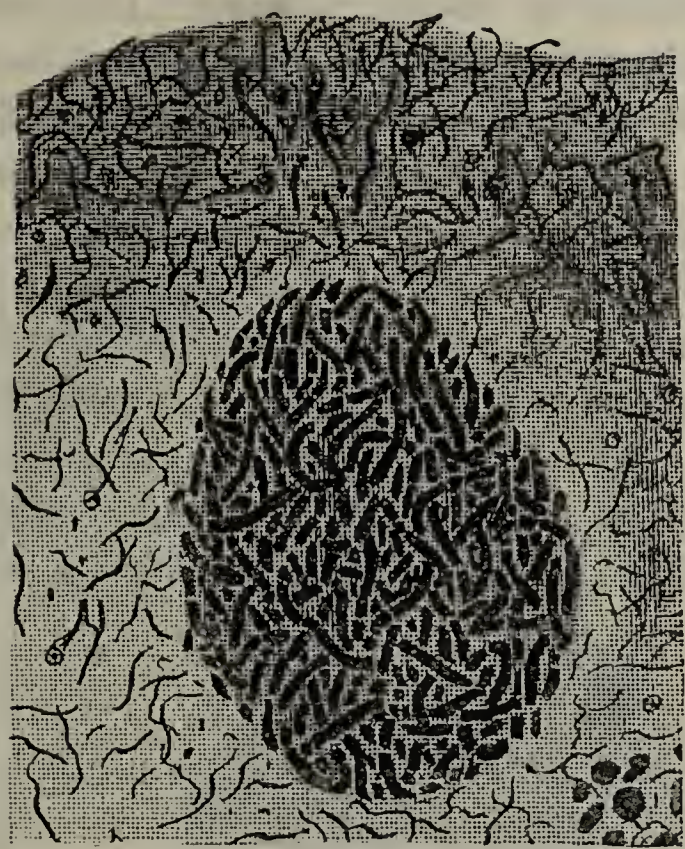

Fig. 9. *Stereocaulon.* Vergröfserung 1250. Ältere Carpogonanlage.

Figur 9 zeigt noch keine wesentliche Veränderung der Anlage. Im ganzen ist sie viel gröfser, die Hyphen sind enger verschlungen, was aber beides nicht unbedingt darauf schliefsen läfst, dafs dies Stadium älter wäre, als das auf Fig. 8 abgebildete. Bemerkenswert ist dagegen vor allem die beginnende Dunkelfärbung des umgebenden Thallusgebietes, die den Anfang der Gehäusebildung bezeichnet.

Fig. 10. *Stereocaulon.* Vergröfserung 1250. Sehr junge Apotheciumanlage. Beginn der Paraphysenbildung.

Ein bedeutend älteres Stadium stellt Figur 10 dar. Die Hüllhyphen beginnen bereits, sich parallel anzuordnen; der gröfste Teil der askogenen Zellen liegt im Grunde der Anlage, die sich bereits über das Niveau des Thallus erhebt. Rings um das junge Apothecium ist der Thallusrand stark gebräunt, so dafs man dieses umhüllende Gewebe bereits als Gehäuse bezeichnen kann. Die auf der Abbildung unter den Rand

der Anlage hervorragenden einzelnen Hyphenspitzen stammen aus dem Gehäuse. Unmittelbar unterhalb des Apotheciums liegen zerstreute Gonidiennester.

In dem auf Fig. 11 dargestellten Stadium ist die Ascusbildung bereits in vollem Gange. Die ganze Anlage ist im unteren Teil noch stark konkav gewölbt und noch vom Gehäuse überdeckt. Dies ist übrigens das am häufigsten zu findende Stadium.

Während des späteren Wachstums schiebt sich das Apothecium immer mehr an den Rand des Astes; die vorher konkave Wölbung wird, der Rundung des Höckers entsprechend, konvex, der Apotheciennrand schwindet, und das fertige Apothecium entspricht schliefslich ganz dem lecideïnen Fruchttypus (Fig. 12).

Bei Stereocaulon ist also die Apothecienbildung ein rein vegetativer Prozefs. Die Carpogongruppen sind stark reduziert und ohne jede Andeutung eines weiblichen Sexualorgans.

Fig. 11. *Stereocaulon.* Vergröfserung 66. Junges Apothecium.

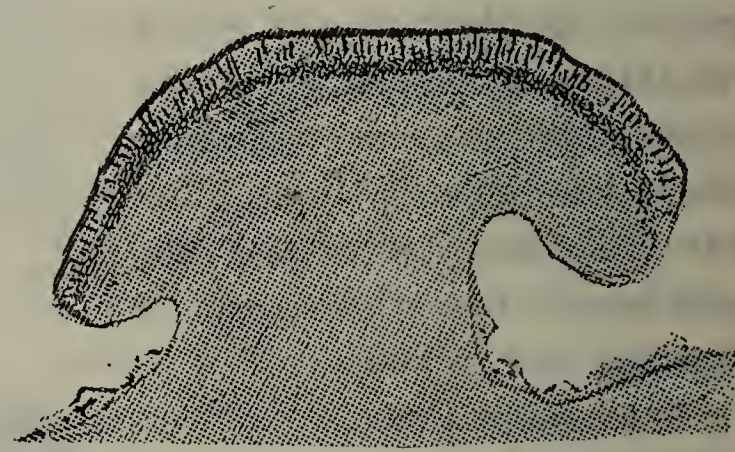

Fig. 12. *Stereocaulon.* Vergröfserung 33. Fertiges Apothecium.

