

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Flechtenapothecien.

Von Wilhelm Nienburg.

(Mit Tafel I—VII und 3 Abbildungen im Text.)

Schon oft ist betont worden, daß man nur auf Grund eingehender entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen einer großen Anzahl von Formen zu einer wenigstens annähernd natürlichen Systematik der Flechten gelangen könne. Seitdem durch Schwendener die Wege für eine derartige Forschungsrichtung gewiesen waren, und seitdem Stahl durch seine Entdeckung der Trichogynen dem Flechtenstudium neue Anregung gegeben hatte, ist es denn auch immer wieder versucht worden, hier weiter vorzudringen. Viel ist auf diesem Gebiet schon geleistet, so viel, daß in neuester Zeit gesagt werden konnte: „The lichens bid fair soon to become, if they are not already, the bestknown group of the higher fungi as to the actual facts in the development of their fruiting organs“. ¹⁾

Aber wenn man die Ergebnisse der zahlreichen Bemühungen einmal genauer überblickt, so wird man doch finden, daß diese Worte etwas optimistisch sind. Über die Bedeutung der Trichogynen sind wir heute noch nicht viel besser aufgeklärt als vor 30 Jahren nach der Stahlschen Collema-Untersuchung, obwohl alle Autoren, die sich mit entwicklungsgeschichtlichen Flechtenstudien beschäftigt haben, gerade hierauf ihr Hauptaugenmerk richteten. Infolgedessen sind die ersten Anfänge der Frucht heute schon für eine ganze Anzahl von Flechten mehr oder weniger zuverlässig beschrieben. Aber da es eben das Sexualitätsproblem war, das am lebhaftesten interessierte, so wurde die weitere Apothecienentwicklung, die Fragen nach den Homologien der einzelnen Teile des Fruchtkörpers, die mir für die systematische Gruppierung am wichtigsten zu sein scheinen, darüber von den meisten Forschern vernachlässigt. Wie schwankend und unsicher unsere Kenntnisse gerade in bezug auf diese Punkte noch sind, zeigt am besten die Tatsache, daß gerade die Arbeiten, die sich allein von allen älteren genauer mit diesen Fragen beschäftigen, nämlich die Krabbeschen Cladonia-Untersuchungen, in ihren Ergebnissen durch die Befunde von Baur zum mindesten sehr zweifelhaft geworden sind. Im folgenden muß ich hierauf noch eingehend zu sprechen kommen, deshalb mag einstweilen diese Andeutung genügen.

1) Harper, Sexual reproduction in certain mildews, 1905.

Für die Irrtümer, denen Krabbe trotz seiner außerordentlichen Sorgfalt verfiel, ist vor allem seine unvollkommene Technik verantwortlich zu machen. Und diese ist auch sonst wohl, neben dem erwähnten geringen Interesse, mit schuld an unserer mangelhaften Kenntnis der Apothecienentwicklung. Erst seit Darbshire und Baur sind an die Stelle von Rasiermesser und Jodbehandlung, welche Krabbe noch allein anwandte, Mikrotom und moderne Färbeverfahren getreten. Hiermit ausgerüstet, hat es in den letzten Jahren vor allem Baur unternommen, eine Reihe von Formen vergleichend entwicklungsgeschichtlich zu untersuchen. Leider bieten die Flechten beim Schneiden mit dem Mikrotom ganz erhebliche Schwierigkeiten. Die gewöhnliche Paraffineinbettung ist wegen der Sprödigkeit der Hyphen für viele nach den bisherigen Erfahrungen überhaupt nicht anwendbar. Baur hat deshalb fast ausschließlich die Celloidinmethode benutzt. Aber dieses Verfahren — wenigstens so, wie es bisher immer angewendet wurde — hat den für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nicht zu leugnenden Nachteil, daß man keine geschlossenen Serien erhält. Einzelne, zusammenhanglose Schnitte kommen unter das Mikroskop, und dadurch können, wie ich selber erfahren habe, leicht Täuschungen hervorgerufen werden, derart z. B., daß man Schnitte durch den Rand einer älteren Fruchtanlage für ein ganz junges Stadium nimmt, und ähnliches mehr. Ich halte es deshalb hier wie überall bei derartigen Arbeiten für ein unbedingtes Erfordernis, daß man sich auf irgend eine Weise Serienschnitte verschafft. Wenn die Anwendung von Paraffin nicht möglich ist, so muß man entweder die einzelnen Celloidinschnitte zu Serien vereinigen, wofür ja verschiedene Methoden beschrieben sind, oder eine Kombinierung von Celloidin und Paraffin versuchen. Das habe ich mit Erfolg bei *Usnea barbata* erprobt. Diese Flechte macht beim Schneiden große Schwierigkeiten. Zunächst ist die Luft aus dem Durchlüftungsgewebe nicht leicht zu entfernen, weshalb das Entwässern sehr langsam vor sich gehen und zwischen den einzelnen Alkoholstufen ausgiebig die Luftpumpe angewendet werden muß. Außerdem zerbricht dann das Objekt beim Schneiden in Paraffin in viele kleine Stücke, die beim Färben zum Überfluß schließlich noch wegzuschwimmen pflegen. Ich habe daher die Usneafäden nach Angaben von Lee und Mayer¹⁾ mit ziemlich dünnflüssigem Celloidin durchtränkt, was in 2—3 Wochen geschehen ist, und sie darauf durch Chloroform in Paraffin gebracht. Durch diese Imprägnation mit Celloidin werden die Schnitte sehr viel

1) Lee u. Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik 1898, pag. 107.

weniger brüchig und man kommt zu ganz brauchbaren Resultaten. Die übrigen Flechten, die ich untersucht habe, *Baeomyces*, *Sphyridium* und *Icmadophila*, ließen sich an und für sich gut in Paraffin schneiden, aber hier war eine andere Kalamität zu überwinden, nämlich das Substrat. Bekanntlich wachsen diese Formen auf dem nackten Erdboden, und da ist es selbst bei der sorgfältigsten Präparation der Thallusstücke nicht zu vermeiden, daß kleine Sandkörner und dergl. an den Objekten hängen bleiben, durch die manche Serie unbrauchbar und manches Messer ruiniert wird.

Um das Technische gleich zu erledigen, will ich erwähnen, daß sich als Fixierungsmittel besonders 1% Chromessigsäure bewährt hat, bei 12 stündiger Einwirkung und mindestens 24 stündiger Auswaschung in fließendem Wasser. Gefärbt wurde fast immer nach der Haidenhainschen Hämatoxylinmethode, wobei ich Farbe sowohl wie Beize oft mehrere Stunden einwirken lassen mußte. Als Gegenfärbung zur Deutlichmachung der Membranen wurde häufig Eosin benutzt.

Die vier genannten Flechten wurden zum Gegenstande der vorliegenden Arbeit gemacht, weil sie sämtlich noch nicht oder nicht ausreichend auf ihre Fruchtentwicklung hin geprüft waren. Dieses sollte aus den eingangs erwähnten Gründen nachgeholt werden, so genau das bei den großen technischen und histologischen Schwierigkeiten und bei der Unmöglichkeit, Beobachtungen am Lebenden vorzunehmen, sich machen ließ. Für die Wahl von *Baeomyces*, *Sphyridium* und *Icmadophila* kam noch in Betracht, daß Hoffnung vorhanden war, hierdurch Material zur Beantwortung der durch die Baurschen Ergebnisse wieder angeregten Frage nach dem morphologischen Wert der Cladonienfrüchte zu beschaffen.

Hierzu wie überhaupt zu der ganzen Arbeit wurde ich durch Herrn Dr. Baur in Berlin veranlaßt. Im dortigen botanischen Institut wurde sie auch begonnen, zu Ende geführt aber im pharmakognostischen Institut der Universität Freiburg i. Br. unter Leitung von Herrn Professor Oltmanns. Für das Interesse und die Hilfsbereitschaft, die sie mir während meiner Arbeit immer bewiesen haben, möchte ich beiden Herren auch hier meinen Dank aussprechen. Außerdem darf ich nicht vergessen zu erwähnen, daß ich Herrn Professor Eduard Fischer in Bern für die Angabe verschiedener wertvoller Flechtenstandorte und Herrn Sandstede in Zwischenahn für seine Hilfe bei der Bestimmung des Materials zu Dank verpflichtet bin.

Usnea.

Usnea barbata ist schon im Jahre 1854 von Speerschneider¹⁾ auf ihre Apothecienentwicklung hin studiert. Seine Angaben sind aber für uns nicht mehr verwertbar. Höchstens verdient Erwähnung seine richtige Beobachtung, daß die Apothecien seitlich an den Thallusfäden angelegt werden und nicht endständig, wie Rabenhorst in seiner Kryptogamenflora behauptet hatte. Ferner findet sich bei Wainio²⁾ eine Notiz, daß er bei *Usnea laevis*, einer brasilianischen Flechte, spiraling gewundene Askogone gefunden habe, „prolongés par un trichogyne, qui différait sensiblement des jeunes paraphyses grêles et connexes, s'étendant droit jusqu' à la surface du jeune hymenium“. Weitere Mitteilungen über die Fruchtentwicklung macht er nicht. Da bei seiner Form die Trichogyne schon lange vor der Paraphysenausbildung verschwunden waren, muß *Usnea laevis* sich ganz anders verhalten als unsere Arten. Schließlich liegt aus neuester Zeit eine Arbeit von Schulte³⁾ vor, die sich hauptsächlich mit der Anatomie des Thallus und mikrochemischen Fragen beschäftigt, in der aber auch die Entwicklungsgeschichte der Früchte behandelt wird. Als diese Studie erschien, hatte ich schon mit der Bearbeitung von *Usnea* begonnen, und da ich zu Beobachtungen gekommen war, die sich mit der Schulteschen Darstellung nicht in Einklang bringen ließen, setzte ich sie trotz der vorliegenden Arbeit fort, was durch die Ergebnisse, die mehrfach in prinzipiellem Gegensatz zu Schultes Angaben stehen, gerechtfertigt wurde. Ich werde auf diese Abweichungen am Schluß meiner Darstellung noch zu sprechen kommen.

Mein Untersuchungsmaterial war teils in Norwegen von Dr. Baur, teils von mir im Schwarzwald und in der Schweiz gesammelt. Da ich niemals wesentliche Unterschiede in der Apothecienentwicklung konstatierten konnte, habe ich mich bei der Bearbeitung nicht streng an eine Spezies gehalten, sondern alles genommen, was ich an reichlich fruchttendem Materiale fand. Hauptsächlich gehörte es wohl den beiden Formen *dasypoga* (*Ach.*) Fr. und *florida* (*Ach.*) Fr. von *Usnea barbata* (*L.*) Fr. an.

1) Speerschneider, J., Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Usnea barbata* v. *dasypoga* Fr. Bot. Ztg. 1854, pag. 193.

2) Wainio, E.; Étude sur la classification naturelle et la morphologie des lichens du Brésil. Act. societ. pro fauna et flora fennica, vol. VII, 1890, pag. X.

3) Schulte, F., Zur Anatomie der Flechtengattung *Usnea*. Beih. zum bot. Centralbl. 1905, 18, 2, pag. 1.

Bevor ich zu der Schilderung des Entwicklungsganges übergehe, ist es vielleicht gut, kurz an den Bau der fertigen Usneafrucht zu erinnern. Die beiden Textfiguren 1 und 2 zeigen zwei schematisch

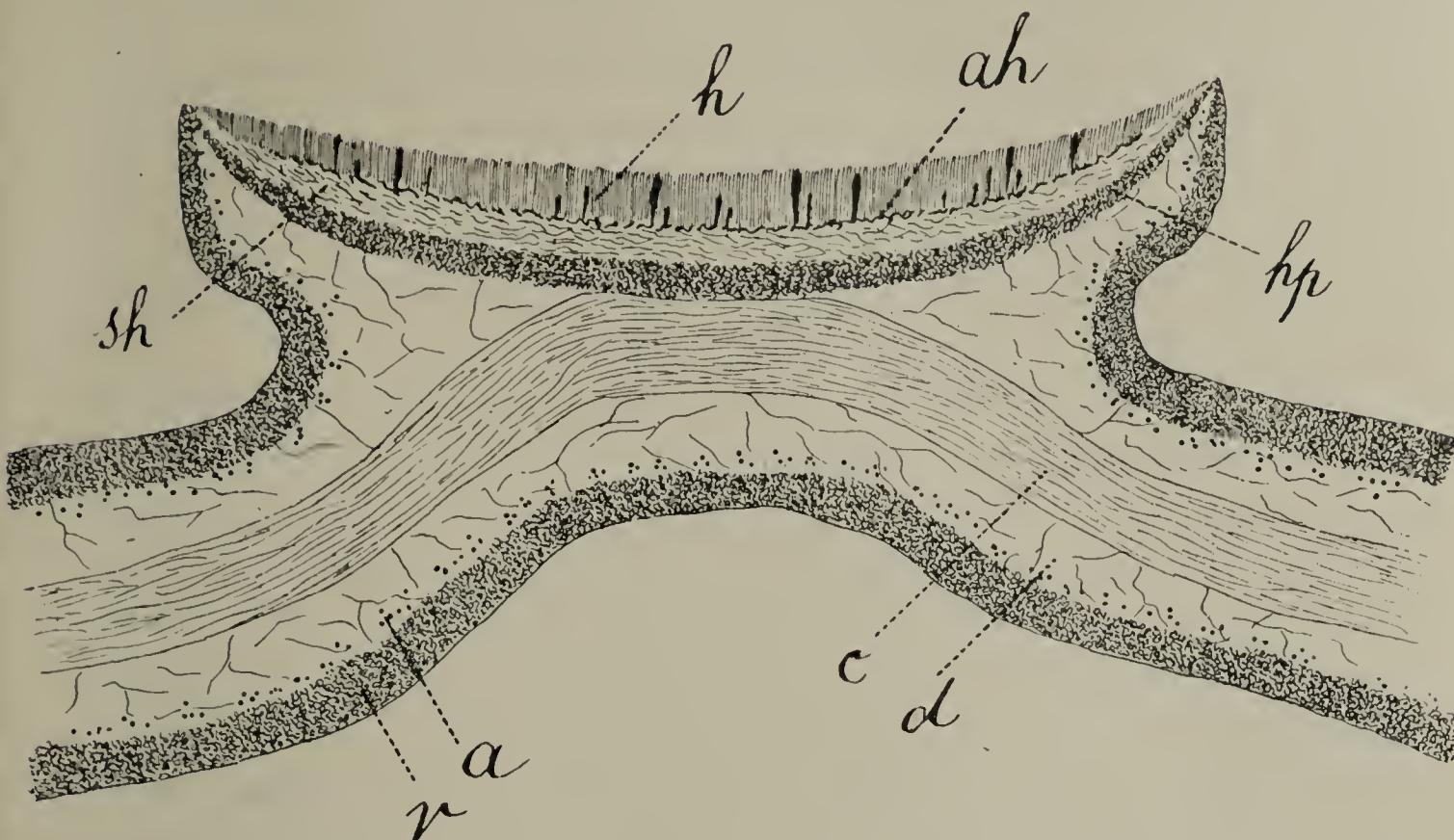


Fig. 1. Schematischer Schnitt durch eine Frucht von *Usnea*, längs zum Zentralstrang.
Erklärung im Text.

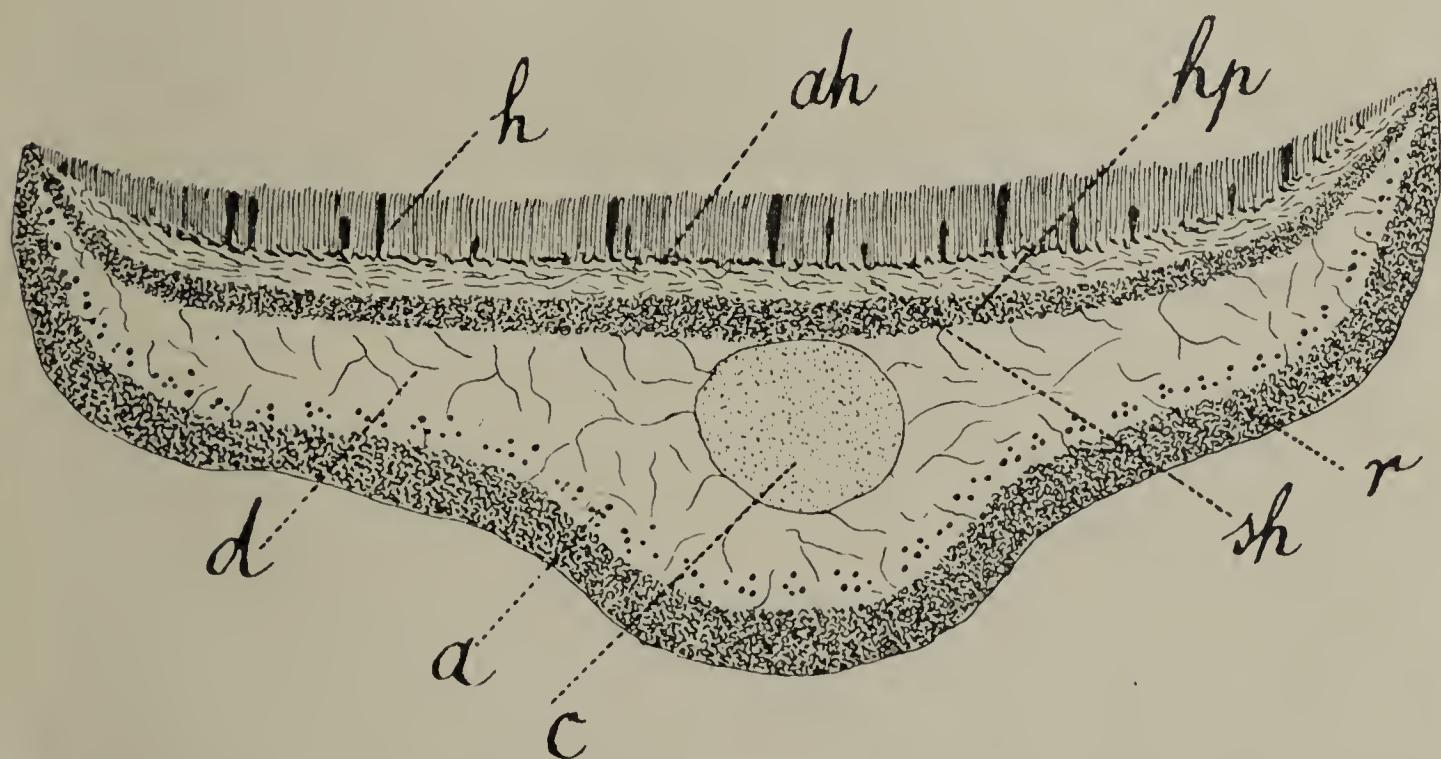


Fig. 2. Schematischer Schnitt durch eine Frucht von *Usnea*, quer zum Zentralstrang.
Erklärung im Text.

wiedergegebene Querschnitte durch das Apothecium, bei denen der die Frucht durchziehende Zentralstrang des Thallus in Fig. 1 längs und in Fig. 2 quer getroffen ist. In beiden Figuren trifft man, wenn man von oben nach unten geht, zunächst das aus Paraphysen und Schläuchen

zusammengesetzte Hymenium (*h*), an dessen unteren Grenze die dünne Schicht der askogenen Hyphen (*ah*) verläuft. Darauf folgt ein lockeres Gewebe von Hyphen, die mehr oder weniger senkrecht zu den Paraphysen verlaufen, das Subhymenium (*sh*). Dies wird nach unten durch das sklerotische Hypothecium (*hp*) von dem Durchlüftungsgewebe (*d*) abgeschlossen, in dem der Zentralstrang (*c*) und die Algenschicht (*a*) liegen. Schließlich ist das Ganze noch umhüllt von der Rinde (*r*). Die Fig. 1 zeigt außerdem, daß Zentralstrang, Durchlüftungsgewebe und Rinde des Fruchtkörpers in kontinuierlichem Zusammenhange mit diesen Teilen des Thallus stehen.