Abweichend von Solorina und Peltigera sind hier trotzdem noch Spermogonien vorhanden, deren Spermatien aber zweifellos ihre Funktion als Sexualorgane nicht mehr ausüben.

Cladonia.

Die Gattung Cladonia ist bereits mehrfach und eingehend untersucht worden: aufser in der grofsen Monographie von Krabbe (10) auch von Borzi (4), Wainio (17) und Baur (3). Ich selbst untersuchte die Arten Cl. gracilis, Cl. degenerans und Cl. furcata. Das Material dazu war in der Umgebung des Müggelsees bei Berlin gesammelt.

1. Cladonia gracilis.

In bezug auf Lage, Gröfse und Entwicklung der Apothecien verhält sich Cl. gracilis ganz ähnlich, wie die von Baur beschriebene Cl. pyxidata.

Kleine, braune Erhebungen auf dem Becherrand zeigen schon makroskopisch das Vorhandensein von Apothecienanlagen an. Tatsächlich sieht man auf Schnitten durch diese Höcker typische Carpogongruppen (Fig. 13). Die Ascogone entstehen deutlich aus den vegetativen Hyphen, unterscheiden sich von ihnen aber durch den bedeutend gröfseren Durchmesser, die verhältnismäfsig viel dünneren Zellwände, grofsen Plasmareichtum und sehr starke Tinktionsfähigkeit. Trichogyne sind sehr zahlreich vorhanden; man sieht sie borstenartig nach allen Seiten aus dem Höckerchen herausragen. Ich vermute, dafs die dicken Trichogynspitzen, an denen viele Schmutzkörnchen haften und die zum Teil ganz verbogen sind, bereits befruchtet wurden, während dies bei den zarteren, kleineren Spitzen nicht der Fall zu sein scheint. Wie bei Cl. pyxidata zeigen auch hier und bei den anderen Arten die Hüllhyphen eine nahezu

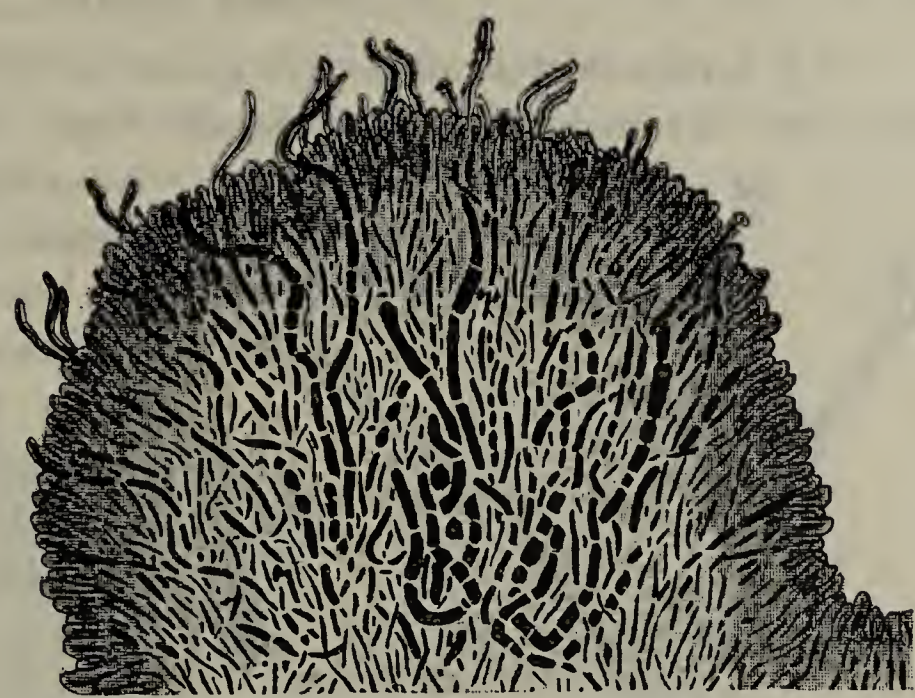

Fig. 13. *Gladonia gracilis.* Vergröfserung 850. Carpogongruppe.

Fig. 14. *Cladonia degenerans.* Vergröfserung 60. Oberer Teil eines Podetiums. S = Spermogonium, C = Carpogongruppen.

parallele Richtung, so dafs der Übergang in ein eigentliches Paraphysengewebe sehr einfach ist. Betreffs der weiteren Entwicklung des Apotheciums verweise ich auf die Ausführungen Baurs über Cl. pyxidata.

2. Cladonia degenerans.

Diese Spezies hat verhältnismäfsig kleine Carpogone, die aber im übrigen denen von Cl. pyxidata und Cl. gracilis entsprechen. Nur scheinen mir die Trichogynspitzen besonders zart. Fig. 14 zeigt einen Schnitt durch den oberen Teil eines Podetiums; auf dem Becherrand sitzt links ein Spermagonium, rechts zwei Carpogonanlagen.

3. Cladonia furcata.

Cl. furcata bietet wieder ein gröfseres Interesse, weil ihr Habitus von dem der anderen beschriebenen Arten abweicht. Die gabelig verzweigten Podetien bilden nämlich keine Becher, sondern die Apothecien sitzen den zugespitzten Astenden direkt auf. Figur 15 zeigt ein solches Habitusbild; im übrigen verweise ich auf die sehr schönen Abbildungen in Krabbes Monographie (10).

Fig. 15. *Cladonia furcata.* Vergröfserung ca. 5/1. Habitusbild.

Fig. 16 zeigt einen Schnitt durch eine verzweigte Astspitze, die in jedem Höcker eine typische Carpogongruppe trägt. Die Askogonzellen sind vielleicht etwas schmäler und länger als bei den Bechercladonien; im Bauprinzip aber ist keinerlei Unterschied festzustellen. Es ist anzunehmen, dafs die anderen becherlosen Formen, wie Cl. rangiferina, uncinata u. a. sich ebenso verhalten.

Überhaupt darf man wohl, nachdem vier Vertreter der Gattung genau untersucht worden sind, schliefsen, dafs alle Cladonien typische Carpogone mit gut entwickelten Trichogynen besitzen, und dafs die Apotheciumanlagen alle übereinstimmend gebaut sind. Mit den Carpogonen des Collema-Typus haben sie wenig Ähnlichkeit. Von einer Schraubenbildung ist nirgends etwas zu entdecken; die Askogone liegen in gröfseren Gruppen, ziemlich unregelmäfsig verteilt und am unteren Ende oft ineinandergeschlungen, in den Höckerchen des Podetiumrandes.

Was die Morphologie der Cladonien betrifft, so sind die einzelnen Teile des Pflanzenkörpers bekanntlich sehr verschieden gedeutet worden.

Die früheren Autoren nannten das krustenförmige, horizontale Lager „Thallus“, die säulchenartigen, vertikalen Erhebungen „Podetien“. Die Unrichtigkeit dieser Bezeichnungen sucht Koerber dadurch zu beweisen, dafs der sog. Thallus der Autoren niemals fruktifiziert, dafs er nur sehr selten Soredien trägt und dafs er bei manchen Cladonien fehlen kann, „ohne dafs dadurch der Begriff der vollkommenen Flechte wesentlich gestört wird“. Schliefslich betont er, dafs doch nicht das zuerst produzierte Horizontallager, sondern die später auf diesem entstehenden Gebilde die höheren und physiologisch wichtigeren seien. Auf Grund dieser Ausführungen spricht

Fig. 16. *Cladonia furcata.* Vergröfserung 786. Carpogonhöckerchen.

er von einem Protothallus bzw. einem „wahren“ Thallus der Cladonien. Schwendener (16), der sich im Laufe seiner Flechtenuntersuchungen auch eingehend mit der Gattung Cladonia beschäftigte, übernimmt diese Koerber'schen Bezeichnungen einfach als solche, bemerkt aber dazu, „dafs eine richtige Deutung der Podetien und damit auch die Lösung der Frage, ob zwischen demselben und dem Excipulum proprium (das bekanntlich bei einigen Gattungen ebenfalls nach unten verlängert ist) eine nähere Analogie bestehe, nur durch genaue Untersuchungen über die Entwicklung beider Organe gewonnen werden kann“.

Daraufhin hat dann Krabbe eingehende entwicklungsgeschichtliche Studien unternommen und auf Grund derselben zu dieser Frage scharf Stellung genommen.

Er nimmt die Benennung „Thallus“ der früheren Systematiker für das Horizontallager wieder auf. Dagegen bezeichnet er die Podetien

inklusive Apothecien der Lehrbücher einfach als „Fruchtkörper“, während er das Vorhandensein eines Podetiums thallöser Natur, an dem sekundär die Apothecien entstehen würden, ausdrücklich bestreitet. Zu dieser Anschauung führt ihn vor allem die folgende Beobachtung: Bei manchen Cladonien, zum Beispiel alcicornis, cariosa, decorticata, caespiticia u. a., ist bereits eine gut differenzierte Fruchtkörperanlage vorhanden, wenn das vertikal gerichtete Gewebe noch kaum den Thallusrand durchbrochen hat. Mit diesem Vorhandensein askogoner Hyphen in der Sprofsanlage ist für ihn ganz unzweifelhaft der apotheciale Charakter der letzteren bestimmt.