Das erste Stadium des Entwicklungsganges, das ich auffinden konnte, ist in Taf. I Fig. 1 dargestellt. Es ist eine Verdickung in der Thallusrinde aufgetreten, die sich nach außen wie nach innen etwas vorwölbt, von dem Zentralstrang aber durch einen erheblichen Zwischenraum getrennt ist. In der Mitte dieser geschwulstartigen Bildung kann man schraubig gewundene Hyphen erkennen, die sich mit Hämatoxylin dunkel färben und die sich von dem umgebenden Gewebe außerdem durch dünneren Wandungen und weiteres Lumen unterscheiden. Dieses sind die Primordialhyphen der Carpogone. Leider konnte ich jüngere Stadien als das abgebildete nicht mit Sicherheit erkennen; deshalb muß ich es zweifelhaft lassen, ob die fünf bis sechs Carpogone, die in der fertigen Fruchtanlage zu finden sind, von einer einzigen derartigen Hyphie sich herleiten, oder ob sie an mehreren differenten Stellen angelegt werden. In dem gezeichneten Präparat waren anscheinend schon zwei getrennte Primordien vorhanden, von denen das eine etwas tiefer lag, was in Fig. 1 durch mattre Schattierung angedeutet wurde. Zwischen ihnen ist schon in einer kleinen Lücke des Gewebes der spätere Hohlraum mehr zu ahnen als deutlich wahrzunehmen. Diese Entwicklungsstufen findet man an den dünnsten und jüngsten Thallusästchen, die einen Durchmesser von 0,15—0,17 mm haben, während ihr eigener Durchmesser 35—40 μ beträgt. Das nächst ältere Stadium ist dadurch charakterisiert, daß die Thallusverdickung größer geworden ist und sich in ihr ein kleiner aber deutlicher Hohlraum ausgebildet hat. Er ist durch Auseinanderweichen und nicht etwa durch Absterben von Hyphen entstanden, denn tote Zellen finden sich darin auf diesen und den ersten weiteren Stadien noch nicht. An der Wandung dieser Höhlung liegen Knäuel dunkler Hyphen, die Ähnlichkeit mit den in Fig. 1 dargestellten haben, aber etwas größer sind. In der Fig. 2 sind es drei, von denen das eine tiefer sitzt und außerdem teilweise von einem anderen überlagert wird, so daß es nicht ganz gezeichnet werden konnte.

Die verschiedene Lage versuchte ich wieder anzudeuten. Die Fig. 3 zeigt dann, daß weiterhin eine wenn zunächst auch noch unerhebliche Vergrößerung des Hohlraumes stattfindet und außerdem die ganze Thallusverdickung wächst. Was dieses Stadium aber von dem vorhergehenden wesentlich unterscheidet, ist, daß sich jetzt etwa 5—6 Gruppen dunkler Hyphen in der Anlage nachweisen lassen. Sie sitzen unregelmäßig an der Wandung verteilt, weshalb in dem abgebildeten Schnitt, der durch die Mitte des Hohlraums geht, nur eine zur Anschauung gebracht werden konnte. Über ihre Zahl kann ich mich nicht bestimmter ausdrücken, als ich es getan habe, weil sie sich nicht alle mit absoluter Deutlichkeit voneinander trennen lassen. Die Knäuel liegen manchmal dicht aneinander, und auch, wenn sie weiter entfernt sind, finden sich Verbindungsfäden zwischen ihnen, wie das die Fig. 4 zeigt. Aus diesem Umstande und ferner aus der Tatsache, daß die Carpogone — denn um diese handelt es sich jetzt — in diesem Zustande, wo sie dicht vor der Trichogynausbildung stehen, alle ziemlich gleich groß und darum auch gleich alt erscheinen, möchte ich schließen, daß sie nicht an differenten Stellen nach und nach angelegt werden, sondern alle aus den in Fig. 1 dargestellten Primordialhyphen durch Sprossung entstehen. Die Hyphenknäuel der Fig. 2 wären demnach noch keine Carpogone, sondern Sprossungerscheinungen der Primordialhyphen, wofür auch ihre langgezogene Gestalt sprechen würde, die sich von den mehr zusammengeballten Carpogonen der Fig. 3 und 4 deutlich unterscheidet. Die letzterwähnte Fig. 4 stellt einen Schnitt dar, der nicht den Hohlraum selbst, sondern nur seine Wandung getroffen hat. Er wurde zur Wiedergabe gewählt, weil man an ihm sieht, daß einzelne der Carpogone langgestreckte, fast querwandlose Trichogyne getrieben haben, die sich auf mehr oder weniger direktem Wege der Thallusoberfläche zuwenden. Daß diese Trichogyne später auch über die Oberfläche herausragen, zeigt die Fig. 5, in der noch einmal ein einzelnes Carpogon einer etwas älteren Anlage gezeichnet wurde. Ich habe diese Bilder in meinen Präparaten nur äußerst selten zu Gesicht bekommen. Ob dies durch Kurzlebigkeit der Gebilde bedingt ist, wie das Baur¹⁾ für die Trichogyne von *Pertusaria* nachgewiesen hat, oder durch Zufälligkeiten, muß ich dahingestellt sein lassen. Jedenfalls ist die Folge davon, daß ich genaue Angaben über ihre Ausbildung nicht machen kann. Ich weiß weder, ob alle die fünf oder sechs Gruppen

1) Baur, E.. Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1901, pag. 323.

dunkler Hyphen Trichogyne bekommen und so eigentlich erst zu typischen Carpogenen werden, noch ob die einzelnen Carpogone mehrere Trichogyne haben. Das letztere halte ich allerdings nach Präparaten wie Fig. 4 für wahrscheinlich, ohne aber Bestimmtes darüber sagen zu wollen, da wegen der geringen Differenzierung der einzelnen Knäuel Täuschungen nicht ausgeschlossen sind.

Das weitere Schicksal der Fruchtanlage habe ich wieder klarer verfolgen können. Ich konnte feststellen, daß sich von den verschiedenen Carpogenen nur eines weiter entwickelt, wobei es natürlich unentschieden bleiben mußte, ob dies die Folge einer Befruchtung ist, oder ob ein anderer Grund vorliegt. Die Entwicklung verläuft in sehr eigenartiger Weise, von der die Fig. 6 eine Vorstellung gibt. Hier sieht man auf der linken Seite des größer gewordenen Hohlraums das bevorzugte Carpogon liegen. Die Trichogyne sind verschwunden und es hat besonders nach unten aber auch nach der ihm zunächstliegenden Wandung eigentümliche Fäden getrieben, die sich zwischen die Hyphen der Thallusrinde einkeilen, und durch die die eigentlichen Askogonzzellen allmählich in die Mitte des Hohlraums gedrängt werden. Leider kann ich nicht mit Sicherheit sagen, ob diese Fäden aus allen Zellen entstehen können, oder ob einzelne die Erscheinung nicht zeigen. Von den andern Carpogenen ist in den sämtlichen Schnitten, die durch die Anlage geführt wurden, nichts mehr nachzuweisen, als blasse, bis auf geringe geschrumpfte Plasmamassen leere Zellen, wie sie in der Fig. 6 auf der rechten Seite zu sehen sind. Offenbar sind sie alle zugrunde gegangen. In dem folgenden Stadium, Fig. 7 (um Platz zu sparen wurde nur die Höhlung gezeichnet) ist überhaupt nichts mehr von ihnen zu erkennen. Dagegen hat sich das sprossende Askogon in der eingeschlagenen Richtung weiter entwickelt. Es ist vollständig in die Mitte gerückt und treibt jetzt außer nach unten und nach den Seiten auch vereinzelt nach oben Hyphenäste aus. Beim weiteren Wachstum der Anlage treten diese Sprossungen nach oben ganz zurück hinter einer mächtigen Entwicklung der unteren Äste. In der Fig. 8, die das veranschaulicht, sind dementsprechend die dicken Askogonzzellen ganz auf die obere Hälfte der Höhlung beschränkt, während der untere Teil ausgefüllt ist von einem dichten Geflecht vielfach verzweigter Hyphen, die alle von den Askogonen ausstrahlen. Wenn nach den bisher beschriebenen Bildern vielleicht noch Zweifel bestehen könnten, ob die Hyphenstrahlungen wirklich von den Askogonen ausgegangen wären und sich nicht vielmehr von der Hülle aus an diese angelegt hätten, so sind die durch dieses Präparat jedenfalls gehoben. Denn der Ver-

zweigungstypus der Hyphen zeigt ganz fraglos, daß sie von innen nach außen wachsen und nicht umgekehrt. Die Fig. 9, die bei halb so starker Vergrößerung gezeichnet wurde als die vorhergehenden, läßt dann schon erkennen, was das eigenartige Auswachsen für eine Bedeutung hat. Das lockere Gewebe, das nach unten und nach den Seiten an die Askogone anschließt, ist nichts anderes als das Subhymenium, das durch Sprossung aus diesen entstanden ist. Diese Tatsache scheint auffällig, weil man ja sonst gewohnt ist, aus den Askogonen nichts anderes als askogenes Gewebe hervorgehen zu sehen. In Wirklichkeit werden die Dinge wohl so liegen, daß nur einige von den „Askogonzellen“, die man in der jungen Anlage liegen sieht, später zu eigentlich askuserzeugenden werden, und daß diese auch von den Subhymenialsprossungen ausgeschlossen bleiben. Wie bei der Schilderung der Fig. 6 erwähnt wurde, ließ sich darüber nichts sicheres feststellen, aber ich halte es für sehr wahrscheinlich, weil Baur¹⁾ etwas ähnliches für *Collema crispum* nachgewiesen hat, wo die untersten Askogonzellen, die durch undurchbohrte Querwände von den oberen schlauchbildenden getrennt waren, zu Paraphysen auswuchsen.

Von den Elementen, die die fertige Frucht zusammensetzen (siehe Textfigur 1 und 2) sind jetzt bereits drei deutlich differenziert; die askogenen Hyphen, das Subhymenium und das Hypothecium. Die Entstehungsweise und den Zusammenhang der beiden ersteren glaube ich durch das bisher gesagte klargelegt zu haben, dagegen muß ich in bezug auf das Hypothecium noch einiges nachholen. Wir sahen, daß die Primordialhyphen der Carpogone in der Rinde angelegt wurden, und daß dann ebenfalls innerhalb der Rinde ein Hohlraum und in ihm die Carpogone entstanden (siehe Fig. 1 und 2). Der Teil der Rinde nun, der den Hohlraum nach innen zu begrenzt, bildet die Ursprungsstelle des Hypotheciums. Er wölbt sich allmählich immer mehr in das Durchlüftungsgewebe hinein (siehe Fig. 1—4 u. Fig. 6), bis er schließlich (Fig. 9) vollständig die Gestalt des Hypotheciums angenommen hat. Dieser Entstehungsweise entsprechend, stimmen auch Rinde und Hypothecium in ihrer Struktur in den ersten Stadien vollständig überein. Beide sind aus einem sklerotischen Gewebe dickwandiger Hyphen aufgebaut, die so fest mit einander verkittet sind, daß man die Grenzen zwischen den einzelnen Zellwänden nur sehr schwer feststellen kann. Erst auf etwas älteren Entwicklungsstufen, etwa solchen wie sie die Fig. 8 repräsentiert, unterscheidet sich das Hypotheciumgewebe von

1) Baur, E., Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Ber. der Deutschen Bot. Ges. 1898, pag. 366.

dem der Rinde. Seine inneren Zellschichten, d. h. diejenigen, die an das Subhymenium grenzen, erscheinen jetzt dünnwandiger und inhaltsreicher, während die äußeren Schichten der Rinde mehr oder weniger gleich bleiben. Diesen Bau, der in der Fig. 9 hervortritt, behält das Hypothecium fortan dauernd bei. Es ist also eine rein vegetative Bildung, die mit den generativen Elementen der Frucht keinen genetischen Zusammenhang hat. Diese Auffassung wird außer durch den geschilderten Entwicklungsgang auch durch Bilder wie die Fig. 10 bestätigt. Es handelt sich um sterile Fruchtanlagen. Öfter als mir lieb war, habe ich in meinen Präparaten Anlagen getroffen, die bei schwacher Vergrößerung täuschend etwa solchen, wie sie die Fig. 1—3 darstellen, glichen, bei näherer Untersuchung sah ich dann aber, daß sie keine Spur von generativen Hyphen enthielten. Solche Anlagen können sich nun zu Gebilden, wie sie Fig. 10 zeigt, entwickeln. Der Größe nach entspricht es ungefähr der in Fig. 7 abgebildeten Stufe, aber das Hypothecium besitzt schon die Struktur, wie ich sie für die Fig. 9 geschildert habe. Da sich weder Askogone, noch Subhymenium, noch Reste von diesen darin finden, so muß dies Hypothecium aus vegetativem Gewebe entstanden sein. Inwiefern diese Beobachtung noch dafür spricht, daß das Subhymenium aus den Askogonen entsteht, brauche ich wohl nicht auszuführen.

Die Fig. 9 zeigt ferner, daß das Hypothecium erst jetzt in eine noch ganz lockere Berührung mit dem Zentralstrang getreten ist. Später (Taf. II, Fig. 14) ist die Verbindung meistens eine innigere. Aus der Fig. 13 auf Taf. II sieht man aber, daß selbst in Stadien, die viel älter sind als die Fig. 9, die Frucht noch vollständig von dem Zentralstrang getrennt sein kann.

In den weiteren Stadien (Taf. II, Fig. 11 ff.) tritt die junge Frucht in eine ganz neue Phase ihrer Entwicklung: Die Paraphysen werden angelegt und das Apothecium beginnt nach außen aufzubrechen. Vorbereitet wurde dies schon zu dem Zeitpunkt, den Fig. 9 auf Taf. I darstellt. Dort erkennt man, daß der Teil der Rinde, der die Frucht nach außen zu abschließt, Risse bekommt, und daß seine Hyphen blaß und inhaltsleer werden, also wohl abzusterben beginnen. Das eigentliche Aufbrechen kommt aber nicht durch Abbröckeln dieser toten Gewebe zustande, sondern die locker gewordene Rinde wird durch neue Hyphen-elemente, die jungen Paraphysen, die sich von unten zwischen die Askogone einschieben, auseinandergesprengt (Fig. 11). Bisher hätte man den Wachstumstyp der Frucht mit einem sich stärker und stärker auf-blähenden Gummiball vergleichen können; die Anlage wölbte sich immer

weiter in das Durchlüftungsgewebe vor, blieb aber dabei mehr oder weniger kugelig. Fortan dagegen geht das Wachstum durch das Auftreten der Paraphysen mehr und mehr in die Breite, und dem kann die Rinde nicht folgen. Über den Entstehungsort der Paraphysen kann ich mich nicht mit Bestimmtheit äußern. Sicher scheint mir zu sein, daß sie nicht aus dem Hypothecium kommen, denn dann müßte das Subhymenium, das sie doch zu durchqueren hätten, in den Fig. 11 ff. ein viel dichteres Hyphengeflecht aufweisen als in den vorhergehenden Stadien. Davon ist aber nichts zu bemerken. Auch in älteren Stadien habe ich niemals Paraphysen gefunden, die direkt aus dem Hypothecium gekommen wären. Es bleiben also als Ursprungsstellen nur die Askogone und das Subhymenium. Daß sie aus den Askogonen entspringen, ist nach allen bisherigen Erfahrungen bei Flechten und Ascomyceten höchst unwahrscheinlich. Ich habe auch einen Zusammenhang zwischen beiden nie konstatieren können, was bei der Unentwirrbarkeit der Hyphen allerdings nicht allzuviel besagen will. Wichtig scheint mir aber zu sein, daß man auf älteren Stadien (Fig. 12 u. ff.) deutlich zahlreiche Paraphysen ins Subhymenium hinein verfolgen kann. Ich nehme deshalb an, daß auch die ersten Paraphysen in der Fig. 11 von dort herstammen. Scheinbar besteht also bei *Usnea* kein so prinzipieller Gegensatz zwischen askogenem und paraphysogenem Gewebe, wie er sonst fast überall nachgewiesen ist, denn auch das Subhymenium stammt ja aus den Askogonen. Aber es wurde oben ja schon auseinandergesetzt, daß im Askogon wahrscheinlich eine scharfe Grenze zwischen den die Schläuche und den das Subhymenium erzeugenden Zellen besteht.

Die Fig. 11 zeigt noch etwas eigenartiges, nämlich die großen Zellen, die ganz frei oberhalb der Paraphysen liegen und die nach Form und Färbung ganz den Askogonen gleichen. Höchstwahrscheinlich sind es auch solche, und zwar entsprechen sie denjenigen, die in der Fig. 9 auf Taf. I ganz oben an der Wand des früheren Hohlraums liegen und dort mit der Rinde durch Hyphenäste in Verbindung stehen. Wenn später das Einschieben der Paraphysen beginnt, so können sie wegen ihres Zusammenhangs mit der Rinde der passiven Verlagerung der übrigen Askogone ins Innere der Frucht nicht folgen und bleiben oben liegen. Auf älteren Stadien (s. Fig. 12) werden sie blasser und unscheinbarer, um schließlich ganz zu verschwinden.

Die weiteren Schicksale der Frucht sind nach den Fig. 13 u. 14 leicht verständlich. Es werden immer zahlreichere Paraphysen zwischen die alten eingeschoben, dadurch breitet sich das Apothecium immer mehr aus und bekommt schließlich die bekannte scheibenförmige Ge-

stalt. Dieses starke Flächenwachstum und der Gegendruck, den die Thallusrinde ihm leisten muß, hat zur Folge, daß das Subhymenium immer mehr zusammengepreßt wird (s. Fig. 13, 14 u. 16). Schließlich bildet es nur eine dünne Schicht zwischen Hymenium und Hypothecium, in der nur sehr schwer die genauere Struktur zu erkennen ist. Schulte gibt hiervon auf seiner Taf. II mehrere Abbildungen, weshalb ich auf solche verzichtet habe. Wie sich die askogenen Hyphen in den älteren Stadien verhalten, geht aus der Fig. 14 hervor und der Fig. 15, die nach einem Flächenschnitt durch eine entsprechende Frucht gezeichnet wurde. Während die Askogone auf den jüngeren Stufen immer mehr oder weniger zusammengedrängt in der Mitte lagen, sieht man, daß in der Fig. 14 nur hin und wieder an weit auseinanderliegenden Stellen askogene Hyphen getroffen sind. Das röhrt, wie die Fig. 15 zeigt, daher, daß sie jetzt anfangen strahlenförmig auszuwachsen und sich so durch die ganze Frucht zu verbreiten. Wenn das geschehen ist und sie am Grunde der Paraphysen einen dichten Plexus gebildet haben, werden die ersten Ascii gebildet. Sie entstehen (s. Fig. 16), wie bei den meisten Askomyceten, und wie es Baur¹⁾ für Anaptychia beschrieben hat, aus der vorletzten Zelle der Traghyphe.

Damit erreichen meine Beobachtungen über die Entwicklung der Usneafucht ihr Ende. Wenn sie auch in mancher Beziehung lückenhaft geblieben sind, so glaube ich doch wenigstens folgende Punkte sicher festgestellt zu haben. In einem Hohlraume der Rinde werden mehrere Carpogone mit Trichogynen angelegt. Alle bis auf eine gehen zugrunde, und diese bildet aus ihren Askogonzen oder wenigstens aus solchen, die sich weder durch Färbung noch durch Gestalt von den eigentlich askuserzeugenden unterscheiden, das Subhymenium. Das Hypothecium ist ein rein vegetatives Erzeugnis der Rinde. Die Ascii entstehen aus der vorletzten Zelle der Traghyphe.