Nun bleiben gerade bei Cl. alcicornis, von der Krabbe auf Tafel II, Fig. 2 seines Werkes ein entsprechendes Bild gibt, die „Lagerstiele“ (Sydow) andauernd schlecht entwickelt. Wie steht es aber mit Formen mit ausgeprägten Säulchenbildungen? Zunächst sagt Krabbe (p. 21):

„Die ersten Faserelemente junger Fruchtprimordien sind nur sehr schwer von jungen Rindenhyphen zu unterscheiden, um so mehr, als auch jene auf rein vegetativem Wege durch reichliche Aussprossungen der die Gonidienzone zusammensetzenden Fasern entstehen und aufserdem in ziemlicher Übereinstimmung mit dem Verhalten junger Rindenhyphen gleich nach ihrer Anlage senkrecht in der Rinde emporwachsen. In diesem Verhalten der Fruchtprimordien liegt es hauptsächlich begründet, dafs man die ersten Stadien der Fruchtprimordien mit aller Sicherheit erst dann erkennen kann, wenn eine Anzahl von Fruchthyphen (mindestens 8 bis 10) vorhanden ist, die sich in Gestalt eines kleinen Faserbündels von den übrigen Elementen der Rinde deutlich abheben.“

Danach wären aber nur bei den wenigen Formen mit fast sitzender Fruchtanlage, bzw. bei solchen mit sekundärer Streckung des Basalteils des Fruchtkörpers, die jüngsten Stadien sicher zu diagnostizieren.

Bei den meisten Cladonien differenzieren sich aber die Fruchtanlagen erst in vorgerückteren Entwicklungsstadien, nachdem sie sich, wie Krabbe sich selbst ausdrückt, zu „verhältnismäfsig grofsen Gebilden mit reicher, äufserer Gliederung“ entwickelt haben. Es bleibt unklar, als was diese „reiche, äufsere Gliederung“ bis zur Differenzierung der Fruchthyphen aufzufassen wäre. Sind diese erst vorhanden, so bezeichnet Krabbe sie auch als „eigentümlich gestaltete Askusfrüchte“, weil „die askogenen Hyphen innerhalb des

fortwachsenden Randes direkt ohne Bildung besonderer Fruchtkörperanlagen zur Ausbildung gelangen."

Mit dem Beweise der Unrichtigkeit dieses Satzes fällt aber Krabbes gesamte Theorie. Baurs und meine eigenen Untersuchungen zeigen zur Genüge, dafs tatsächlich „besondere Fruchtkörperanlagen" vorhanden sind, nämlich die geschilderten und abgebildeten typischen Carpogone mit ihren Trichogynen.

Anderseits hat Baur für Cl. pyxidata gezeigt, dafs die Podetien sich ganz unabhängig von den askogenen Hyphen entwickeln, also tatsächlich Gebilde thallöser Natur sind, die erst ihre vegetative Entwicklung vollenden, ehe die Ausbildung von Fruktifikationsorganen beginnt. Ebenso wie die primären Podetien, entstehen (ich stellte dies bei Cl. gracilis fest) die folgenden Bechergenerationen. Bei Cl. gracilis erheben sich die meisten neuen Sprosse auf dem Becherrande, zwischen Spermogonien und Apothecien. Häufig aber gehen sie auch von der eingesenkten Decke des Trichters aus (Fig. 15), und hier spricht wohl schon die Lage für die gänzliche Unabhängigkeit der Podetien von den Apothecien, da letztere bei sämtlichen Becherflechten ausnahmslos auf dem Rande des Bechers entstehen. Dieses Herausprossen von der Mitte aus zeigen übrigens andere Spezies sehr viel schöner, z. B. Cladonia verticillata, von der sich bei Reinke eine gute Abbildung findet. Sowohl die peripheren als die mittleren Sprosse entwickeln sich analog den primären Podetien zu typischen, Apothecien und Spermogonien tragenden Bechern.

Fig. 17. *Cladonia gracilis.* Vergröfserung ca. 5/1. Sekundäre Sprossung der Becher.

Es scheint mir nach alledem zweifellos, dafs man als Frucht der Cladonien nur den obersten Teil des Podetiums der aus den Höckerchen bzw. der Carpogongruppe besteht, bezeichnen kann. Das Podetium selbst dagegen ist nichts als eine vegetative, vertikal gerichtete Sprossung des Horizontalthallus, wie sie in der Gruppe der Flechten nicht ohne Analogie dasteht.

Eine ähnliche Sprossung, wenn auch nicht so ausgeprägt wie bei den Cladonien, findet sich bei einigen Pertusariaceen, z. B. Pertusaria und Variolaria (eine Abbildung findet sich bei Darbishire (7). Hoch-

wahrscheinlich gehört ferner die eigentümliche Siphula Ceratites mit in diese Gruppe. Man könnte daher diese Arten als unvollkommene Strauchflechten betrachten. Allerdings läfst sich nicht eine einheitliche Reihe aufstellen, die etwa von einer niederen Krustenflechte in gerader Linie zu den Cladonien hinaufführte.

Es scheint überhaupt, als seien die Strauchflechten auf zwei ganz verschiedene phylogenetische Reihen zurückzuführen. Die Krustenflechte als niedrigste Form ist wohl der Ausgangspunkt für beide.

Dann aber findet bereits eine Spaltung statt. Die eine Reihe gelangt erst auf dem Umwege über Schuppen und blattartige Organe zu strauchartigen Sprossungen; ich nenne als Beispiel Parmelia lanata. Bei der anderen Reihe entwickeln sich direkt aus der Kruste hochentwickelte Sprofsformen; hierher gehören die Pertusarien mit effiguriertem Thallus, Siphula und die Cladoniaceen.

Ich wollte übrigens diese ganze Frage hier nur eben andeuten; eine näheres Eingehen darauf gehört gar nicht in den Rahmen der vorliegenden Arbeit.

Ob nun die Fruchtteile von Baeomyces und Calicium (auf die Schwendener in dem eben citierten Satz hinweist) nur gestreckte Excipula proprii darstellen, oder ob sie etwa auch den Cladonia-Podetien analoge Bildungen sind und sich von ihnen nur durch den Mangel der Gonidienschicht unterscheiden, — das zu entscheiden, ist vorläufig unmöglich. Dies wird erst festzustellen sein, wenn auch von den letztgenannten Formen die Entwicklungsgeschichte bekannt ist, über die vorläufig aber noch jede Angabe fehlt.

Xanthoria parietina.

Xanthoria ist bereits von Lindau (11) untersucht. Er sagt darüber: „Als jüngstes Stadium tritt ein pseudoparenchymatisches Gewebe auf, das auch mit Reagentien nur undeutliche fädige Struktur erkennen läfst. Erst durch Zerdrücken der Anlage bekam ich Carpogone, deren Zellen sich durch tonnenförmige Gestalt wieder scharf von denen der vegetativen Hyphen unterschieden. Trichogyne bemerkte ich nicht, doch bin ich überzeugt, dafs sie sich bei gutem Material ebenso zahlreich finden werden wie bei Physcia stellaris.“

Auch ich erwartete nach dem ganzen Habitus der Flechte typische Carpogone mit Trichogynen und zwar ziemlich reichlich zu finden. Ich untersuchte Material aus verschiedenen Gegenden — besonders aus dem Schwarzwald und aus der Umgebung des Müggelsees bei Berlin —, das zu ganz verschiedenen Jahreszeiten gesammelt war.

Wie bereits oben gesagt, war die Flechte auch in technischer Beziehung sehr günstig; ich konnte mit Leichtigkeit dünne Serienschnitte erzielen, die sich sehr scharf und deutlich färbten. Trotzdem waren jüngste Stadien überhaupt nur selten zu finden und von Trichogynen sah ich nirgends auch nur eine Andeutung. Die jüngsten Apotheciananlagen bestehen einfach in einem unregelmäfsigen, lockeren Hyphengeflecht (Fig. 18), das sich von den vegetativen Hyphen nur durch die kürzeren und dickeren Zellen unterscheidet.

Diese ersten und die zunächst darauf folgenden Entwicklungsstadien müssen in relativ ungemein kurzer Zeit erfolgen; nur so ist bei der grofsen Zahl der Früchte das seltene Vorkommen junger Anlagen zu verstehen. Die Carpogongruppen sprossen offenbar sehr schnell und reichlich aus; die ganze Form der Anlage ist in den nächsten Stadien noch ziemlich unverändert, nur ist das Geflecht jetzt viel dichter und geschlossener. In diesem Stadium sieht man auch schon die beginnende Paraphysenbildung.

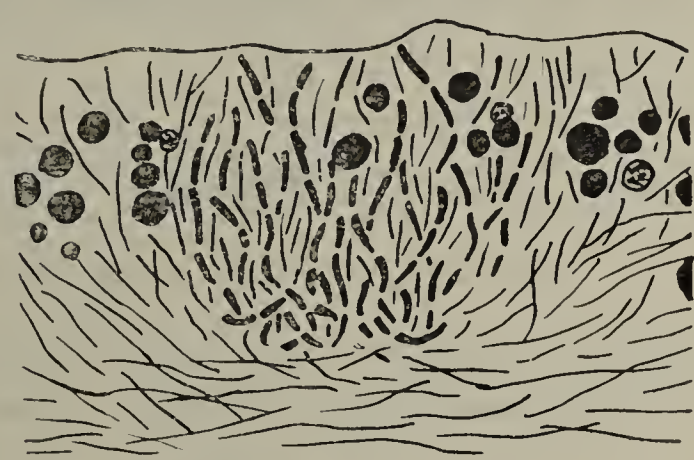

Fig. 18. *Xanthoria parietina.* Vergröfserung 720. Carpogongruppe.

Über die weitere Entwicklung des Apotheciums sagt Lindau: Bei ihrem (der Paraphysen) fortgesetzten schnellen Wachstum bildet sich zwischen ihren Scheiteln und den darüber liegenden Gewebeschichten ein linsenförmiger Hohlraum, der rasch an Gröfse zunimmt. Wie er zustande kommt, ist mir nicht recht bekannt."