Schulte ist, wie oben erwähnt, zu wesentlich anderen Resultaten gekommen. Manche dieser Abweichungen mögen damit zusammenhängen, daß Schulte eine andere Form der vielgestalteten Gattung Usnea untersucht hat als ich. Das Material stammte aus Südtirol. Wie ich schon sagte, habe ich mich nicht an eine bestimmte Spezies gehalten, aber microcarpa war jedenfalls nicht unter meinem Material, was ich durch Vergleich mit den Arnoldschen Exsiccataen feststellen konnte, und was weiter auch daraus hervorgeht, daß Schulte nie Spermogonien gefunden hat, während sie bei meinen Exemplaren immer

1) Baur, E., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapotheien I. Bot. Ztg. 1904, pag. 14.

sehr reichlich waren. Aber die Abweichungen zwischen Schultes und meiner Auffassung sind zu groß, als daß sie durch diesen Umstand allein erklärt werden könnten. Nach ihm soll nämlich das Apothecium „keine exogene, sondern eine endogene Bildung“ sein, es soll nicht in der Rinde, sondern in dem Durchlüftungsgewebe „als reiche und dichte Verzweigung desselben“ angelegt werden. In diesem Hyphenkomplex sollen Askogone, aber keine Trichogyne nachzuweisen sein. „Auch scheint es — das junge Apothecium — gleich von vornherein mit dem Zentralstrang in Konnex zu stehen.“ Das sind also Ansichten, die von meinen ganz prinzipiell abweichen. Dieser Widerspruch wird aber verständlich, wenn man das jüngste Stadium, das ich in Fig. 1 dargestellt habe, vergleicht mit dem, das Schulte als das erste von ihm aufgefundene schildert und in seiner Fig. 1, Taf. III abbildet. Wenn man die verschiedenen Vergrößerungen beachtet, so sieht man, daß er von einem viel zu weit entwickelten Zustande ausgegangen ist. Die von ihm abgebildete junge Fruchtanlage ist nach seiner Angabe 0,1 mm breit, hat also in bezug auf Größe und auch in ihrem Bau schon die Stufe erreicht, die ich in Fig. 7 auf Taf. I gezeichnet habe. Denn in seiner Darstellung von der Struktur dieses Entwicklungszustandes heißt es: „An dem jüngsten, den ich auffinden konnte, ist eine Differenzierung in Hymenium, Subhymenium und Hypothecium noch nicht deutlich wahrzunehmen, doch kann man an der radiären Richtung der Hyphen wenigstens eine Andeutung des Hymeniums erkennen“. Diese von ihm beobachteten radiär gerichteten Hyphen waren wahrscheinlich nichts anderes als solche Subhymenialsprossungen, wie ich sie oben geschildert habe. Genau läßt sich das aber nicht feststellen, da seine Zeichnung (Taf. III, Fig. 1) in viel zu kleinem Maßstab gehalten ist, als daß sie Einzelheiten zur Ansichtung bringen könnte. Da Schulte von einem so relativ alten Zustande ausgegangen ist, konnte er alles, was eventuell vorher sich abgespielt hat, also die wichtigen Stadien, die meinen Figuren 1—6 entsprechen müßten, gar nicht sehen. Deshalb konnte er auch die Herkunft der einzelnen Elemente nicht mehr genau feststellen, und das scheint mir seine irrtümliche Auffassung bis zu einem gewissen Grade zu erklären. Den Einwand, daß Schulte sich vielleicht gar nicht geirrt habe, und daß der Widerspruch daher röhre, daß *Usnea microcarpa* sich ganz anders entwickele wie die übrigen Formen, halte ich nicht für stichhaltig. Denn es ist nicht anzunehmen, daß nahe verwandte Arten so prinzipielle Verschiedenheiten aufweisen sollten, daß einmal das Apothecium in der Rinde und das andere Mal tief im Durchlüftungsgewebe angelegt würde. Etwas anderes ist es dagegen mit der

weiteren Entwicklung. Schulte hat bei *Usnea microcarpa* keine Spermatogonien gefunden, die männlichen Sexualorgane scheinen also verloren gegangen zu sein, und es wäre daher nicht unmöglich oder wohl sogar wahrscheinlich, daß auch das Gynaeceum eine Reduktion erfahren hat, daß also keine Trichogyne mehr ausgebildet werden. Denn der Fall, daß bei einer Flechte Trichogyne, aber keine Spermatien vorkommen, ist meines Wissens nicht bekannt, während das Umgekehrte, wobei die Spermatien also einen Funktionswechsel durchgemacht haben müssen, ja häufig ist. Schulte äußert sich nirgends bestimmt über die Herkunft der einzelnen Fruchtelemente. Für das Subhymenium fehlen derartige Angaben überhaupt. Auch in bezug auf das Hypothecium drückt er seine Meinung nicht klar aus, aber aus der schon erwähnten Bemerkung, daß das Apothecium gleich von vornherein mit dem Zentralstrang in Verbindung stände, sowie aus verschiedenen anderen Äußerungen gewinnt man den Eindruck, als ob er dem Zentralstrang eine wesentliche Rolle bei der Bildung des Hypotheciums zuschreibe. Dies stimmt also jedenfalls nicht, sondern das Hypothecium ist einzig und allein ein Produkt der Rinde. Auch über die Entstehung der Paraphysen machte er im Text keine Angaben, er gibt aber zwei Abbildungen (Taf. II, Fig. 6 u. 7), die den Anschein erwecken, als ob man im fertigen Apothecium häufig Hyphen fände, die, aus dem Hypothecium kommend, das Subhymenium geraden Wegs durchsetzen und oberhalb dieser Schicht deutlich als Paraphysen zu erkennen sind. Nach meinen Beobachtungen ist das, wie gesagt, niemals der Fall.

Von den hauptsächlichsten meiner Resultate, die ich oben zusammenstellte, scheint mir eins von allgemeinerem Interesse zu sein, weil es darauf hinweist, wie wichtig eine genauere Kenntnis der Apothecienentwicklung für die Systematik sein kann. Die Gattungen *Usnea* und *Parmelia* werden fast allgemein für nahe verwandt gehalten, und zwar gründet sich diese Annahme wohl hauptsächlich auf die Ähnlichkeit im Bau der fertigen Fruchtkörper. Bei beiden liegt unter dem Hymenium ein lockeres Subhymenium und darunter wieder das sklerotische Hypothecium. Wenn man aber die Entwicklungsgeschichte der Frucht von *Parmelia acetabulum*, die von Baur¹⁾ aufgeklärt wurde, mit der von *Usnea* vergleicht, so findet man ganz erhebliche Unterschiede. Denn bei *Parmelia* geht das Hypothecium aus dem Askogon hervor, und die askogenen Hyphen liegen nicht von Anfang an in der Mitte der Anlage, sondern durchwachsen erst später das Subhymenium,

1) Baur, E., Untersuchungen etc. Bot. Ztg. 1904, pag. 9.

über dessen Herkunft Baur keine speziellen Angaben gemacht hat. Während also das Hypothecium bei *Usnea* eine rein vegetative Bildung ist, gehört es bei *Parmelia* der generativen Sphäre an, oder anders ausgedrückt — vorausgesetzt, daß die Sexualhypothese richtig ist —, daß eine ist ein Teil des Gametophyten, das andere des Sporophyten. Die morphologische Ungleichwertigkeit der beiden Gebilde scheint mir demnach erwiesen, sie verhalten sich zu einander, wie das Pseudopodium eines Laubmooses zu dem Sporogonfuß eines Lebermooses, und es läge nahe, das Hypothecium von *Usnea* ein Pseudohypothecium zu nennen. Ob sich bei dieser Sachlage die Annahme, daß *Usnea* und *Parmelia* nahe verwandt seien, aufrecht erhalten läßt, scheint mir zweifelhaft. Möglicherweise gibt es aber Übergangsformen zwischen diesen beiden so stark von einander abweichenden Entwicklungstypen. Wenigstens scheint sich *Parmelia saxatilis* nach den kurzen Angaben, die Baur darüber macht, wesentlich anders zu verhalten als *Parmelia acetabulum*, da dort das Durchwachsen der askogenen Hyphen auf sehr viel früheren Stadien stattfindet. Sicherer darüber können aber natürlich erst weitere eingehende Untersuchungen des ganzen zu den *Parmeliaceen* gestellten Formenkreises ergeben.

Baeomyces.

Baeomyces roseus Pers. ist schon von Krabbe¹⁾ untersucht worden. Ich habe seine Beobachtungen in manchen Punkten bestätigt gefunden, in anderen aber auch nicht, und vor allem scheinen mir seine Schlußfolgerungen nicht zwingend zu sein.

Das Apothecium wird, wie das Krabbe schon geschildert hat, ganz tief im Thallus angelegt. Als erstes Stadium findet man in der Markschicht unter der Algenzone ein ganz kleines Knäuel dicht verflochtener Hyphen, die sich durch nichts von den vegetativen unterscheiden. Ein etwas älteres Stadium stellt die Fig. 17 auf Taf. III dar. Man sieht, daß sich in der Mitte des Knäuels einige Hyphen herauszu-differenzieren beginnen, die sich vor den anderen vor allem durch stärkere Färbbarkeit, aber auch durch etwas größeren Durchmesser unterscheiden. Es sind die Anfänge der generativen Hyphen, die Krabbe schon gesehen hat, ohne sie aber richtig zu deuten. Er sagt nämlich, nachdem er das jüngste Stadium beschrieben hat: „Der junge *Baeomyces* zeigt bis zur Bildung der Paraphysen weiter keine Veränderung, als daß er durch Faserverzweigung in allen seinen Teilen

1) Krabbe, G., Entwicklung, Sprossung und Teilung einiger Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 1882, pag. 65.

stetig an Größe zunimmt. Gewöhnlich zeigen allerdings die zentralen Fasern des jungen Apotheciums ein lebhafteres Wachstum, welches sowohl aus der zarteren Beschaffenheit der Hyphen an dieser Stelle, als auch besonders aus der lebhaften Braunfärbung des Zellinhaltes bei der Behandlung mit Jod leicht zu konstatieren ist.“ Er hat die Anfänge der generativen Hyphen also für lebhaft wachsende vegetative gehalten. Ohne daß ein Carpogon oder sonst irgend etwas, was man für einen Befruchtungsapparat halten könnte, angelegt wird, entwickeln sich diese Primordien der askogenen Hyphen weiter. In der Fig. 18 auf Taf. II ist eine noch ganz im Thallus steckende Fruchtanlage gezeichnet, in der sie schon deutlicher hervortreten. Es könnte nach der Abbildung vielleicht scheinen, als ob sie aus mehreren zusammenhanglosen Stücken beständen, die Nebenschnitte lehren aber, daß alle miteinander in Verbindung stehen. Beim weiteren Wachstum beginnt dann das Hyphenknäuel den Thallus zu durchbrechen (Fig. 19, Taf. III), und zwar geschieht das in der Weise, daß die Kugel sich nicht mehr nach allen Richtungen gleichmäßig vergrößert, sondern nur noch nach oben senkrecht nebeneinander stehende Hyphen treibt, die die darüber liegenden Rindenschichten abheben. Krabbe hat diese Sprossungsercheinungen schon gesehen und sie richtig als Paraphysenbildung aufgefaßt. Denn wie die weiteren Stadien Fig. 20 u. 21 erkennen lassen, bilden diese parallel nach oben wachsenden Hyphen allmählich eine typische Paraphysenschicht, ohne daß irgend welche prinzipiell andersartige Vorgänge aufgetreten wären. Dem Wachstum der vegetativen Teile des Fruchtkörpers folgen auch die askogenen Hyphen. In der Fig. 19 liegen sie noch ziemlich in der Mitte der Anlage, aber einige nach oben gerichtete Fäden zeigen schon, daß sie im Begriff sind nach dorthin auszusprossen. Weiterhin hält ihr Wachstum gleichen Schritt mit dem der Paraphysen, so daß immer in gleichem Abstande hinter deren Enden die Schlauchfasern auftauchen (Fig. 20). Dabei sterben sie in dem Maße, wie sie sich oben verlängern, unten ab (Fig. 20), und die Folge davon ist, daß man auf älteren Stufen (Fig. 21 u. ff.) die unteren Teile des Fruchtkörpers ganz frei von askogenen Hyphen findet. In der Fig. 20 sieht man ferner, daß mit der Sprossung eine Verzweigung der Schlauchfasern Hand in Hand geht. Dadurch wird der ganze obere Teil des Köpfchens nach und nach von ihnen durchsponnen, wie das die Fig. 21 veranschaulicht. Diese zeigt außerdem, daß schon jetzt, wo die Frucht erst 0,3—0,4 mm über die Thallusoberfläche hinausragt, die ersten Schläuche angelegt werden. Über deren Entstehung habe ich mich am besten an Quetschpräparaten von

reifen Apothecien, die in toto mit stark verdünnter Kleinenbergscher Hämatoxylinlösung gefärbt waren und dann in Glyzerin untersucht wurden, orientieren können. Die Fig. 24 stellt eines von den Bildern dar, die man auf diese Weise bekommt. Offenbar werden die Ascii hier nicht aus der vorletzten Zelle der Traghyphe gebildet, sondern aus der letzten, wie das Guillermond¹⁾ für eine nicht näher bezeichnete Spezies von *Peziza* beschrieben hat. Die Fig. 22 u. 23 schließlich geben eine Vorstellung, wie sich der reife Fruchtkörper weiter entwickelt. Die askogenen Hyphen füllen später nicht mehr das ganze Köpfchen gleichmäßig aus, sondern sie bilden eine mehr oder weniger halbkugelige Zone unterhalb der Paraphysenschicht. Für weitere Einzelheiten kann ich auf Krabbes Darstellung verweisen.

Schließlich will ich noch erwähnen, daß Spermogonien bei *Baeomyces roseus* zwar vorkommen, aber doch so selten sind, daß ich lange Zeit geglaubt habe, sie fehlten überhaupt.

Nach dem geschilderten Entwicklungsgang muß man *Baeomyces* wohl für eine apogame Flechte halten. Also für eine Form, bei der die Geschlechtsorgane nicht mehr funktionieren. Da aber solche bei apogamen Pflanzen in der Regel doch noch vorhanden sind, so ist zu vermuten, daß auch hier auf sehr frühem Stadium Askogone als Verzweigungen der vegetativen Hyphen gebildet werden, die man nur mit unseren Mitteln von dem übrigen Gewebe — dem askogenen wie dem vegetativen — nicht deutlich unterscheiden kann. Aus diesen Askogonenzellen allein müßten sich dann die Schlauchfasern entwickeln. Vielleicht sind die dunklen Hyphen in den Knäueln der Fig. 17 solche Askogone, vielleicht sind es aber auch schon askogene Hyphen. Der Umstand, daß auf diesem Stadium schon ein verhältnismäßig großer Komplex von Hüllhyphen vorhanden ist, mag es unwahrscheinlich erscheinen lassen, daß darin erst die Askogone stecken sollen. Aber Baur²⁾ hat ja nachgewiesen, daß bei *Lecanora subfusca* zunächst die Paraphysen entstehen und erst dann zwischen ihnen die Carpogone. Das ist also im Prinzip derselbe Fall, wie ich ihn für *Baeomyces* annehme, denn auch hier entwickeln sich ja aus dem Knäuel der Hüllhyphen die Paraphysen und die Askogone würden den Carpogonen von *Lecanora* entsprechen. Aber auch wenn diese Auffassung nicht richtig sein sollte, so steht doch soviel jedenfalls fest, daß sich bei *Baeomyces* die Schlauchfasern auf ganz jungen Stadien und viel früher als die Paraphysen

1) Guillermond, A., Contribution à l'étude de la formation des asques et de l'épiplasme des ascomycètes. *Revue génér. de bot.*, T. XVI, 1904, pag. 60.

2) Baur, E., Untersuchungen etc. *Bot. Ztg.* 1904, pag. 14.

differenzieren, und daß beide Gewebeelemente dann wie bei allen übrigen Flechten und Askomyceten dauernd getrennt bleiben.

Krabbe ist bei seiner Untersuchung zu einem ganz anderen Ergebnis gekommen. Allerdings weniger durch direkte Beobachtung als durch indirekte Schlußfolgerung. Er sagt nämlich, daß wegen der Schwierigkeit Schnitte durch die jüngsten noch im Thallus eingeschlossenen Stadien zu bekommen, die Frage nach der Anlage der Schlauchfasern „einfach ungelöst hat bleiben müssen“. „Man ist demnach hier schon gezwungen bis zur Anlage der ersten Schläuche zu warten, um von diesen aus abwärts die Schlauchfasern zu verfolgen, und es ist dann auch in den meisten Fällen nicht schwer, dieselben von der Paraphysenschicht abwärts oft ziemlich weit zu verfolgen, bis zu Punkten, wo man mit Bestimmtheit sagen kann, daß sie sich nicht mehr von den übrigen unterscheiden lassen. Tatsache ist also, daß auch bei *Baeomyces* in dem jungen Fruchtkörper zwei getrennte, anatomisch unterscheidbare Fasersysteme nicht vorhanden sind. Demnach ist es zum mindesten wahrscheinlich, daß auch im gegenwärtigen Falle Paraphysen und Schlauchfasern aus einem anfänglich homogenen Grundgewebe sich herausdifferenzieren.“ Krabbe hat also aus dem Bau des fertigen Fruchtkörpers auf seine Entwicklung geschlossen. Dabei mußte er zu den eben zitierten Resultaten kommen, da, wie wir sahen, die askogenen Hyphen in dem Maße, wie sie oben weiter wachsen, unten absterben. Wenn man also reife Früchte untersucht, so wird man in ihnen die askogenen Hyphen wohl eine Strecke weit zurück verfolgen können, aber bald an einen Punkt gelangen, wo sie scheinbar ohne Grenze in das Paraphysengewebe übergehen. Wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, ist das aber eine Täuschung, und damit fällt auch Krabbes Folgerung, daß bei *Baeomyces* zwei getrennte, anatomisch unterscheidbare Fasersysteme nicht vorhanden sind.

Sphyridium.

Die Entwicklungsgeschichte der Früchte der Gattung *Sphyridium* ist wie die von *Baeomyces* durch Krabbe untersucht worden und in seiner oben zitierten Arbeit dargestellt. Ich bin bei der Nachprüfung seiner Angaben über diese Flechte zu weit stärker von den seinigen abweichenden Ergebnissen gekommen als bei *Baeomyces*. Ich will zunächst den Entwicklungsgang von *Sphyridium byssoides* Th. Fr., wie er sich nach meinen Beobachtungen abspielt, schildern, um erst im Anschluß daran die Differenzpunkte mit Krabbe zu erörtern.

Der Fruchtkörper wird nicht wie bei *Baeomyces* tief im Innern des Thallus angelegt, sondern er verdankt seine Entstehung Wachstumsvorgängen der alleräußersten Gonidien- und Rindenschichten (siehe Fig. 25, Taf. III). Diese zeigen an Stellen, wo die Fruchtkörperbildung vor sich gehen soll, eine von dem übrigen Thallus stark abweichende Struktur. Während sonst die Hyphen nur als dünne langzellige Fäden ziemlich spärlich zwischen den Algen verteilt liegen, sind sie hier dick, kurzgliederig und zahlreicher. Man hat den Eindruck, als ob in den angeschwollenen, plasmareichen Zellen Nährmaterialien für den Aufbau der Frucht zusammengehäuft würden. Besonderes Streckungswachstum ist in diesen allerjüngsten Stadien noch nicht wahrzunehmen, aber durch die geschilderten Vorgänge ist doch schon eine geringe Vorwölbung über die Thallusfläche entstanden. Diese wird bald stärker, wenn die Hyphen der jungen Anlage anfangen in die Länge zu wachsen. Hierbei werden die Algen, die sich in ihrem Bereich befanden, passiv mit in die Höhe gehoben, und daher kommt es, daß man auch noch auf älteren Stufen (s. Fig. 28, Taf. IV) Reste von ihnen selbst an der Spitze der Frucht findet. Die Hyphen selber werden wieder dünner und ihre Zellen wieder länger, nur den starken Plasmagehalt bewahren sie und unterscheiden sich dadurch lebhaft von den Thallusfäden (s. Fig. 26). Im Gegensatz zu den in mancher Beziehung ähnlichen entsprechenden Gebilden bei *Baeomyces* haben die Hyphen hier nicht die senkrecht parallele Anordnung, sondern sind ganz wirr durcheinander geflochten. Ein weiterer Gegensatz zu *Baeomyces* ist, daß man keine abgestorbenen und losbröckelnden Thallusteile über der Anlage findet. Die ganze Rinden- u. Gonidienzone nimmt an der Fruchtkörperbildung mit teil. Der wesentlichste Unterschied ist aber, daß bisher noch nichts von generativen Hyphen in der Anlage zu sehen ist. Erst auf Stadien, die den Thallus um 0,12 bis 0,15 mm überragen, wie ein solches in der Fig. 27 abgebildet ist, lassen sich dunkler gefärbte Hyphen nachweisen, die allem Anscheine nach die Anfänge der generativen Elemente vorstellen. Man erkennt, daß diese Hyphen an einigen Stellen, ohne daß sich eine scharfe Grenze feststellen ließe, in das vegetative Gewebe übergehen, und ferner, daß in der Mitte des kleinen Köpfchens ein etwas dichterer Komplex von ihnen liegt, von dem aus vereinzelte Fäden nach den Seiten sich ausspinnen. Auf etwas älteren Stufen treten die dunklen Hyphen erheblich reichlicher auf und zwar in der eigenartig nestartigen Verteilung, wie sie die Fig. 28 zeigt. Gewöhnlich findet man 10—15 solcher Knäuel in den verschiedenen durch eine derartige Anlage geführten Schnitten. Sie erfüllen den oberen Teil des Fruchtkörpers ziemlich gleichmäßig und

scheinen durch allerdings nicht immer deutlich erkennbare Fäden miteinander in Zusammenhang zu stehen. Dieser Umstand, in Verbindung mit den Bildern, wie Fig. 27 eins wiedergibt, macht es mir wahrscheinlich, daß die Hyphenknäuel nicht einzeln angelegt werden, sondern durch Sprossung von einem einzigen Punkte her, nämlich dem, wo sich in der Fig. 27 der dichtere Komplex dunkler Hyphen befand, entstanden sind. Die Fäden, die man von dort ausgehen sieht, wären dann dazu bestimmt an den verschiedenen Stellen des Fruchtkörpers solche Knäuel zu bilden. Wegen des Hyphengewirrs und der Schwierigkeit, die Gebilde durch Färbung deutlich zu isolieren, muß diese Frage aber unentschieden bleiben. Viel mehr als 10—15 solcher Nester scheinen auch beim weiteren Wachstum des Fruchtkörpers nicht mehr angelegt zu werden. Man findet sie nur durch die Sprossungen der dazwischen liegenden vegetativen Hyphen auseinander gedrängt und ziemlich gleichmäßig unter der Oberfläche des Köpfchens verteilt, das jetzt ungefähr 0,65 mm groß ist (s. Fig. 29). Aus diesen Gebilden gehen nun, wie wir später sehen werden, die askogenen Hyphen hervor, und es entsteht also die Frage, ob man es hier mit typischen Carpogonen zu tun habe oder nicht. Ich glaube das verneinen zu müssen. Zunächst haben sie sehr selten die für die Carpogone charakteristische schraubige Gestalt, meistens sind sie sehr locker und unregelmäßig gebaut, wie das in der Fig. 29 hervortritt. Sie gleichen darin bis zu einem gewissen Grade den von Baur für *Cladonia pyxidata* beschriebenen Carpogonen. Aber während sich dort immer deutliche Trichogyne fanden, die die Organe zu typischen Carpogonen stempelten, scheinen solche hier zu fehlen. Wohl sieht man häufig von den dunklen Hyphenknäueln aus einzelne trichogynartige Fäden sich nach dem Rande hinziehen, den sie manchmal erreichen, in den meisten Fällen aber nicht, und die niemals darüber hinwegragen. Sie sind gewöhnlich stark gewunden und gehen selten direkt auf die Oberfläche zu, wie man das von den Trichogynen gewohnt ist. Häufig trifft man mehrere solcher Fäden und zwar dann von der Peripherie des Knäuels ausgehend. Einen besonders auffälligen Fall, bei dem nur ein einziges aus der Mitte kommt, habe ich in der Fig. 30 dargestellt. Man sollte meinen, man brauche nur den nächsten Serienschnitt zu vergleichen, um das fehlende Ende der Trichogyne zu finden. Aber trotz des eifrigsten Suchens bei all den vielen derartigen Präparaten, die mir zu Gesicht gekommen sind, habe ich die Fortsetzung nie mit Sicherheit feststellen können. Auch die Möglichkeit, daß es sich immer um noch nicht fertige oder „verblühte“, wie Baur sich einmal ausdrückt, Trichogyne handelte, halte ich für ziem-

lich ausgeschlossen, denn ich habe reichliches Material aus allen Monaten des Jahres, mit Ausnahme von Juli und August, untersucht. Infolgedessen hätte mir die Trichogynausbildung, auch wenn sie an eine bestimmte Jahreszeit gebunden wäre, meiner Ansicht nach nicht entgehen können. Ich glaube deshalb, daß regelrechte Trichogyne bei *Sphyridium* nicht mehr angelegt werden, sondern daß wir hier reduzierte Gebilde vor uns haben, die wahrscheinlich früher als Empfängnisapparate gedient, heute aber diese Funktion aufgegeben haben. Bestärkt werde ich in dieser Auffassung durch die Tatsache, daß Spermogonien zwar vorkommen, aber doch so selten, daß Krabbe z. B. gar keine gefunden hat. Jedenfalls sind sie zu spärlich, als daß sie für eine Befruchtung in Betracht kämen. Auf den weiteren Stadien entwickeln sich nun nicht alle von diesen „Ex“-Carpogonen zu askogenen Hyphen weiter, sondern nur einige wenige. Am einfachsten ließe sich diese Erscheinung, daß von einer größeren Zahl von potentiellen Früchten nur einzelne wirklich zu Früchten werden, durch die Annahme erklären, daß die Weiterentwicklung von dem Eintreten einer Befruchtung abhängig ist, und daß bei den degenerierenden Anlagen diese eben ausgeblieben ist. Dieser Hypothese erwachsen im vorliegenden Falle aber daraus Schwierigkeiten, daß typische Trichogyne ja zu fehlen scheinen. Man muß also entweder annehmen, daß für die Weiterentwicklung der *Sphyridiumcarpogone* ganz andere, bisher vollständig unbekannte Faktoren entscheidend sind, oder daß an die Stelle der Befruchtung durch Spermatien ein anderer Sexualakt getreten ist. Die neuesten Forschungen über die Entstehungsweise der Äcidien der Uredineen zeigen, daß dies nicht ganz ohne Analogien wäre. Denn aller Wahrscheinlichkeit nach sind auch die eigenartigen Zellfusionen am Grunde der Äcidiosporenreihen an die Stelle einer ehemaligen Trichogynbefruchtung getreten. Wie dem auch sei, sicher ist es, daß die meisten der *Sphyridiumcarpogone* verschwinden, während eins bis höchstens drei auswachsen. Die Fig. 31 auf Taf. V zeigt ein solches Bild. Ganz links liegt ein schon vollkommen degeneriertes Carpogon, auf der rechten Hälfte eins, das lebhaft askogene Fäden treibt, wieder rechts von diesen eins, das noch keine Veränderungen aufweist, und auf der linken Seite des auswachsenden ein vierter in den ersten Stadien der Degeneration. Diese dokumentiert sich dadurch, daß das Plasma in einzelnen Zellen zu dunklen Klumpen sich zusammenballt, in anderen wieder ganz schwindet. Später, wenn die Zellen vollständig abgestorben sind, werden ihre Reste von den vegetativen Hyphen verdrängt, so daß man auf vorgerückten Stufen nichts mehr von ihnen entdecken kann. Die auswachsenden Fäden der sich

weiter entwickelnden Carpogone dagegen haben reichen Plasmagehalt und sind vor den Carpogonzellen durch erheblich größere Dicke ausgezeichnet. Da diese Einzelheiten bei dem kleinen Maßstab der Fig. 31 nicht zur Anschauung gebracht werden konnten, habe ich in der Fig. 32 nochmals ein degenerierendes und ein auswachsendes Carpogon bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Der Vergleich dieser Zeichnung mit der Fig. 30 wird das Gesagte erläutern. Ich habe nicht beobachtet, daß irgend eins der Carpogone bei der Weiterentwicklung bevorzugt sei. Es wächst im Gegenteil manchmal eins aus, das am Scheitel des Fruchtkörpers liegt, manchmal aber auch eins, das mehr seitlich orientiert ist. In diesem Fall wenden sich die askogenen Hyphen, wie das aus der Fig. 31 hervorgeht, der Scheitelpartie des Köpfchens zu. Offenbar hängt das damit zusammen, daß hier weiterhin die ersten Ascii und Paraphysen entstehen. Krabbe hat diese Vorgänge genau beschrieben und in seiner Fig. 3, Taf. II abgebildet. Ich kann deshalb auf eine Darstellung verzichten, ebenso wie auf die der weiteren Schicksale der Frucht, die Krabbe ebenfalls sorgfältig geschildert hat. Erwähnen will ich nur, daß ich nie einen Zusammenhang zwischen askogenen Hyphen und Paraphysen gesehen habe; diese gehen offenbar immer nur aus den vegetativen Teilen des Fruchtkörpers hervor. Hervorheben muß ich ferner, daß auch hier wie bei Baeomyces die Schläuche aus der letzten Zelle der Traghyphe gebildet werden, wie das die Fig. 33 u. 34 auf Taf. IV zeigen. Krabbe hat dies bei *Sphyridium* schon beobachtet. Er gibt zwar keine Zeichnung, beschreibt den Vorgang aber so treffend, daß ich seine Worte hier einfach wiedergeben möchte: „Die Endzelle einer Schlauchfaser wächst zu einem langen Schlauch aus, in dessen Innerem die Sporen zur Ausbildung kommen. Unterhalb dieses Schlauches, in der Stützzelle desselben, kommen sehr bald mehrere neue Zellen . . . zur Entwicklung und wachsen ebenfalls zu Schläuchen aus. So sitzen die Schläuche am Ende ihres Tragfadens, wie die Arme an einem Kandelaber.“ Ich glaubte diese Angaben besonders bestätigen zu sollen, weil man an ihrer Richtigkeit auf Grund der neueren Kenntnisse über die Askusanlage bei anderen Askomyceten vielleicht zweifeln möchte.

Ich könnte damit die Schilderung des *Sphyridium*fruchtkörpers verlassen, um mich zu den Differenzpunkten mit Krabbe zu wenden, wenn es nicht bei dieser Flechte noch Gebilde gäbe, deren Geschichte in mancher Beziehung anders als die normale verläuft. Krabbe hat schon festgestellt, daß bei *Sphyridium* eine Art falscher Verzweigung dadurch zustande kommt, daß die Frchtscheibe an einzelnen Stellen

abstirbt und dann die am Leben gebliebenen Teile durch interkalares Wachstum der darunter liegenden vegetativen Partien auf besondere Stiele gehoben werden. Ich kann das nur bestätigen, muß aber betonen, daß es außer dieser Pseudoverzweigung auch Fälle von echter Verästelung gibt, d. h. solche, die durch Teilung oder Gabelung des Fruchtkörpers entstehen, bevor überhaupt das Hymenium angelegt ist. So zeigt die Fig. 36 auf Taf. V ein zweiästiges Exemplar. In jedem Ast befindet sich ein Plexus von askogenen Hyphen und darüber die Paraphysen, Asci sind noch gar nicht vorhanden. Durch teilweises Absterben der Lamina kann also diese Verzweigung unmöglich entstanden sein. Wie ein solches Gebilde sich weiter entwickeln kann, zeigt die Fig. 37. Es fragt sich nur, ob irgend eine Ursache für das Auftreten der Verzweigungen sich erkennen läßt. Ich dachte zunächst, diese entstanden dadurch, daß mehr als ein Carpogon zum Auswachsen käme und dann der Fruchtkörper an den Stellen, wo diese lägen, zu stärkerem Wachstum angeregt würde. Aber durch Bilder wie die Fig. 35 wurde ich eines besseren belehrt. Man sieht hier, daß die Verzweigungen schon im Stadium der Carpogonbildung vor sich gehen, mit dem Auftreten des askogenen Hyphen also nichts zu tun haben können. Auffallend ist an diesem, wie an allen anderen Verzweigungsbildern, die ich gefunden habe, daß der Fruchtkörper viel größer ist, als er beim normalen Entwicklungsgang auf der betreffenden Stufe zu sein pflegt. Vielleicht hängt es damit zusammen, daß man manchmal ziemlich große Fruchtkörper findet, die nur aus vegetativen Hyphen bestehen, ohne jede Andeutung von Carpogonen. Möglicherweise bilden diese später die Verzweigungen. Leider habe ich Übergänge von diesen zu Bildern, wie sie die Fig. 35 zeigt, die also Verästelung, aber nur vegetative Elemente aufweisen müßten, niemals gesehen. Überhaupt findet man alle diese Bildungen ziemlich selten, so daß manches in ihrer Entwicklungsgeschichte unklar bleiben mußte. So ist es z. B. auffällig, daß zwar die Carpogone auch bei den verzweigten Fruchtkörpern gleichmäßig über die ganze Oberfläche verteilt sind (s. Fig. 35), daß aber die askogenen Hyphen sich nur in den Ästen entwickeln. Ich stelle mir das so vor, daß, wenn ein nicht am Scheitel eines Astes liegendes Carpogon zur Weiterentwicklung kommt, dieses dann nach dorthin auswächst, wie wir etwas Ähnliches ja auch beim normalen Fruchtkörper konstatierten (s. Fig. 31). Da ich aber bei den Verzweigungsbildern die Stadien des Auswachsens bezw. Degenerierens der Carpogone nicht beobachtet habe, kann ich hierüber nichts Sichereres aussagen. Ebenso wenig kann ich das über das Zustandekommen der noch kompliziertere

Verzweigungssysteme, die man hin und wieder trifft. So kommen z. B. Fruchtkörper vor, die sich oben tellerförmig verbreitern und dann vom Rande oder auch von der Fläche des so gebildeten Tellers ein oder zwei kleine Äste treiben. Auch wiederholte Verzweigungen habe ich, wenn auch nur sehr selten, beobachtet.

Wie erwähnt, stimmen die hier vorgetragenen Ansichten über den Entwicklungsgang des Sphyridiumfruchtkörpers in verschiedenen Punkten nicht mit Krabbes Angaben überein. Über die erste Anlage ist er zu wesentlich gleichen Ergebnissen gekommen wie ich. Dann sagt er aber, nachdem er ungefähr das Stadium meiner Fig. 26 auf Taf. IV geschildert hat: „Dies ist der junge Fruchtkörper. Mit demselben gehen nunmehr bis zur Paraphysenbildung keine weiteren Veränderungen mehr vor sich.“ Von den von mir als Carpogone gedeuteten Gebilden hat er also, wohl wegen seiner primitiven Färbungsmethode, nichts gesehen. Infolgedessen kommt er dann in bezug auf die Entstehung der askogenen Hyphen, die nach ihm „erst, nachdem das keulenförmige Ende des Apotheciums von einer in ihrer Größe variierenden Paraphysenkappe bedeckt ist, in einiger Entfernung unterhalb derselben zum Vorschein kommen“, zu von mir prinzipiell abweichenden Schlüssen. Denn da er besondere Organe, in denen eine Befruchtung hätte stattfinden können, nicht aufgefunden hat, so schließt er, daß „die Schlauchfasern weiter nichts sind als die fortwachsenden, die Schlauchfaserform allmählich annelimenden Faserenden des reproduktiven Sprosses“. Mit anderen Worten, er nimmt an, daß auch hier, ebenso wie er es für Baeomyces annimmt, sich askogene Hyphen und Paraphysen aus einem anfänglich homogenen Hyphenknäuel allmählich herausbilden, ohne daß ein scharfer Gegensatz zwischen beiden Elementen bestände. Das trifft, wie wir gesehen haben, schon für Baeomyces wahrscheinlich nicht zu, sicherlich aber nicht für Sphyridium, da hier die askogenen Hyphen aus deutlich differenzierten Gebilden entstehen, in denen vielleicht ein, wenn auch noch gänzlich unaufgeklärter Sexualakt vor sich geht.

Krabbe gibt an, mehrere Arten der Gattung Sphyridium untersucht zu haben. Er bezeichnet sie als *S. fungiforme* Schr., *S. carneum* Fw. und *S. placophyllum* Wahlb. In systematischen Flechtenwerken herrscht keine völlige Übereinstimmung über die Bewertung dieser Formen. Während die meisten Autoren nur eine Spezies *S. byssoides* Th. Fr. syn. *fungiforme* Fw. beschreiben und darunter zwei Varietäten unterscheiden, *rupestrum* Pers. und *carneum* Fl., kennen mehrere drei verschiedene „gute Arten“, *byssoides* Th. Fr., *speciosum* Kbr. und *placophyllum* Th. Fr., wobei *byssoides* wieder in die beiden genannten Unter-

arten gespalten wird. Auch noch andere Gruppierungen kommen vor. Diese Uneinigkeit mag daher röhren, daß es tatsächlich ganz unmöglich ist, die verschiedenen Formen sicher von einander zu trennen, denn an geeigneten Stellen findet man alle nebeneinander, durch ganz allmähliche Übergänge verbunden. An einem Standorte auf dem Schloßberge bei Freiburg habe ich beobachtet, daß ein und derselbe Thallus, wo er auf Lehm Boden wuchs, die staubige Form annahm, die als carneum beschrieben wird. Wo er einen Stein bedeckte, hatte er das typisch warzig-körnige Aussehen der rupeste-Form und an anderen Stellen näherte sich seine Gestalt wieder dem blattförmigen Thallus von *placophyllum*. Außer der Beschaffenheit des Thallus wird auch die Größe des Fruchtkörpers zur Unterscheidung benutzt, aber diese ist nach meinen Erfahrungen so wechselnd und seine Gestalt ist überhaupt, wie wir gesehen haben, so mannigfaltig, daß damit erst recht nichts anzufangen ist. Ich glaube deshalb, daß die Trennung der Gattung *Sphyridium* in die verschiedenen Arten und Unterarten nicht berechtigt ist. Diese Fragen brauchten uns hier aber gar nicht zu beschäftigen, wenn nicht Krabbe für *S. carneum* eine ganz besondere Entwicklungsweise der Fruchtkörper beschrieben hätte. Diese sollen äußerlich zunächst dadurch ausgezeichnet sein, daß sie nicht die für *Sphyridium* und *Baeomyces* sonst charakteristische pilzhutförmige Gestalt besitzen, sondern am Scheitel abgeplattet und oft sogar trichterförmig eingesenkt sind. Ferner sollen sie weder Paraphysen noch Ascii ausbilden. Askogene Hyphen dagegen sollen vorhanden sein und zwar als gleichmäßig unter der Oberfläche des Scheitels verteilte Knäuel. Als ich zuerst die später als *Carpogone* erkannten Gebilde auffand, glaubte ich solche Knäuel vor mir zu haben, erkannte aber bald, daß sie sich in mehrfacher Beziehung von jenen unterscheiden. Erstens treten sie — wenigstens in den normalen nicht verzweigten Exemplaren — in viel jüngeren Stadien auf als die Knäuel, die Krabbe für *carneum* schildert, und zweitens werden sie von weit zarteren, englumigeren Hyphen gebildet, was beides aus einem Vergleich meiner Figuren mit seiner Abbildung 4, Taf. II hervorgeht. Später habe ich dann auch den Krabbeschen *carneum*-Typ einige Male unter meinen Präparaten gefunden. In der Fig. 38 ist ein solcher Fruchtkörper abgebildet, der ganz mit der Krabbeschen Zeichnung übereinstimmt. Wenn man die Fig. 38 mit der im gleichen Maßstab gehaltenen Fig. 35 vergleicht, so wird das über die verschiedene Form der *Carpogone* Gesagte deutlich werden. Ich halte den „*carneum*-Fruchtkörper“ für eine anormale Erscheinung, die durch irgend eine Störung im Entwicklungsgang zustande gekommen ist. Ich schließe das

vor allem daraus, daß man in diesen Gebilden tief im Innern des Fruchtkörpers (s. Fig. 38) abgestorbene Reste von dunklen Hyphen findet, die manchmal dichter zusammengedrängt liegen, manchmal in mehr gestreckter Gestalt das Gewebe durchziehen. Das ist etwas, was ich in normalen Fällen nie beobachtet habe. Die Entwicklungsgeschichte dieser eigenartigen Gebilde muß ich, weil ich sie so selten zu Gesicht bekommen habe, vollständig unaufgeklärt lassen. Da ich aber verschiedentlich abgeplattete bzw. eingesenkte Fruchtkörper mit Schläuchen und Paraphysen angetroffen habe, so glaube ich nicht, daß sie steril bleiben, wie Krabbe das annahm. Auch habe ich nicht konstatieren können, daß sie auf Thalli mit carneumähnlichem Habitus beschränkt sind, oder daß solche nur diese Art von Fruchtkörpern besitzen.

Icmadophila.