Ich habe von einem solchen Hohlraum nie etwas sehen können. Meines Erachtens findet ein einfaches Durchwachsen statt, ganz wie bei Physica pulverulenta, die Darbishire (6) beschrieben hat. Die Thallushyphen von Xanthoria verlaufen nur im mittleren Teil des Lagers in gleicher Richtung mit der Oberfläche. Nach der Rinde zu sind die Hyphen mehr oder weniger senkrecht zur Oberfläche orientiert, so dafs durch das Dazwischenschieben der gleichsinnig gerichteten Paraphysen die Rinde genügend gedehnt wird, um Raum für das Apothecium zu schaffen. Fig. 19 zeigt diese Anordnung der vegetativen Hyphen sowie der Paraphysen in einem ganz jungen Apothecium. Ein Excipulum proprium besitzt Xanthoria nicht. Es steht also wohl fest, dafs auffallenderweise Xanthoria in der Apotheciententwicklung sich nicht den nahestehenden Physcien — pulverulenta

und stellaris — anschliefst, sondern dafs sie ihre Früchte auf rein vegetativem Wege entwickelt. Das Gleiche gibt ja Mezger für

Fig. 19. *Xanthoria.* Vergröfserung 720. Junges Apothecium.

Parmelia physodes an; auch scheint es nach noch nicht abgeschlossenen Beobachtungen Baurs, dafs Parmelia olivacea apogam ist.

Ramalina fraxinea.

Auch Ramalina ist bereits von Lindau (11) eingehend untersucht worden. Betreffs des anatomischen Baues verweise ich auf seine und Schwendeners (16) Untersuchungen.

Fig. 20. *Ramalina.* Vergröfserung 40. Schnitt durch den Thallus. *c* = Carpogongruppen.

Fig. 20 zeigt auf einem Querschnitt die Verteilung der Carpogongruppen. Sie liegen ziemlich dicht nebeneinander in mehr oder weniger ausgeprägten Erhebungen der Thallusrinde. Eine einzelne Carpogongruppe ist in stärkerer Vergröfserung in Fig. 21 abgebildet. Trichogyne sind meist ziemlich reichlich vorhanden und ragen zuweilen weit über

die Rinde hinaus. In bezug auf die Askogone kann ich Lindaus Angaben nur bestätigen. Ihre Zellen sind sehr breit und färben sich stark mit den üblichen Reagentien. Die einzelnen Askogone sind unregelmäfsig miteinander verflochten.

Die Anlagen liegen stets sehr dicht unter der Thallusoberfläche; von der Rinde ist über ihnen, wie auch Lindau sagt, kaum etwas zu sehen. Lindau sagt an dieser Stelle: „Sie (die Rinde) erscheint oben uneben und corrodiert, wie wenn durch das Herauswachsen der Trichogyne Stücke ihres abgestorbenen, obersten Teiles abgerissen worden wären.“

Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschliefsen, denn wenn man auch sagen kann, dafs, der Mehrzahl der Askogone entsprechend, jedes Carpogon eine „grofse Anzahl“ von Trichogynen aufweist, so sind es doch im Verhältnis zu dem Stück der Thallusoberfläche,

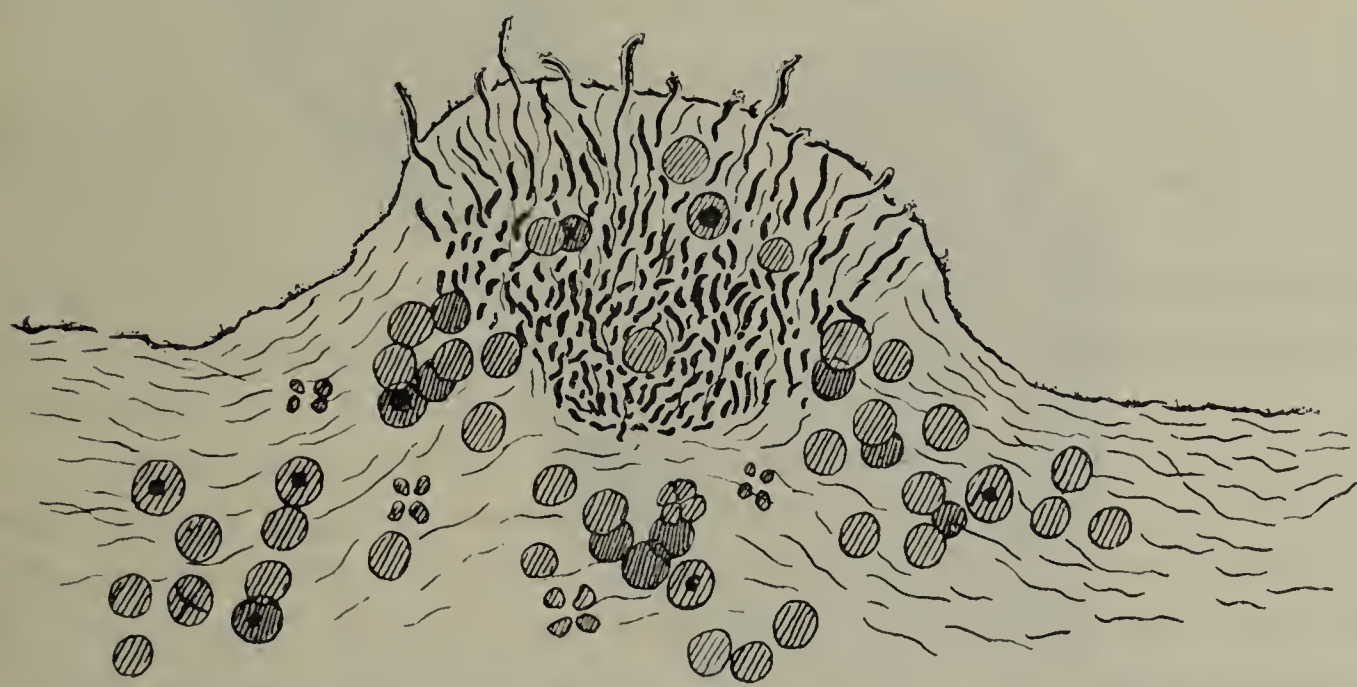

Fig. 21. *Ramalina fraxinea.* Vergröfserung 580. Carpogongruppe.

unter der sich das Apothecium ausbreitet, nur sehr wenige, und es ist wohl kaum anzunehmen, dafs diese vereinzelten Hyphen eine nennenswerte mechanische Wirkung ausüben sollten. Ich komme hierauf am Schlusse dieser Arbeit noch einmal zurück.

Bei Fig. 20 wäre noch darauf aufmerksam zu machen, dafs die Carpogone ähnlich verteilt sind wie bei Anaptychia,[5] die auch solche losen Gruppen aufweist; dagegen liegen sie einerseits nicht ganz so vereinzelt, wie bei Collema, anderseits nicht so dicht wie bei Parmelia.

Die weitere Entwicklung des Apotheciums erfolgt ähnlich wie bei Physcia auf Grund einfacher Durchwachsung. Denn wenn auch die Rinde des Ramalinathallus vorwiegend aus längs gerichteten Hyphen besteht, so sind doch an einzelnen Stellen, immer aber in der Umgebung

der jungen Fruchtanlagen die Rindenhyphen senkrecht zur Oberfläche orientiert und setzen daher dem Durchwachsen der ihnen gleich gerichteten Paraphysen keinen Widerstand entgegen.

Lichina confinis.

Ich schicke voraus, dafs es sich nur um vorläufige, noch nicht abgeschlossene Beobachtungen handelt.

Lichina wächst auf Steinen an der Meeresküste, und zwar stets innerhalb der Flutgrenze, so dafs sie einerseits nicht dauernd trocken bleibt, anderseits nicht immer unter Wasser steht (wie z. B. eine Verrucaria-Art), sondern täglich zweimal bespült wird. Mein Material

Fig. 22. *Lichinia confinis.* Vergröfserung 450. Astende. S = Spermogonium, C = Carpogongruppe.

war von Herrn Dr. Baur in Bergen (Norwegen) im September gesammelt worden.

Die anatomischen Verhältnisse sind von Schwendener (16) klargelegt worden; ich brauche daher hier nicht näher darauf einzugehen.

Man kann ziemlich leicht die vegetativen Rasen von den fructifizierenden unterscheiden; letztere sind an den keuligen Anschwellungen der apothecientragenden Zweigenden meist deutlich zu erkennen. In solchen Anschwellungen findet man auf Schnitten die jungen Fruchtanlagen. Fig. 22 zeigt einen solchen Querschnitt, der ein Spermogonium und am oberen Ende eine Carpogongruppe trägt. Das

Spermogonium ist eingesenkt und sehr grofs; sonst zeigt es keinerlei Besonderheiten. Übrigens sind Spermogonien sehr reichlich vorhanden.

Die Carpogongruppen weisen stets mehrere, meist deutlich schraubig gewundene Carpogone auf, die der ganzen Anlage nach sehr auf das Vorhandensein einer Trichogyne schliefsen lassen. Leider ist es mir aber niemals gelungen eine solche aufzufinden. Ich halte es trotzdem für unwahrscheinlich, dafs die Lichina-Früchte sich rein vegetativ entwickeln, sondern ich glaube, dafs mein Material vielleicht etwas zu spät gesammelt war, so dafs ich nur solche Carpogone vor mir hatte, die bereits befruchtet und deren Trichogyne infolgedessen schon zugrunde gegangen waren. Jedenfalls möchte ich die Untersuchung dieser Flechten nicht für erledigt halten, ehe ich nicht jüngeres Material präpariert habe, wozu ich später Gelegenheit zu finden hoffe.

Schlufsbemerkungen.

Wie schon im Anfang der Arbeit bemerkt, lag es nicht in meiner Absicht, mit Hilfe dieser Untersuchungen die Frage nach der Sexualität der Flechten lösen zu wollen. Sowohl zur Lösung dieses Problems, wie zur Aufstellung einer Flechtensystematik sind Vorarbeiten in Gestalt morphologischer und entwicklungsgeschichtlicher Studien notwendig und nur zu diesen sollen die vorstehenden Untersuchungen einen Beitrag liefern.