Icmadophila aerigunosa (Scop.) Trev. ist meines Wissens auf ihre Fruchtentwicklungs hin noch nie eingehender untersucht worden. Nur bei Reinke¹⁾ finden sich darüber einige Angaben. Er sagt nämlich, nachdem er den Bau des aus einzelnen Körnern zusammengesetzten Thallus geschildert hat: „Einzelne dieser Thalluskörner beginnen dann, durch interkalares Wachstum sich zu vergrößern. Auf Durchschnitten bemerkt man bald einen äußeren gonidienreichen Mantel über einem aufgetriebenen, gonidienarmen Innenkörper sich hinwegziehen. In dem letzteren schwinden die Gonidien zuletzt ganz, so daß er zu einem farblosen Marke wird. Ein solches vergrößertes Korn der Kruste ist der Anfang des sekundären Thallus. Es wächst empor, auf seinem Scheitel entsteht die Anlage eines Apotheciums, durch welche die gonidienführende Außenschicht durchbrochen beziehungsweise auseinander gedrängt wird.“ Diese Darstellung stimmt mit den Tatsachen überein, soweit sie sich durch Handschnitte und ohne kompliziertere Färbungen aufklären lassen. Bei eingehender Untersuchung findet man aber ungleich verwinkeltere Verhältnisse.

Die Anfangsstadien der Fruchtkörperbildung bei dieser Flechte haben große Ähnlichkeit mit denen von *Baeomyces*. Auch hier ist es ein kleines Knäuel von dicht verschlungenen Hyphen, in denen sich anfänglich keine weitere Differenzierung erkennen läßt (s. Fig. 39, Taf. V). Der einzige Unterschied von *Baeomyces* ist, daß dies Gebilde bei *Icmadophila* nicht tief unterhalb der Gonidienschicht, sondern in den unteren Partien dieser Zone selbst liegt. Auch die nächste Stufe, die

1) Reinke, J., Abhandlungen über Flechten III. Jahrbuch f. wissenschaftl. Botanik, Bd. XXVIII, pag. 114.

in der Fig. 40 abgebildet ist, stimmt im wesentlichen mit dem entsprechenden Stadium von *Baeomyces* überein. Man sieht, daß sich auch hier im Innern des Knäuels einzelne stärker färbbare und dickere Hyphen herausbilden (s. Fig. 40). Während diese aber bei *Baeomyces* direkt zu askogenen Fäden auswachsen, verläuft die Entwicklung hier ganz anders. Es werden nämlich bei *Icmadophila* typische Carpogone mit deutlichen Trichogynen angelegt. Das geht in der Weise vor sich, daß sich zunächst die ganze Anlage vergrößert (s. Fig. 41). Die generativen Hyphen darin treten dann stärker hervor, und man findet sie an den verschiedensten Stellen des jetzt 80—90 μ im Durchmesser haltenden Faserknäuels. Manchmal sind sie zu dichteren Komplexen vereinigt, manchmal wachsen sie aber auch streckenweise unverzweigt fort. Es läßt sich nicht mit Sicherheit sagen, ob sie alle durch Verzweigung von einem Punkte aus entstehen, oder ob sie mehrmals angelegt werden. Während diese Vorgänge innerhalb des Thallus stattgefunden haben, indem die junge Frucht hauptsächlich nach unten zu in das lockere unterhalb der Algenschicht liegende Gewebe hineinwuchs, findet sie beim weiteren Wachstum dort gewöhnlich — auf Ausnahmen werde ich noch zu sprechen kommen — keinen Platz mehr, und infolgedessen beginnt sie die darüber liegenden Thallusschichten emporzuwölben (s. Fig. 42, Taf. VI). Es entsteht also ein solches „vergrößertes Korn der Kruste“, wie es Reinke schon beobachtet und richtig als Anfang der Fruchtkörperbildung erkannt hat. Man sieht in der Fig. 40, daß die generativen Hyphen auf diesem Stadium eine Reihe von deutlich hervortretenden Nestern gebildet haben. Ob sie miteinander in Zusammenhang stehen, läßt sich auf diesen frühen Entwicklungsstufen sehr schwer feststellen, weil sich auch die vegetativen Hyphen stark färben und so einzelne verbindende Fäden leicht verdecken können. Da sich aber später, wo die vegetativen Elemente an Färbarkeit einbüßen, wie ich noch zeigen werde, Verbindungen nachweisen lassen, kann man wohl mit einiger Sicherheit annehmen, daß sie auch jetzt vorhanden sind. Wegen der ziemlich gleichmäßigen Färbarkeit aller Elemente der Anlage und weil diese immer durch mehrere Schnitte hindurchgehen, lassen sich die Knäuel generativer Hyphen auch noch schwerer von einander trennen, als das bei den ähnlichen Gebilden von *Sphyridium* der Fall war. Ich kann ihre Zahl deshalb nur annähernd angeben, es mögen auf dem Stadium der Fig. 42 etwa 20—30 sein. Beim weiteren Wachstum werden die Dinge zunächst nur noch verwickelter. Wohl differenzieren sich die generativen Hyphen etwas deutlicher von den vegetativen, aber man sieht an der Fig. 43, daß, wenn

ich von „Knäueln“ gesprochen habe, dieses sehr *cum grano salis* zu verstehen ist. Während sich an einzelnen Stellen Komplexe von schraubig durcheinander gewundenen Hyphen finden, die die Bezeichnung vollkommen verdienen, tauchen an anderen Punkten einzelne Hyphen auf, die ganz regellos verteilt sind und nicht die geringste Gesetzmäßigkeit erkennen lassen. Trotzdem also der erste Anschein dagegen spricht, halte ich alle diese Gebilde für typische *Carpogone*, bezw. für Teile von solchen. Für diese Auffassung scheint mir erstens zu sprechen, daß man in dem in Rede stehenden Entwicklungszustande zahlreiche trichogynartige Fäden antrifft (s. Fig. 43). Sie ragen verschieden weit über die Oberfläche der Anlage hinaus und sind gewöhnlich nur kurze Strecken ins Innere zu verfolgen, dann verschwinden sie im Gewirr der vegetativen Hyphen, von denen sie sich hauptsächlich durch die Färbung und weniger durch größeren Durchmesser unterscheiden. Stellenweise kann man sie aber deutlich bis zu einem *Carpogon* hin verfolgen und andererseits sieht man auch häufig von einem solchen sich Fäden nach dem Rande hinziehen, ohne ihn aber zu erreichen. An diesen Trichogynen habe ich auch sehr häufig zahlreiche Spermatien kleben sehen, dagegen waren die Verhältnisse zu klein, um irgend welche Verbindung zwischen beiden feststellen zu können. Deutlicher als in der Fig. 43 treten alle diese Beobachtungen in der Fig. 44 hervor, wo ein einzelnes *Carpogon* mit Trichogynen und Spermatien abgebildet wurde. Was nun die Frage anbetrifft, ob alle *Carpogone* auch eine Trichogynen besitzen, so ist sie nur sehr schwer zu beantworten. Erstens sind ja die *Karpogone* kaum von einander abzugrenzen, also auch kaum zu zählen und zweitens scheinen die Trichogynen nicht alle gleichzeitig ausgebildet zu werden. Dafür spricht einerseits ihre ungleiche Länge und andererseits der Umstand, daß man auf etwas älteren Stadien als dem in Fig. 43 gezeichneten neben zahlreichen abgestorbenen Trichogynen mit zusammengeballtem dunklen Plasmehinhalt noch vereinzelt vollständig frische trifft. Mit einiger Bestimmtheit kann man aber wenigstens sagen, daß mindestens soviel Trichogynen wie *Carpogone* entstehen, denn auf 15 durch die Anlage der Fig. 43 geführten Schnitten habe ich allein 72 gezählt, und wesentlich mehr *Carpogone* sind darin wahrscheinlich auch nicht vorhanden. Wenn meine Deutung, daß es sich bei diesen Gebilden um wirkliche Trichogynen handelt, richtig ist, dann müssen natürlich auch von den zahlreichen im Innern der Fruchtanlage liegenden *Carpogonen* solche ausgehen, und die erwähnten zwischen den Knäueln liegenden einzelnen Hyphen sind vielleicht zum Teil mehr oder weniger quergeschnittene Stücke von diesen. Teilweise werden

es allerdings auch wohl Verbindungsfäden der Carpogone sein. Denn, wie die Teilfigur 45, in der das vegetative Gewebe nicht gezeichnet wurde, es veranschaulicht, lassen die sich auf diesen Stufen deutlich erkennen.

Außer dem Vorhandensein der Trichogyne veranlaßt mich das fernere Schicksal der jungen Frucht die dunklen Hyphenknäuel für Carpogone zu halten. Diese gehen nämlich genau wie bei Sphyridium alle bis auf ganz wenige, die sich zu askogenen Hyphen entwickeln, zugrunde. Zunächst sieht man von diesen Vorgängen allerdings gar nichts. Der noch immer von einem dichten Gonidienmantel umgebene Fruchtkörper wächst weiter heran, die Trichogyne verschwinden und die Carpogone zeigen noch keine Spur von Degeneration, sondern sie sind eher noch klarer differenziert als bisher. Wahrscheinlich hängt das damit zusammen, daß die Trichogyne nicht nur in ihren ins Freie ragenden Teilen, sondern auch soweit sie im Innern der Anlage verlaufen, absterben und so unsichtbar werden. Dadurch muß natürlich wenigstens ein Teil der Hyphen, die die scharfe Trennung der Carpogone früher verwischten, verschwinden. Ebenso werden die Verbindungsfäden jetzt blasser, wenn sie auch immer noch deutlich zu verfolgen sind. Auf eine Zeichnung dieses Zustandes glaubte ich, da er nichts wesentlich neues bietet, verzichten zu dürfen.

Interessanter werden die Dinge erst wieder, wenn die ersten Anzeichen des Degenerations- bzw. Auswachungsprozesses bemerkbar sind. Dies sieht man in der Fig. 46 eingetreten, die einen Ausschnitt aus einer Frucht, nur wenig kleiner als die in Fig. 47 gezeichnete, ohne das vegetative Gewebe, darstellt. Die Carpogone α , β und γ befinden sich in drei auf einander folgenden Stadien des Auswachsens, δ und ϵ sind noch vollständig unverändert, \mathfrak{f} zeigt die ersten Spuren der Degeneration, die bei \mathfrak{g} und \mathfrak{h} schon weiter vorgeschritten ist. Zum Verständnis der Figur muß noch hinzugefügt werden, daß die Hauptteile der Carpogone α und \mathfrak{f} in den Nebenschnitten liegen, und daß zwischen den Carpogonen die blassen Verbindungsfäden zu sehen sind, die gleichzeitig beweisen, daß es sich bei den Auswachungsäden nicht um solche Verbindungen handelt. Dies geht außerdem noch aus einem Vergleich der Nebenschnitte hervor, die zeigen, daß die Sprossungen frei im vegetativen Gewebe endigen. Es treiben also mehrere Carpogone aus ihren Askogonellen askogene Hyphen. Und zwar nicht höchstens zwei oder drei wie bei Sphyridium, sondern vielleicht die doppelte oder dreifache Zahl. Genau läßt sich das nicht feststellen, da sie sich nicht alle gleichzeitig zu entwickeln scheinen. Man findet

nämlich manchmal im selben Fruchtkörper einzelne, die erst eben angefangen zu sprossen, während andere schon ziemlich weit fortgeschritten sind. Jedenfalls sind es aber auch hier im Vergleich zu der großen Zahl der angelegten Carpogone nur sehr wenige, die sich weiter entwickeln. Dieser Umstand, in Verbindung mit dem, was über die trichogynartigen Bildungen gesagt wurde, macht es mir in hohem Grade glaubhaft, daß wir die dunklen Hyphenknäuel im jungen Fruchtkörper von Icmadophila als typische Carpogone anzusehen haben, über deren weiteres Schicksal das Eintreten oder das Ausbleiben einer Befruchtung durch Spermatien entscheidet. Wenn sie befruchtet sind, entwickeln sie sich weiter, wenn nicht, gehen sie zu grunde. Natürlich können später auch noch von den befruchteten einzelnen durch widrige Umstände degenerieren und so an der Schlauchbildung gehindert werden. In der Fig. 47 ist dann ein etwas älteres Stadium dargestellt. Der größte Teil der Frucht ist jetzt frei von Carpogonen, nur oben rechts und unten links liegen noch einige. Sie erscheinen noch ziemlich frisch, aber werden wohl auch später verschwinden, da der Fruchtkörper schon zu weit entwickelt ist, als daß man annehmen könnte, daß jetzt noch weitere Carpogone in die Sprossung einträten. Die askogenen Hyphen stellen dicke, dicht mit Plasma erfüllte und stark färbbare Hyphen dar. Auffällig ist, daß in ihrer Umgebung das vegetative Gewebe, das bisher immer noch einen ziemlich hohen Grad von Färbbarkeit besaß, jetzt ganz blaß und plasmaarm wird. Man hat den Eindruck, als ob alle in ihm enthaltenen Reservestoffe in die askogenen Hyphen gewandert wären. Diese wachsen jetzt, während die unbefruchteten Carpogone allmählich verschwinden, sich locker verzweigend dem Scheitel des Köpfchens zu. Gleichzeitig beginnt dort die erste Anlage der Paraphysen, indem die vegetativen Hyphen senkrecht nach oben strebende Fäden treiben, die die Algen auseinander drängen, wie das Reinke berichtet hat. Auch das spätere Wachstum des Fruchtkörpers und die Ausbreitung des Hymeniums hat er richtig und ausführlich geschildert und in seiner Fig. 39 dargestellt, so daß ich auf eine Wiederholung verzichten kann. Nur in bezug auf die Askusentwicklung muß ich bemerken, daß diese im Gegensatz zu Baeomyces und Sphyridium mit einem sogenannten „Pferdekopf“ beginnt, daß also der Askus aus der vorletzten Zelle der Traghyphe entsteht (s. Fig. 48).

Ich habe schon, als ich von der ersten Vorwölbung der Anlage über die Thallusoberfläche sprach (s. Fig. 42), angedeutet, daß manchmal ein etwas anderer Entwicklungsmodus eingeschlagen wird als der

eben vorgeführte. Ich sagte dort, daß die Vorwölbung dann beginnt, wenn die junge Frucht in dem lockeren Gewebe, in dem sie entsteht, keinen Platz mehr hat. Solange der Thallus sich über eine einigermaßen ebene Fläche hinzieht, wird dieser Zeitpunkt ungefähr immer im gleichen Stadium eintreten. Bei meinem Material war das aber durchaus nicht der Fall, denn ich hatte zur Untersuchung Thalli gewählt, die auf abgestorbenen Moospflanzen saßen und die ich im Zwischenflüthal im Berner Oberland gefunden hatte. Sie hatten den großen Vorteil, daß sich die Moose gut schneiden ließen, während dies an den Exemplaren, die man so häufig auf vermoderten Baumstümpfen findet, wegen der zahlreichen Sandkörner in ihrem Substrat große Schwierigkeiten macht. Da nun die Flechte die Zwischenräume zwischen den einzelnen Moosblättchen nicht vollständig gleichmäßig ausfüllt, sondern sie häufig nur locker überspinnt, so können die Fruchtkörper, wenn sie gerade über einer derartigen Höhlung zur Ausbildung kommen, sehr viel länger in den Thallus eingesenkt bleiben, als das normalerweise möglich ist. So ist z. B. in der Fig. 49 auf Taf. VII ein solcher abgebildet, der sich schon in dem Stadium befindet, wo die Carpogone bereits ihre Trichogyne verloren haben, und dessen Scheitel trotzdem noch mit der Thallusoberfläche fast in einer Ebene liegt. Da diese Bildungen immerhin ziemlich selten sind, habe ich ihren Entwicklungsgang nicht vollständig verfolgen können und kann deshalb nicht sagen, ob etwa die Vorwölbung so lange ausbleiben kann, bis das Hymenium angelegt wird. Ich halte das aber nicht für ausgeschlossen, weil ja das frühere oder spätere Eintreten der Vorstülpung offenbar nur eine Platzfrage ist. Auf die theoretische Bedeutung dieser Beobachtung werde ich in der abschließenden Zusammenfassung noch zu sprechen kommen.

Meine Bemerkung, daß ich an den Trichogynen von *Icmadophila* häufig Spermatien habe kleben sehen, könnte Verwunderung erregen, da Koerber¹⁾ ausdrücklich sagt, daß er bei dieser Flechte niemals Spermogonien gefunden habe. Ebenso macht auch Glück²⁾ darüber keine Angaben, woraus sich schließen läßt, daß auch in der übrigen Literatur sich solche nicht finden. Tatsächlich kamen aber bei meinem Material Spermogonien sehr reichlich vor, die auch alle in großer Menge Spermatien erzeugten. Ich habe, da dies nicht in den Bereich

1) Koerber, G. W., *Systema lichenum Germaniae*. Breslau 1855, pag. 151.

2) Glück, H., *Vergleichende Morphologie der Flechtnspermogonien*. Heidelberg 1899.

meines Themas gehörte, ihre Entwicklungsgeschichte nicht näher studiert, möchte aber doch wenigstens den Öffnungsvorgang eines reifen Spermogons kurz schildern, da er mir zu einem bisher unbekannten Typus zu gehören scheint. Es wird als kugeliger Komplex dicker stark färbbarer Hyphen in der Algenzone angelegt. Diese bekommen bald eine radiäre Anordnung, sie bilden sich zu Sterigmen um. Je mehr diese Umbildung fortschreitet und je stärker die Spermogonanlage heranwächst, desto mehr wölbt sie sich über die Thallusfläche empor, ganz ähnlich wie wir das bei den Fruchtanlagen gesehen haben. Schließlich bilden sie genau solche knopfförmigen Körper wie diese, mit denen sie auch darin übereinstimmen, daß sie von einem dichten Algenmantel umgeben sind. Beide unterscheiden sich nur dadurch, daß die einen viele Carpogone enthalten und die anderen ein Spermogon. Dieses ist jetzt dicht mit Spermatien erfüllt, seine Sterigmen sind aber nicht mehr genau auf das Zentrum der Kugel gerichtet, sondern auf einen mehr oberhalb gelegenen Punkt. Die Folge davon ist, daß die vom Scheitel nach unten wachsenden Sterigmen nur kümmerlich ausgebildet sind und auch gar keine Spermatien zu produzieren scheinen. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß an dieser Stelle durch Absterben der Wandpartien die Öffnung entsteht. Während aber bei den meisten Flechtenspermogonien das kleine so entstandene „ostiolum“ genügen muß, um die Spermatien zu entleeren, wird das hier auf weit rationellere Art erreicht. Das Spermogon behält nämlich, nachdem die Öffnung entstanden ist, nicht die Form einer Hohlkugel, sondern es wird durch Vordrängen der Innenwand nach außen und entsprechendes Auseinanderweichen der Seitenwände zu einer schwach konkaven Schüssel, auf der die Sterigmen fast parallel nebeneinander palissadenartig angeordnet sind (s. Fig. 50). Daß durch diesen Prozeß der Verbreitung der Spermatien in ausgezeichneter Weise Vorschub geleistet wird, ist zu klar, als daß ich darüber noch mehr zu sagen brauchte. Im Anschluß hieran will ich noch erwähnen, daß ich, allerdings sehr selten, höchst eigentümliche Gebilde von der in Fig. 51 abgebildeten Gestalt beobachtet habe. Es sind regelrechte Fruchtanlagen mit deutlichen Carpogonen, aber an einer Stelle liegt eine ebenso deutliche Anlage eines Spermogons. Ich habe diese „Zwitterbildungen“ zu spärlich angetroffen, als daß ich über ihre weitere Entwicklung etwas sicheres mitteilen könnte. Aber auch ohne das scheint mir die Beobachtung nicht unwichtig zu sein, was ich weiter unten noch näher begründen werde.

Allgemeines über *Baeomyces*, *Sphyridium* und *Icmadophila*.

Um die Frage nach dem morphologischen Wert des *Cladonia*-fruchtkörpers ist ja bekanntlich ein jahrzehntelanger heftiger Streit entstanden, der auch heute noch nicht völlig entschieden ist. Ich brauche auf die verschiedenen Kontroversen hier nicht einzugehen, da die Ansichten der einzelnen Autoren teils in Krabbes großer Monographie, teils in Baurs letzter Flechtenarbeit ausführlich dargestellt sind. Nur das zum Verständnis des Folgenden unbedingt Notwendige muß ich wiederholen.

Während sich bei den meisten Flechten ein rein vegetativer Thallus deutlich von den darauf sitzenden Fruchtkörpern unterscheiden läßt, ist dieser Gegensatz bei den Cladonien mehr oder weniger verwischt. Und zwar dadurch, daß scheinbar der vegetative Thallus immer mehr reduziert wird, und dafür der Fruchtkörper eine immer reichere Ausbildung erfährt. Das geht bei den strauchigen Formen soweit, daß scheinbar die ganze Flechte nur aus einem vielfach verästelten Fruchtkörper besteht, der sich mit einem dichten Algenmantel umgeben und so auch die Ernährungsfunktion des Thallus übernommen hat. Es fragt sich nun aber, ob diese merkwürdigen Fruchtkörper auch wirklich morphologisch den Fruchtkörpern anderer Flechten entsprechen. Die älteren Autoren haben das verneint. Sie sagten, die Cladonien besäßen zwei verschiedene Ausbildungen des Thallus, eine horizontale, wie die meisten übrigen Flechten und eine vertikale, den verästelten scheinbaren Fruchtkörper, den sie das Podetium nannten. Später ist dann Krabbe auf Grund sehr eingehender vergleichender Untersuchungen zu der anderen Auffassung gekommen. Er hielt es nach seinen Ergebnissen für erwiesen, daß auch die kompliziertesten Cladoniapodetien homolog den Apothecien anderer Flechten seien. Darauf hat die Frage, wenigstens was ihre experimentelle Bearbeitung anbelangt, lange Zeit geruht, bis sie durch die Beobachtungen Baurs¹⁾ an *Cladonia pyxidata* wieder erneutes Interesse bekam. Er hat nachgewiesen, daß hier das Podetium rein thallöser Natur ist, und daß erst an diesem sich die Apothecien aus typischen Carpogonen entwickeln. Er kommt deshalb zu dem Schluß, daß die Krabbesche Auffassung, das ganze Cladoniapodetium sei als ein einziger Fruchtkörper anzusehen, unhaltbar ist. Nach ihm ist Gertrud Wolff²⁾ für *Cladonia gracilis*, *degenerans* und

1) Baur, E., Untersuchungen etc. Bot. Ztg. 1904, pag. 20.

2) Wolff, G. P., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien. Flora 1905, Ergänzungsband, pag. 44.

furcata zu denselben Resultaten gekommen. Beide Autoren mußten aber die Frage offen lassen, ob nicht vielleicht wenigstens phylogenetisch das *Cladoniapodetium* einem Fruchtkörper entspräche. Mit anderen Worten, es blieb die Möglichkeit, daß das Podetium sich allmählich durch die Streckung des sogenannten excipulum proprium einer ursprünglich sitzenden Frucht — also des schüsselförmigen Gebildes, das beim typischen Apothecium dem Thallus direkt aufliegt und das Hymenium in sich birgt — herausgebildet habe. Hier sollten meine Beobachtungen einsetzen und zu zeigen versuchen, ob etwa bei dieser oder jener Flechte Hinweise auf eine derartige Entwicklung aufzufinden sind. *Baeomyces*, *Sphyridium* und *Icmadophila* schienen mir dafür geeignete Objekte zu sein, weil sie fast allgemein an den Anfang der Cladonienserie gestellt werden und man unter diesen noch am ehesten Vertreter eines phylogenetisch älteren Typus anzutreffen hoffen durfte. Ich bin absichtlich bei der Schilderung der einzelnen Formen auf diese Fragen nicht eingegangen, um jetzt am Schlusse alles im Zusammenhange besprechen zu können.

Es dürfte zweckmäßig sein, die wichtigsten hierauf bezüglichen Resultate noch einmal kurz nebeneinander zu stellen. Wir sahen, daß bei *Baeomyces* die Anlage der Frucht ganz tief in der Markschicht entsteht, daß sie sich sehr bald — noch innerhalb des Thallus — in Paraphysen und askogene Hyphen differenziert, ohne vorher Carpogone zu bilden. Bei *Sphyridium* dagegen wird durch Sprossungen der äußersten Rinden- und Gonidienschichten ein rein thallöses Köpfchen gebildet und erst, wenn dieses eine gewisse Größe erreicht hat, entstehen generative Hyphen, die zu reduzierten Carpogonen auswachsen, und von denen sich nur einige weiter entwickeln, während gleichzeitig die ersten Paraphysen entstehen. Bei *Icmadophila* endlich sind die ersten Stadien ganz ähnlich wie bei *Baeomyces*, aber die generativen Hyphen sprossen zu typischen Carpogonen aus, von denen wie bei *Sphyridium* nur einzelne zu askogenen Hyphen werden. Auch hier beginnt genau wie dort erst jetzt die Paraphysenbildung. Danach ist es zunächst deutlich, daß der Hymeniumträger von *Baeomyces* nichts weiter ist, als der verlängerte untere Teil der Frucht selbst. Ebenso klar ist es andererseits, daß *Sphyridium* ein, wenn auch sehr kleines, Podetium besitzt. Komplizierter liegen dagegen die Verhältnisse für *Icmadophila*, weil diese offenbar eine Mittelstellung zwischen den beiden anderen Typen einnimmt. Man könnte sagen, der Hymeniumträger von *Icmadophila* ist ein Podetium, denn es wird, wie bei *Sphyridium* erst ein sekundärer Sproß gebildet und auf diesem entstehen die Carpogone.

Zu der Auffassung ist auch Reinke gekommen, allerdings nicht durch die Beobachtung der Carpogone, sondern weil er ein von Algen umhülltes Thalluskorn sich emporwölben sah, an dessen Spitze dann das Hymenium angelegt wurde. Im Widerspruch mit dieser Deutung scheint nun die Tatsache zu stehen, daß wir bei Icmadophila die Anfänge der generativen Hyphen, wie bei Baeomyces, schon konstatieren können, wenn die Anlage noch tief im Thallus steckt. Aber man darf nicht vergessen, daß die generativen Hyphen in der jungen Anlage von Baeomyces offenbar denen von Icmadophila nicht gleichwertig sind. Wir mußten ja annehmen, daß bei dem apogamen Baeomyces ein nicht mehr als Sexualorgan funktionierendes Askogon an die Stelle eines ehemaligen Carpogons getreten ist, das seinen Platz in der noch tief im Thallus steckenden Fruchtanlage hatte. Die Hyphen, die sich aus diesem Askogon entwickeln, können wir also nur mit den Hyphen, die aus den Carpogonen von Icmadophila entstehen, in Parallelle stellen. Die dunklen Hyphen dagegen, die der Carpogonbildung bei Icmadophila vorangehen, haben kein Homologon bei Baeomyces. Man kann sie höchstens vergleichen mit den Primordialhyphen der Carpogone bei Usnea, die ja auch schon eine Zeitlang vor der Carpogonbildung vorhanden sind, und aus denen ebenfalls durch Sprossung die Carpogone entstehen. Ein weiterer Einwand gegen die Podetiumnatur der Icmadophilafruchtträger scheint in der Tatsache zu liegen, daß diese nicht selten samt ihren Carpogonen in den Thallus eingesenkt liegen. Aber auch hier kann es bei näherer Betrachtung nicht zweifelhaft sein, daß man einen Sproß zweiter Ordnung vor sich hat. Das Entscheidende ist hier wie bei Sphyridium, daß in diesem Gebilde eine größere Anzahl potentieller Früchte entstehen. Daß der Sproß manchmal nicht äußerlich als solcher hervortritt, kommt erst in zweiter Linie in Betracht, wird doch z. B. niemand daran zweifeln, daß die eingesenkten Knospen von Robinia zum Sproß $n +$ erster und nicht zu dem n ter Ordnung gehören. Eine wichtige Stütze der hier vorgetragenen Ansicht scheint mir endlich in dem Vorkommen von Podetien, die gleichzeitig Carpogone und Spermogonien tragen, zu liegen. Krabbe hat allerdings seiner Theorie, daß das ganze Cladoniapodetium homolog einer Frucht etwa von Parmelia sei, zuliebe solche Gebilde, die sich bei den Cladonien sehr häufig finden, „heterospore Fruchtkörper“ genannt, also Früchte, die zugleich Schlauchfasern und Konidien, wie er sagt, produzieren¹⁾.

1) Krabbe, G., Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia. Leipzig 1891, pag. 104.

Demgegenüber hat schon Reinke¹⁾ darauf hingewiesen, daß das „sehr auffallende, einzig dastehende Gebilde wären“, und daß die andere Auffassung „entschieden den Vorzug größerer Natürlichkeit und Einfachheit“ besäße.

Ich komme nun zu der Frage, ob sich diese Ergebnisse für die Phylogenie der Cladonien verwerten lassen. Es könnte verlockend erscheinen zu sagen, ja *Baeomyces*, *Icmadophila* und *Sphyridium* stellen drei Stufen der Podetumbildung dar: die erste besitzt ein deutliches verlängertes excipulum proprium, die zweite ein Mittelding zwischen einem solchen und einem Podetium und die dritte ein typisches Podetium. Bei näherer Überlegung liegen die Dinge aber nicht ganz so einfach. Zwar erscheint es wohl möglich, daß sich *Baeomyces*-ähnliche Formen, aber mit noch funktionierenden Carpogonen, zu Flechten vom *Icmadophilatyp* entwickeln können. Auch ist es vielleicht denkbar, daß aus einer *Icmadophila* ein *Sphyridium* wird. Aber der wesentliche Unterschied in der Askusentwicklung zwischen *Baeomyces* und *Icmadophila* läßt den Wert derartiger Kombinationen wieder sehr zweifelhaft erscheinen. Noch schwieriger ist es, von den genannten Formen die eigentlichen Cladonien abzuleiten. Denn soweit wir bisher wissen, werden bei diesen die Carpogone ganz getrennt angelegt und stehen niemals mit einander in Zusammenhang, wie das für *Icmadophila* ganz sicher, für *Sphyridium* im höchsten Grade wahrscheinlich ist. Ich glaube deshalb, daß wir keine der drei Formen als die direkten, auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen gebliebenen Vorläufer der Cladonien anzusehen haben. Wenigstens der Cladonien, die wie *Cl. pyxidata* reich ausgestaltete Podetien besitzen, an deren letzten Verzweigungen dann die Karpogone einzeln angelegt werden. Vertreter dieser Gruppe allein sind bisher von Baur und Wolff untersucht worden. Nun unterscheidet aber Krabbe von diesen andere, die nur kleine unscheinbare Hymeniumträger haben, bei denen, z. B. bei *Cl. alcicornis*, die generativen Hyphen oft schon differenziert werden, wenn die Anlage noch ganz im Thallus steckt. An der Richtigkeit dieser Krabbeschen Beobachtung an und für sich ist wohl nicht zu zweifeln, denn bei allen Nachprüfungen seiner Angaben hat sich noch immer ergeben, daß er das, was er mit seinen Mitteln sehen konnte, auch tatsächlich richtig gesehen hat. Und wenn er bei der Deutung seiner Ergebnisse irrte, so lag das nicht an mangelhafter Untersuchung, sondern an einem einseitigen Vorurteil, in dem

1) Reinke, J., Abhandlungen über Flechten I. Jahrb. f. wissensch. Botanik, Bd. XXVI, pag. 25.

er von Anfang an befangen war. Eine solche falsche Deutung scheint mir nun auch bei seinen Vorstellungen von dem Zusammenhang der beiden großen Gruppen der Cladonien eine Rolle zu spielen. Er sagt nämlich¹⁾: „Was nun die phylogenetische Beziehung dieser beiden Klassen von Fruchtkörpern betrifft, so halte ich es für eine sicher gestellte Tatsache, daß die Fruchtkörper mit späterer Differenzierung und reicher äußerer Gliederung sich nach und nach aus einfach gestalteten, gleich bei der Anlage sich differenzierenden Formen herausgebildet haben“. Wenn dies wirklich so wäre, so müßten meines Erachtens auch bei den kompliziertesten Podetien der verzweigten Cladonienformen

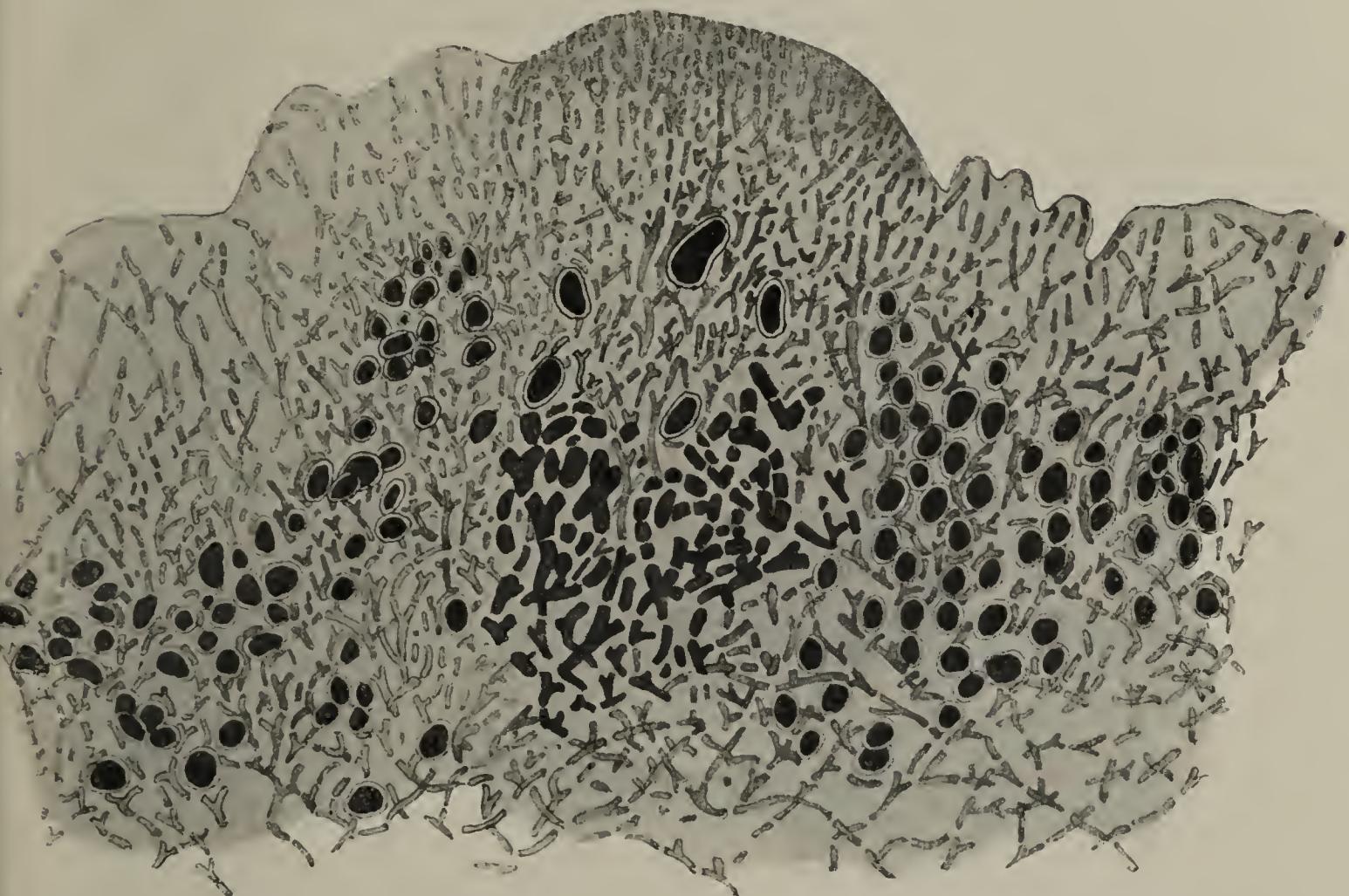


Fig. 3. Längsschnitt durch eine ganz junge Fruchtanlage von *Cladonia alcicornis*.
Nach Krabbe.

alle Karpogone von einer bestimmten Stelle her sich entwickeln und alle müßten in genetischem Zusammenhang stehen, wie das bei *Sphyridium* und *Icmadophila* tatsächlich der Fall ist. Denn nur dann wäre es verständlich, wie sich die zahlreichen Karpogone aus einer einzigen Fruchtanlage allmählich entwickeln konnten. Ich glaube deshalb, daß zwischen der *pyxidata*- und der *alcicornis*-Gruppe ebensowenig nahe verwandtschaftliche Beziehungen bestehen, wie zwischen der ersten und den von mir untersuchten Formen. Dagegen scheint es mir sehr

1) Krabbe, G., *Cladonia*, pag. 133.

viel denkbarer, daß die alcicornis-Gruppe mit den Sphyridium, Baeomyces und Icmadophila in ziemlich engem Zusammenhang steht. Es müßten aber zunächst die alcicornis-Formen noch einmal gründlich untersucht werden und außerdem viele von den Baeomyces usw. äußerlich ähnlichen Flechten, ehe sich hierüber etwas positives vorbringen läßt. Doch scheint es mir im Anschluß hieran wenigstens nützlich, auf die große Ähnlichkeit der Anfangsstadien der Früchte von *Cladonia alcicornis* (s. Textfigur 3) und von *Baeomyces* (s. Taf. III Fig. 17) hinzuweisen.

Wichtigste Ergebnisse.

1. Bei *Usnea* werden in einem Hohlraume der Rinde mehrere Carpogone mit Trichogynen angelegt. Alle bis auf eine gehen zu grunde, und diese bildet aus ihren Askogonellen oder wenigstens aus solchen, die sich weder durch Färbung noch durch Gestalt von den eigentlich askuserzeugenden unterscheiden, das Subhymenium. Das Hypothecium ist ein rein vegetatives Erzeugnis der Rinde. Spermogonien sind zahlreich vorhanden. Die Asci entstehen aus der vorletzten Zelle der Traghyphe.
2. *Baeomyces* ist höchstwahrscheinlich apogam. Carpogone mit Trichogynen waren nicht aufzufinden. Trotzdem ist auch hier askogenes und paraphysogenes Gewebe schon von ganz jungen Stadien der Fruchtkörperbildung an streng getrennt. Spermogonien sind außerordentlich selten. Die Asci entstehen aus der letzten Zelle der Traghyphe.
3. Bei *Sphyridium* und *Icmadophila* werden zahlreiche Carpogone angelegt, die bei *Icmadophila* typische Trichogyne tragen, während diese bei *Sphyridium* mehr oder weniger reduziert zu sein scheinen. Bei beiden entwickeln sich nur ganz wenige von den Carpogonen zu askogenen Hyphen weiter. Spermogonien sind bei *Sphyridium* selten, bei *Icmadophila* zahlreich und durch einen eigentümlichen Öffnungsvorgang ausgezeichnet. Die Asci entstehen bei *Sphyridium* aus der letzten, bei *Icmadophila* aus der vorletzten Zelle der Traghyphe.
4. Bei *Baeomyces* stellt der Stiel des Fruchtkörpers ein verlängertes excipulum proprium dar, bei *Icmadophila* ein Mittelding zwischen einem solchen und einem Podetium und bei *Sphyridium* ein kleines, aber typisches Podetium.

Figurenerklärung.

Die Figuren wurden in ihren gröberen Verhältnissen und soweit möglich auch in den Einzelheiten mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen. — Es wurden Zeißeche Apochromat-Objektive und Kompensationsokulare verwendet.

Fig. 1—16. *Usnea barbata*.

- Fig. 1 Taf. I. Schnitt durch die Rinde mit den Primordialhyphen der Carpogone. 700.
 Fig. 2 u. 3 Taf. I. Auftreten des Hohlraums, an dessen Wandung die Carpogone ausgebildet werden. 700.
 Fig. 4 Taf. I. Schnitt durch die Wandung des Hohlraums mit mehreren Trichogyne treibenden Carpogonen. 700.
 Fig. 5 Taf. I. Einzelnes Carpogon mit über die Oberfläche ragender Trichogyne. 1100.
 Fig. 6 Taf. I. Ein Carpogon beginnt auszuwachsen, daneben ein degeneriertes. 700.
 Fig. 7 u. 8 Taf. I. Weitere Stadien des Auswachsens, nur der Hohlraum gezeichnet. 700.
 Fig. 9 Taf. I. Bildung des Subhymeniums. 350.
 Fig. 10 Taf. I. Anormaler Hohlraum ohne Carpogone und Subhymenium. 350.
 Fig. 11 u. 12 Taf. II. Beginn der Paraphysenbildung und Aufbrechen der Frucht. 350.
 Fig. 13 u. 14 Taf. II. Weitere Ausbildung der Paraphysen, in 14 Flächenausbreitung der askogenen Hyphen. 175.
 Fig. 15 Taf. II. Flächenschnitt durch ein Apothecium vom Stadium der Fig. 14, die Ausbreitung der askogenen Hyphen zeigend. 350.
 Fig. 16 Taf. II. Schnitt durch ein reifes Apothecium, die Askusentwicklung zeigend. 875.