Am interessantesten von den hier beschriebenen Gattungen ist wohl Graphis elegans; einesteils, weil sie einen Einblick in die Fruchtbildung einer bisher entwicklungsgeschichtlich nicht genau bekannten Flechtengruppe gewährt, als auch weil das Apothecium von den meisten anderen Flechtenfrüchten abweichende Verhältnisse aufweist. Allerdings stehen diese Regenerationserscheinungen nicht einzig da innerhalb der Flechten. So haben Baur (2) und Krabbe (8) gezeigt, dafs bei Pertusaria ähnliche Prozesse vor sich gehen. Nur entstehen dort die späteren Generationen nicht innerhalb des primären Apotheciums, sondern die askogenen Hyphen „wandern“ nach oben, so dafs jedesmal das neue Apothecium über dem vorhergehenden entsteht. Aber im Prinzip handelt es sich bei beiden Flechten um die gleiche, allerdings sehr merkwürdige Erscheinung.

Zum Schlufs möchte ich noch einige Worte über die Lindau'sche Terebrator-Theorie sagen.

Zunächst kommt diese Deutung der Trichogyne ja überhaupt nur bei solchen Apothecien in Frage, die unterhalb einer ausgeprägten Rinde entstehen. Diesen intern sich entwickelnden Apothecien kann

man solche gegenüberstellen, die von vornherein gewissermafsen frei liegen, also extern entstehen.

Bei den intern gebildeten kann man wiederum zwei Typen unterscheiden in bezug auf die Art, in welcher das Apothecium zur Oberfläche gelangt.

Ein Beispiel für den ersten Typ sei Solorina. Nach den Angaben von Baur liegen die Rindenhyphen ganz untrennbar und lückenlos verflochten über der Carpogongruppe, so dafs man ein Durchbrechen des Apotheciums erwarten könnte. Tatsächlich stirbt aber die Rinde bald ab und liegt nur noch als Haut über dem Apothecium, das also keine weiteren mechanischen Vorrichtungen braucht, um seinen Weg an die Oberfläche zu bahnen.

Der zweite Typ der intern entstehenden Apothecien kann durch Physcia illustriert werden. Hier sind die Rindenhyphen von vornherein senkrecht zur Oberfläche orientiert; während des Zwischenschiebens der jungen Paraphysen erfolgt Dehnung und Mitwachsen der Rinde, so dafs es sich hier überhaupt nicht um ein Durchbrechen, sondern nur um ein allmähliches Durchwachsen des Apotheciums handelt.

Schliefslich ganz unverständlich erscheint die Funktion einer „Terebrator-Hyphe“ bei den extern entstehenden Apothecien, wie z. B. Cladonia und Lecanora. Und gerade hier sind sehr reichliche, relativ kräftige Trichogyne entwickelt.

Lindaus Theorie ist also doch wohl für die Gesamtheit der Flechtentrichogyne unhaltbar. Immerhin ist es darum doch möglich, dafs bei einzelnen reduzierten Formen die Trichogyne, die nicht mehr befruchtet werden, sekundär eine mechanische Funktion übernommen haben.

Vorstehende Arbeit ist im botanischen Institut der Universität Berlin ausgeführt worden.

Für die Anregung dazu und für vielfache freundliche Unterstützungen spreche ich Herrn Geheimrat Schwendener und Herrn Dr. Baur an dieser Stelle meinen Dank aus.

Ebenso danke ich Herrn Sanstede in Oldenburg für seine Hilfe beim Sammeln des Materials.

Berlin, Botanisches Institut der Universität, 25. November 1904.

Literatur.

1. Baur, E., Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Berichte d. D. bot. Ges. 1898.
2. — — Über Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1901, Bd. 88.
3. — — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. Botan. Zeitg. 1904.
4. Borzi, Studii sulla sexualita degli ascomiceti. Nuovo giorn. bot. ital., 1870, 10.
5. Bitter, G., Zur Morphologie und Systematik von Parmelia, Untergattung Hypogymina. Hedw. 1901.
6. Darbishire, O. V., Über die Apothecienentwicklung der Flechte Physcia pulverulenta (Schreb). Pringsh. Jahrb. 34.
7. — — Die deutschen Pertusariaceen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Apothecienbildung. Englers Jahrb. 1877, 22.
8. Krabbe, Entwicklung, Teilung und Sprossung einiger Flechtenapothecien Botan. Zeitg. 1882.
9. — — Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Cladonien. Berichte d. D. bot. Ges. 1884, I.
10. — — Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia. Leipzig 1891.
11. Lindau, S., Über Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1888.
12. Mezger, Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenfrucht. Fünfstücks Beiträge. 1904.
13. Reinke, J., Abhandlungen über Flechten I u. II. Pringsh. Jahrb. 1894.
14. — — do. III u. IV. Ebenda 1895.
15. — — do. V. Ebenda 1896.
16. Schwendener, S., Untersuchungen über den Flechtenthallus. Nägelis Beiträge zur wiss. Bot. 1858/60.
17. Wainio, Monographia Cladoniarum universalis. Acta soc. pro fauna et flora fennica. 20. Helsingfors 1897.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: 95

Autor(en)/Author(s): Wolff Gertr. P.

Artikel/Article: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien 31-57