Fig. 17—24. *Baeomyces roseus*.

- Fig. 17 Taf. III u. 18 Taf. II. Ausbildung des vegetativen Knäuels mit den Anfängen der generativen Hyphen. In Fig. 18 der umgebende Thallus fortgelassen. 700.
 Fig. 19 Taf. III. Entstehung der Paraphysen und Durchbrechung des Thallus. 350.
 Fig. 20 Taf. III. Die Anlage wölbt sich über die Thallusfläche hinaus. Oben Verzweigung der askogenen Hyphen. Im Grunde Reste von solchen, die abgestorben sind. 250.
 Fig. 21 Taf. III. Entstehung der ersten Asc. 250.
 Fig. 22 u. 23 Taf. III. Weitere Stadien des reifen Fruchtkörpers. 85.
 Fig. 24 Taf. III. Askusentwicklung nach einem Quetschpräparat. 700.

Fig. 25—38. *Sphyridium byssoides*.

- Fig. 25 Taf. III u. 26 Taf. IV. Entstehung des vegetativen Podetiums. 700.
 Fig. 27 Taf. IV. Auftreten der generativen Hyphen. 350.
 Fig. 28 Taf. IV. Ausbildung der Carpogone. 350.
 Fig. 29 Taf. IV. Carpogonausbildung fertig. 175.
 Fig. 30 Taf. IV. Einzelnes Carpogon. 700.

Fig. 31 Taf. V. Ein auswachsendes und mehrere degenerierende Carpogone. 350.
 Fig. 32 Taf. V. Ein auswachsendes und ein degenerierendes Carpogon, stärker vergrößert. 700.

Fig. 33 u. 34 Taf. IV. Askusentwicklung nach Quetschpräparaten. 700.

Fig. 35—37 Taf. V. Verzweigungsstadien. Fig. 35 u. 36 Vergr. 80, Fig. 37 Vergr. 40.

Fig. 38 Taf. V. Ein Podetium vom „carneum“-Typ. 80.

Fig. 30—51. *Icmadophila aeruginosa*.

Fig. 39—41 Taf. V. Entwicklung des vegetativen Knäuels und Auftreten der generativen Hyphen. 700.

Fig. 42 Taf. VI. Ausbildung der Carpogone und Vorwölbung über den Thallus. 350.

Fig. 43 Taf. VI. Auftreten der Trichogyne. 250.

Fig. 44 Taf. VI. Einzelnes Carpogon mit Trichogyne und Spermatien. 700.

Fig. 45 Taf. VI. Mehrere Carpogone mit ihren Verbindungsfäden. 700.

Fig. 46 Taf. VI. Mehrere, teils auswachsende, teils degenerierende Carpogone. Erklärung im Text. Bei Fig. 45 u. 46 wurde das vegetative Gewebe nicht gezeichnet. 700.

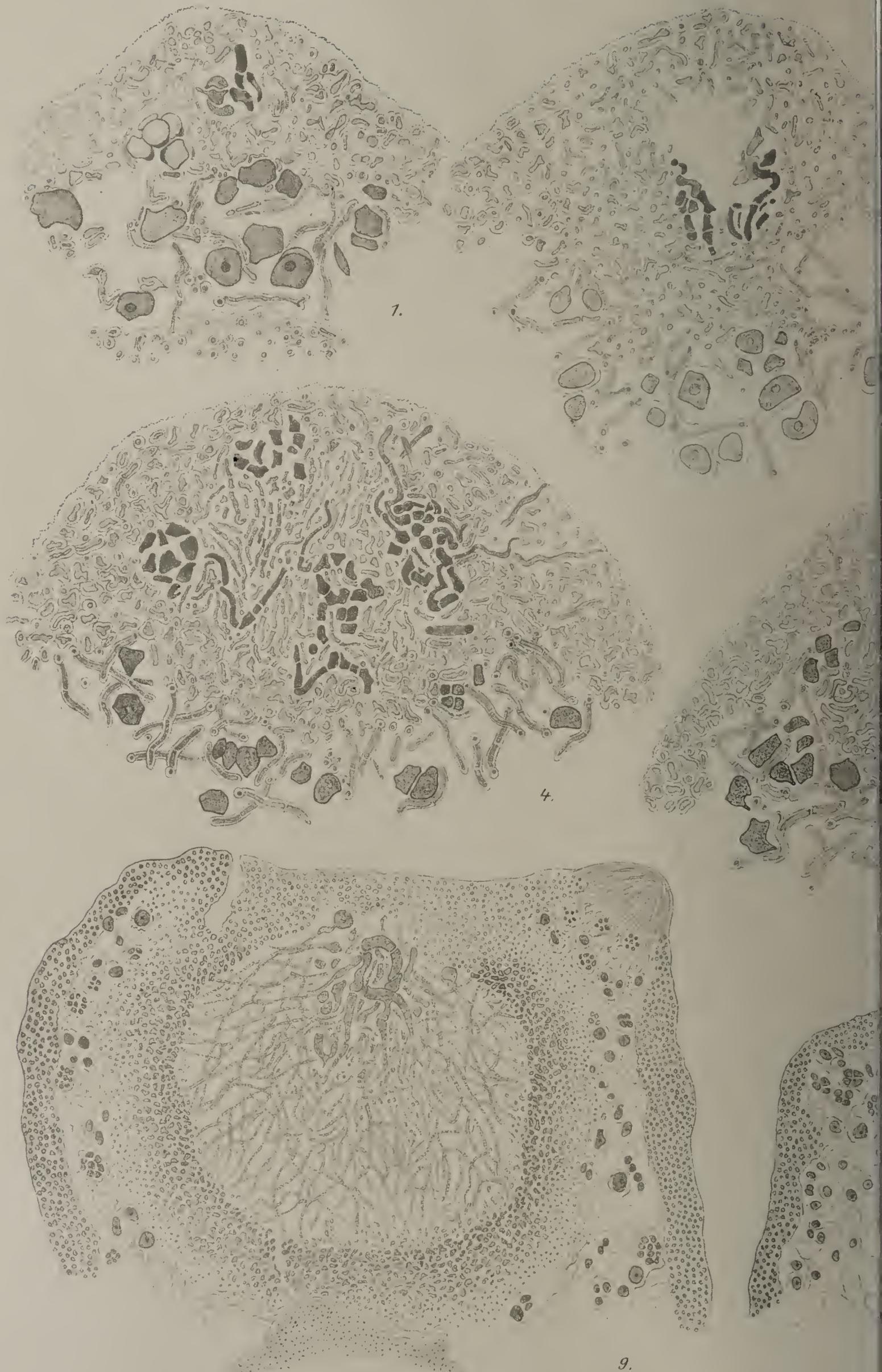
Fig. 47 Taf. VI. Podetium mit askogenen Hyphen. 250.

Fig. 48 Taf. VI. Askusentwicklung. 875.

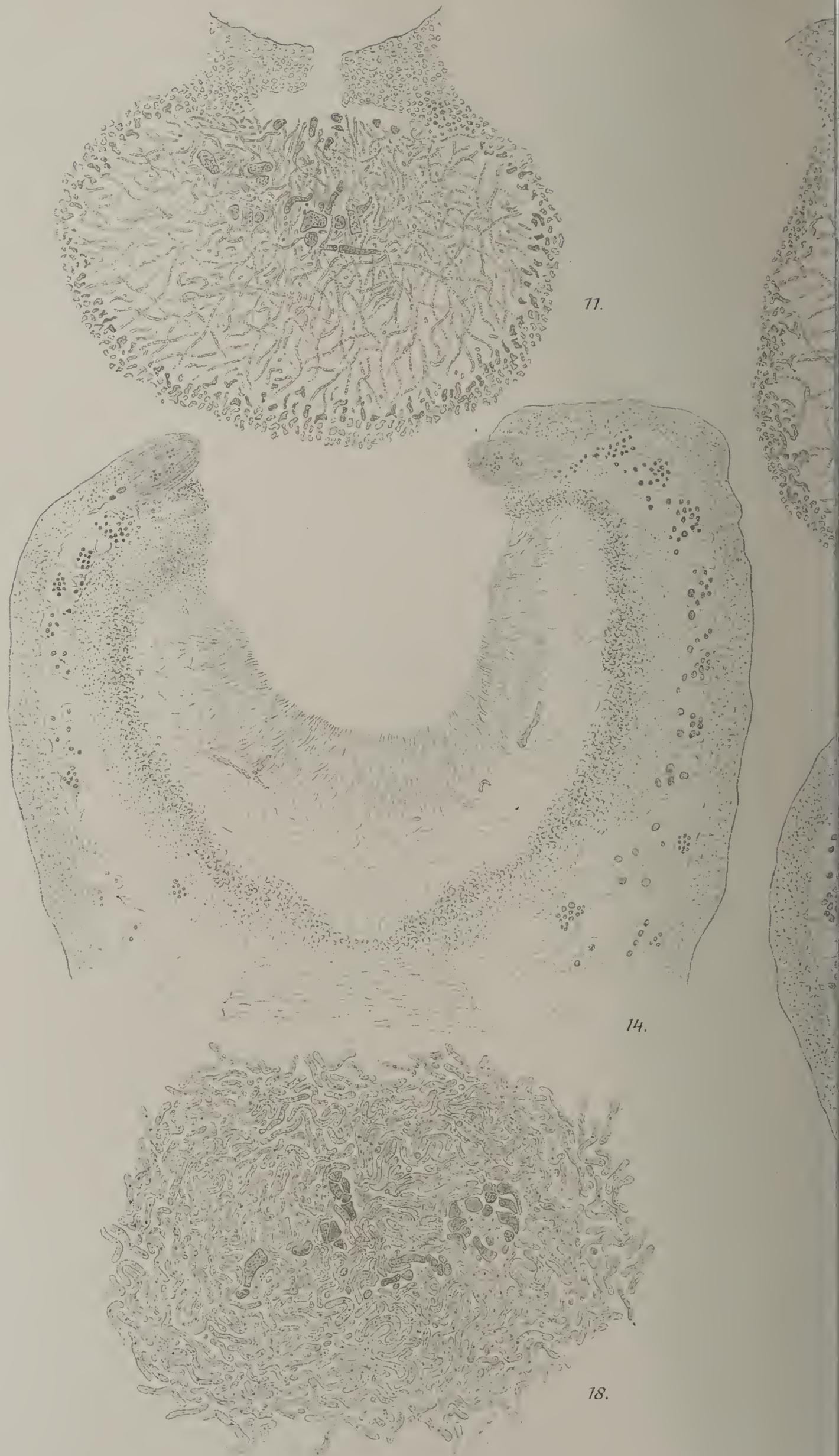
Fig. 49 Taf. VII. Eingesenktes Podetium. 175.

Fig. 50 Taf. VII. Reifes Spermogon. 175.

Fig. 51 Taf. VII. Podetium mit Carpogonen und Spermogon. 175.

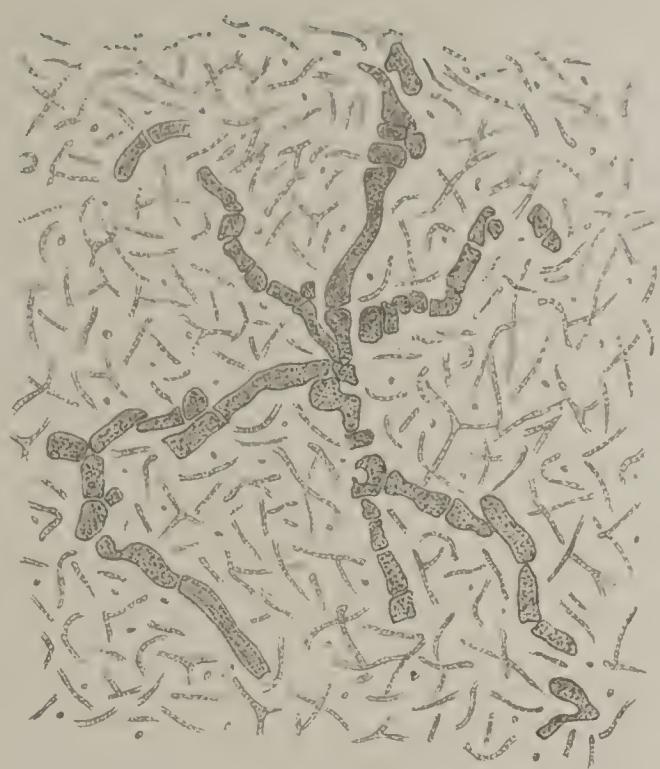








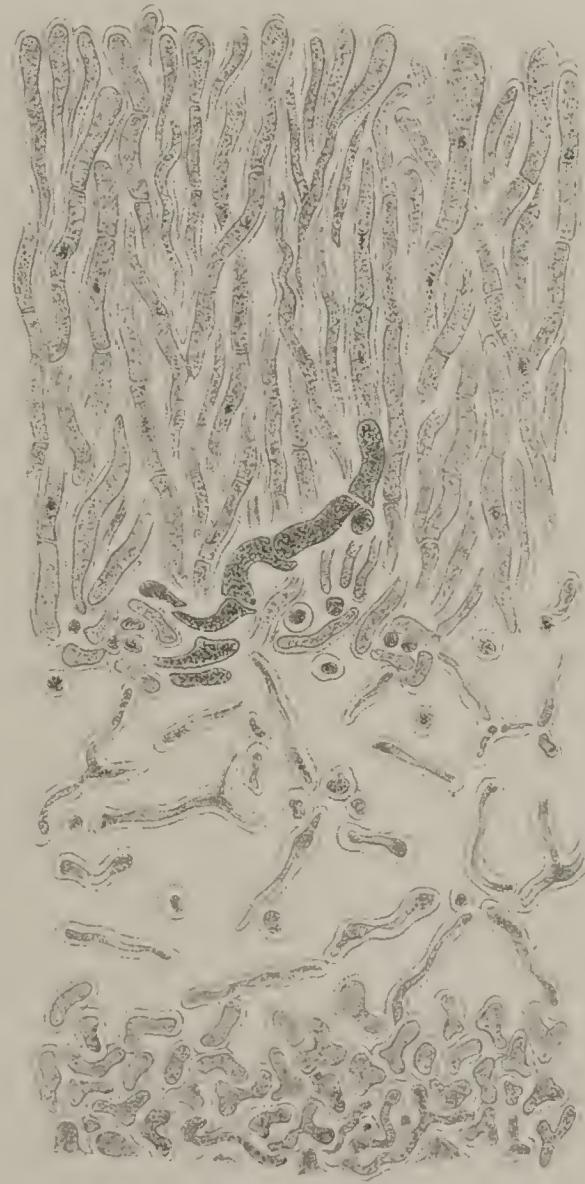
12.



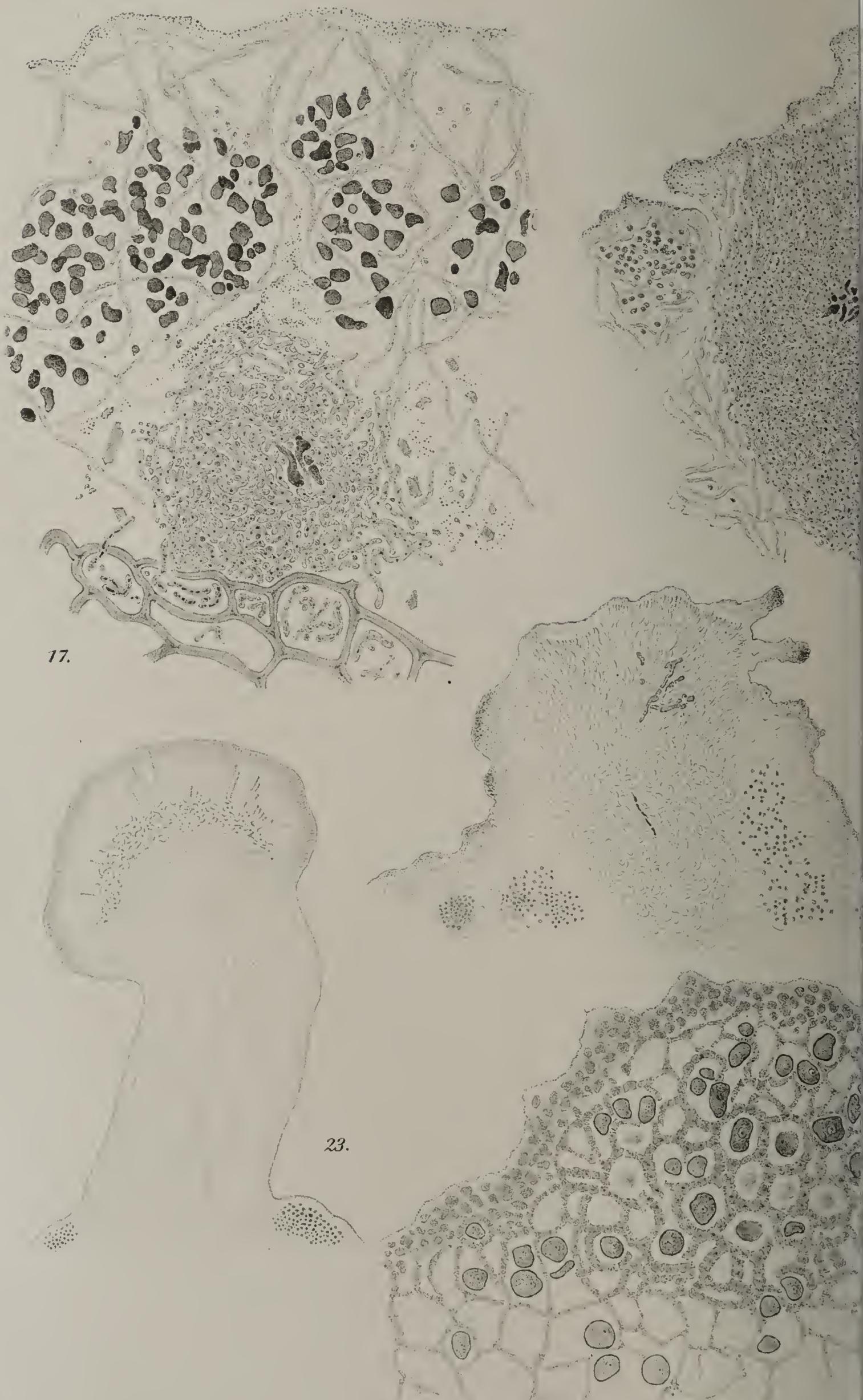
15.



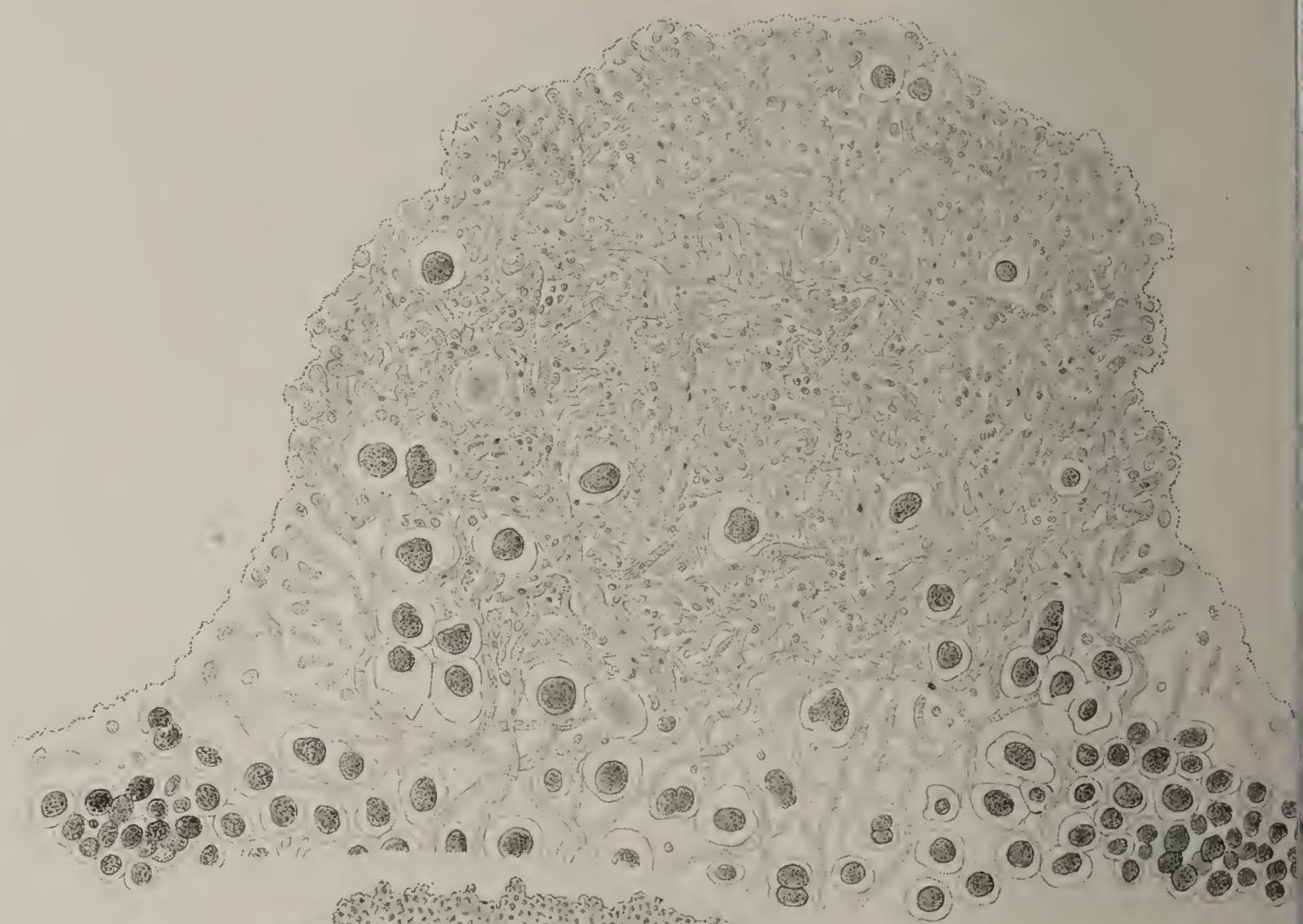
13.



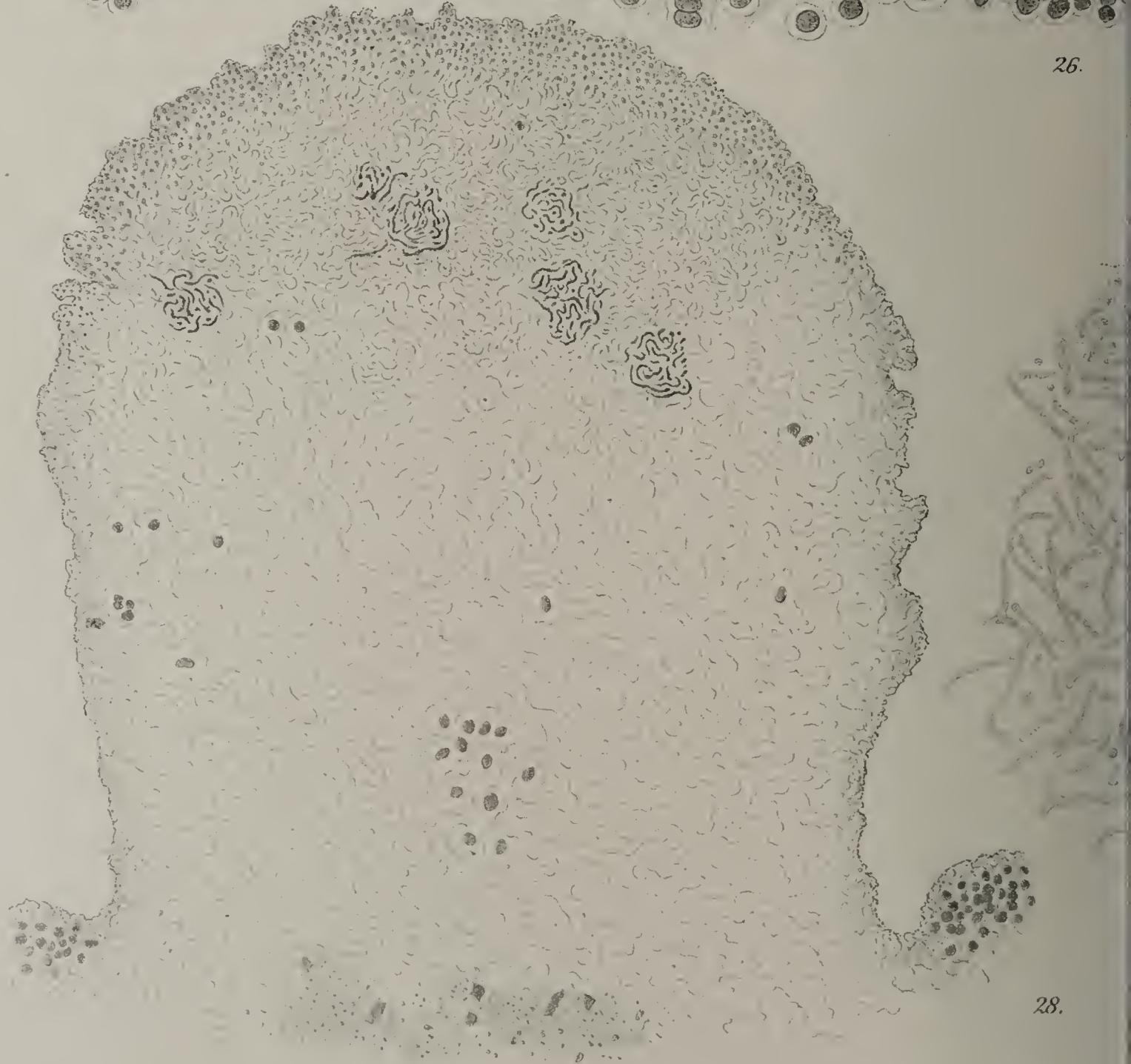
16.



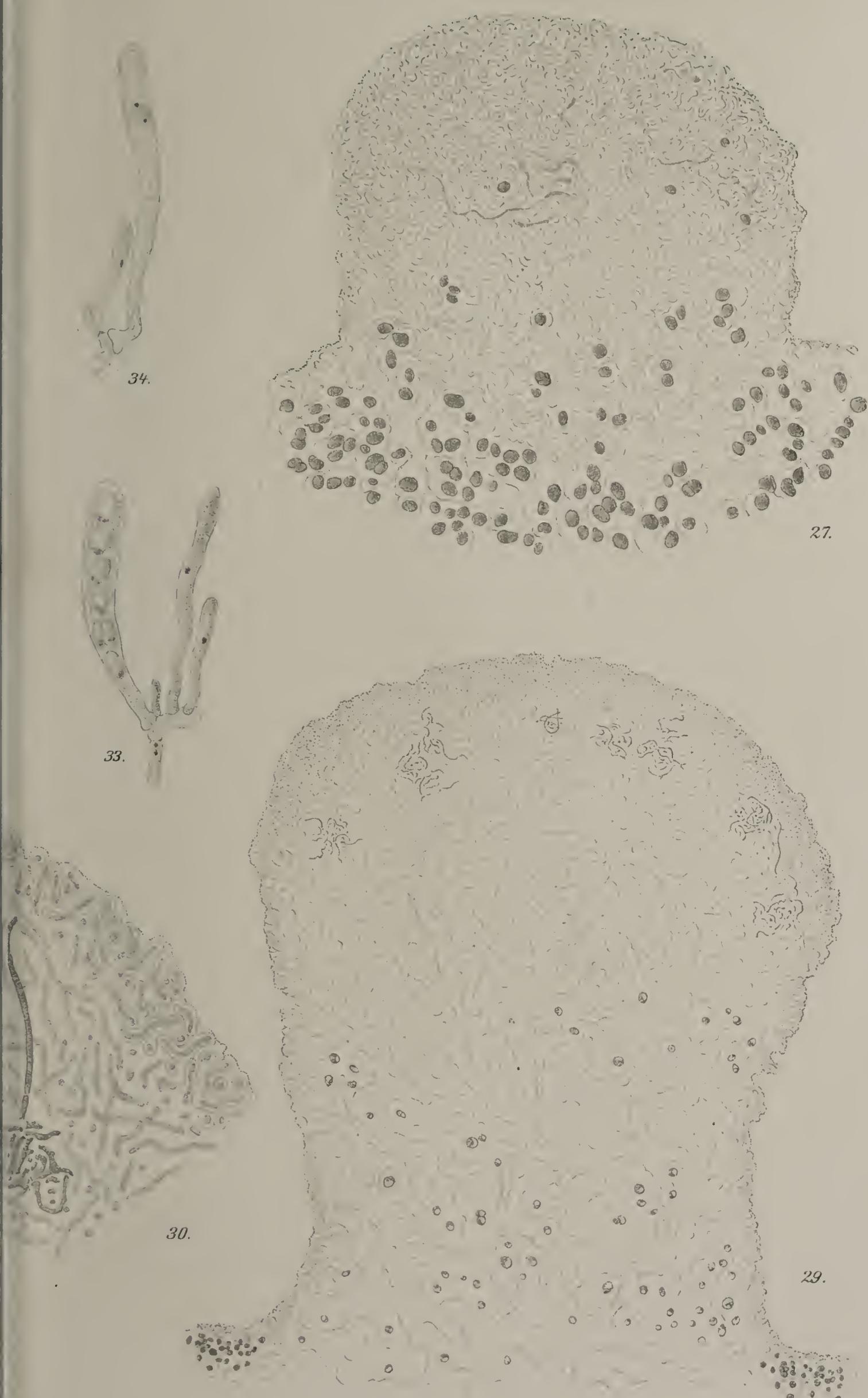


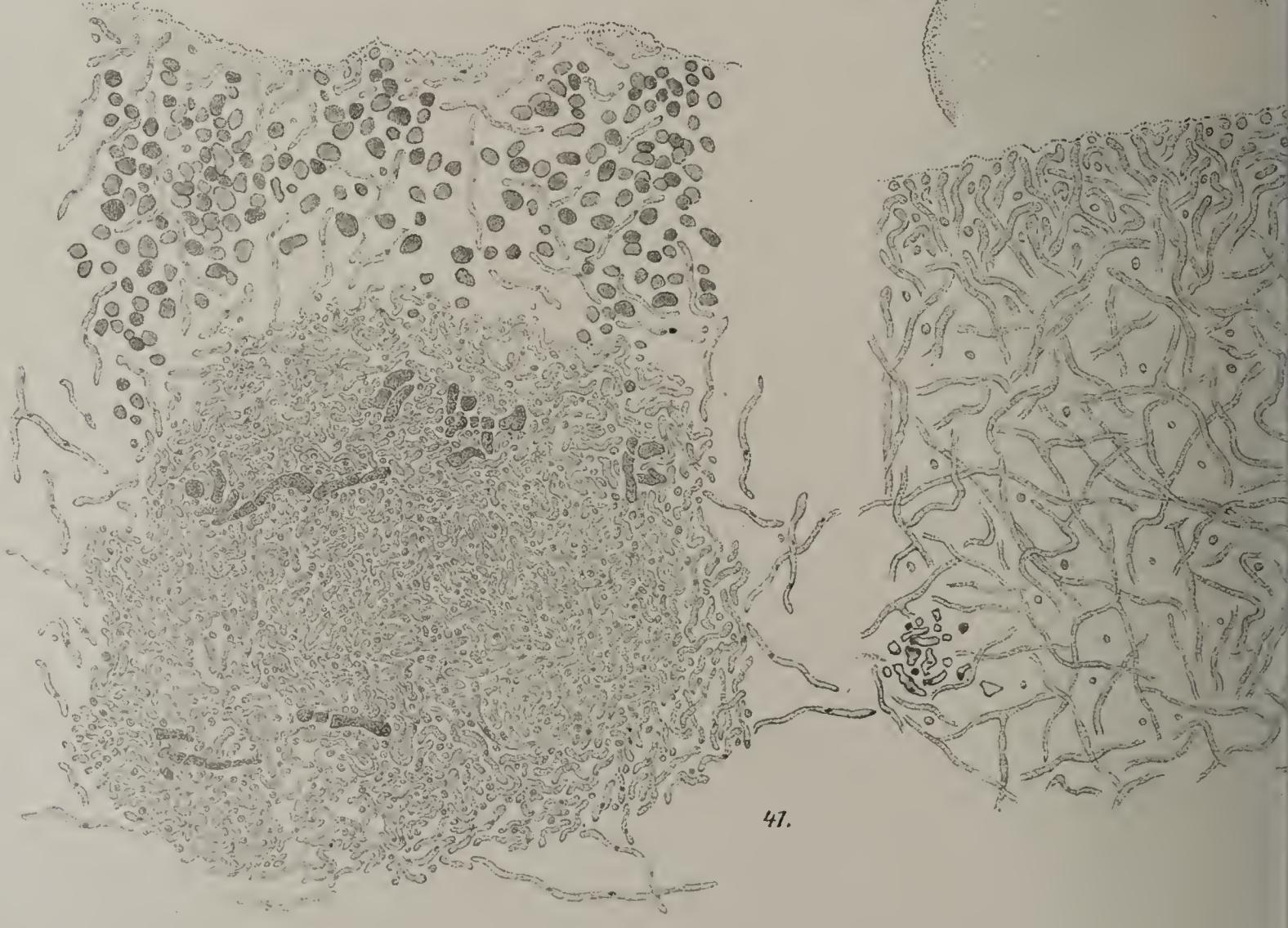
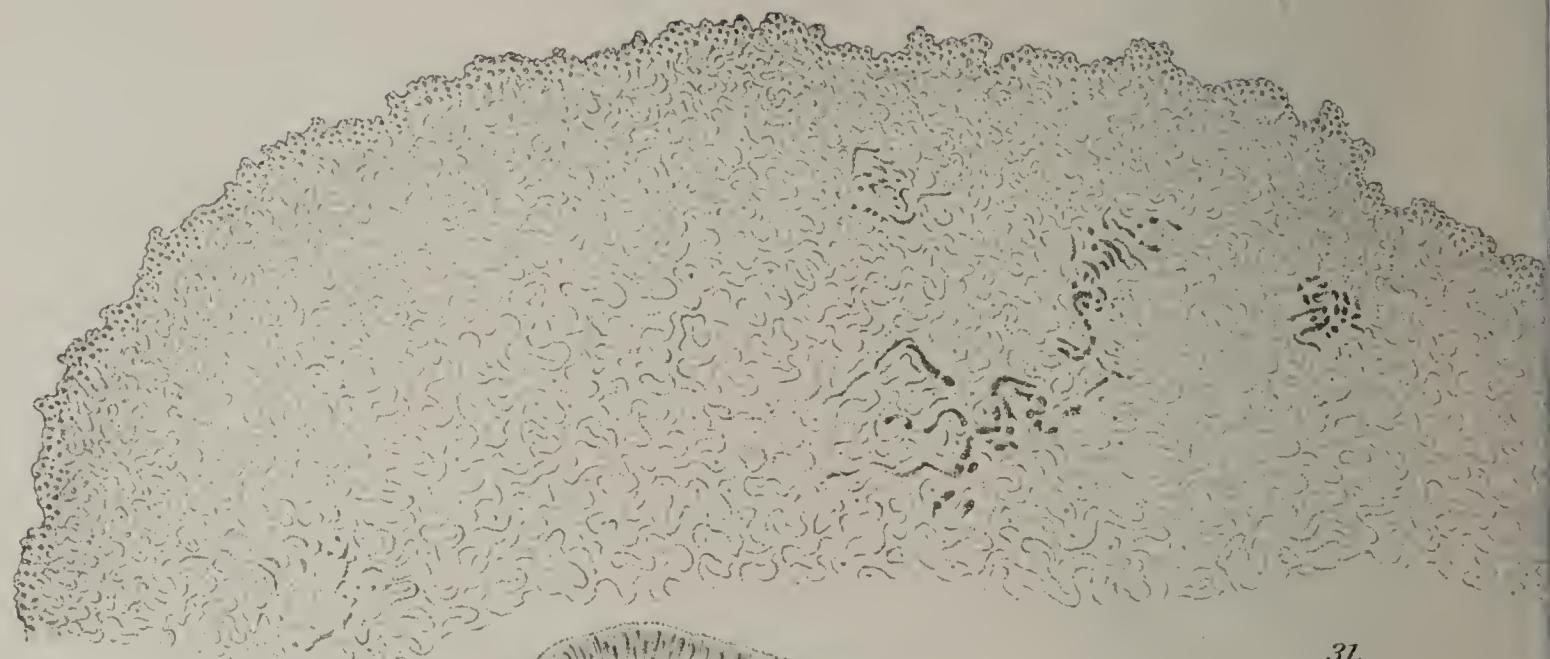


26.



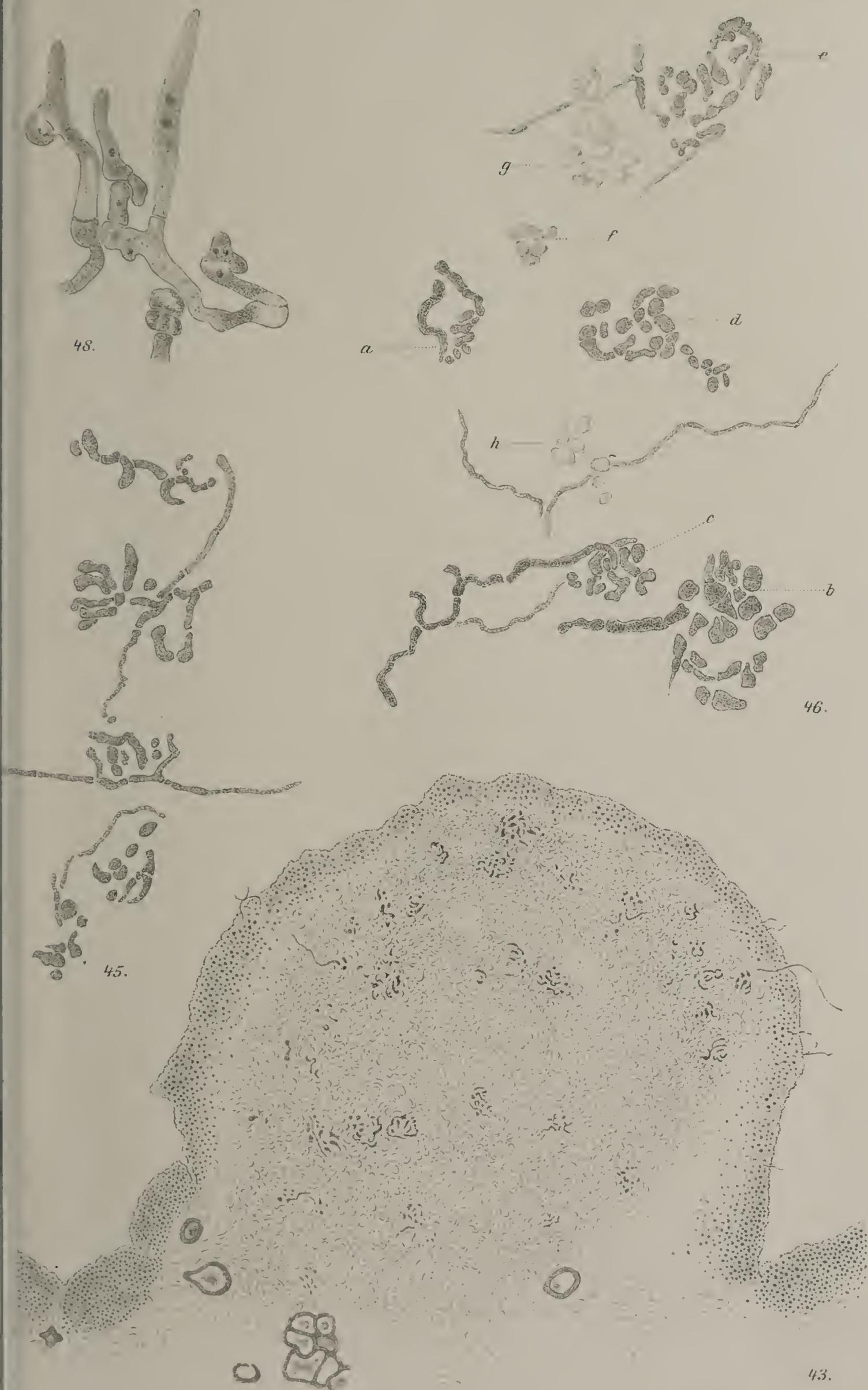
28.

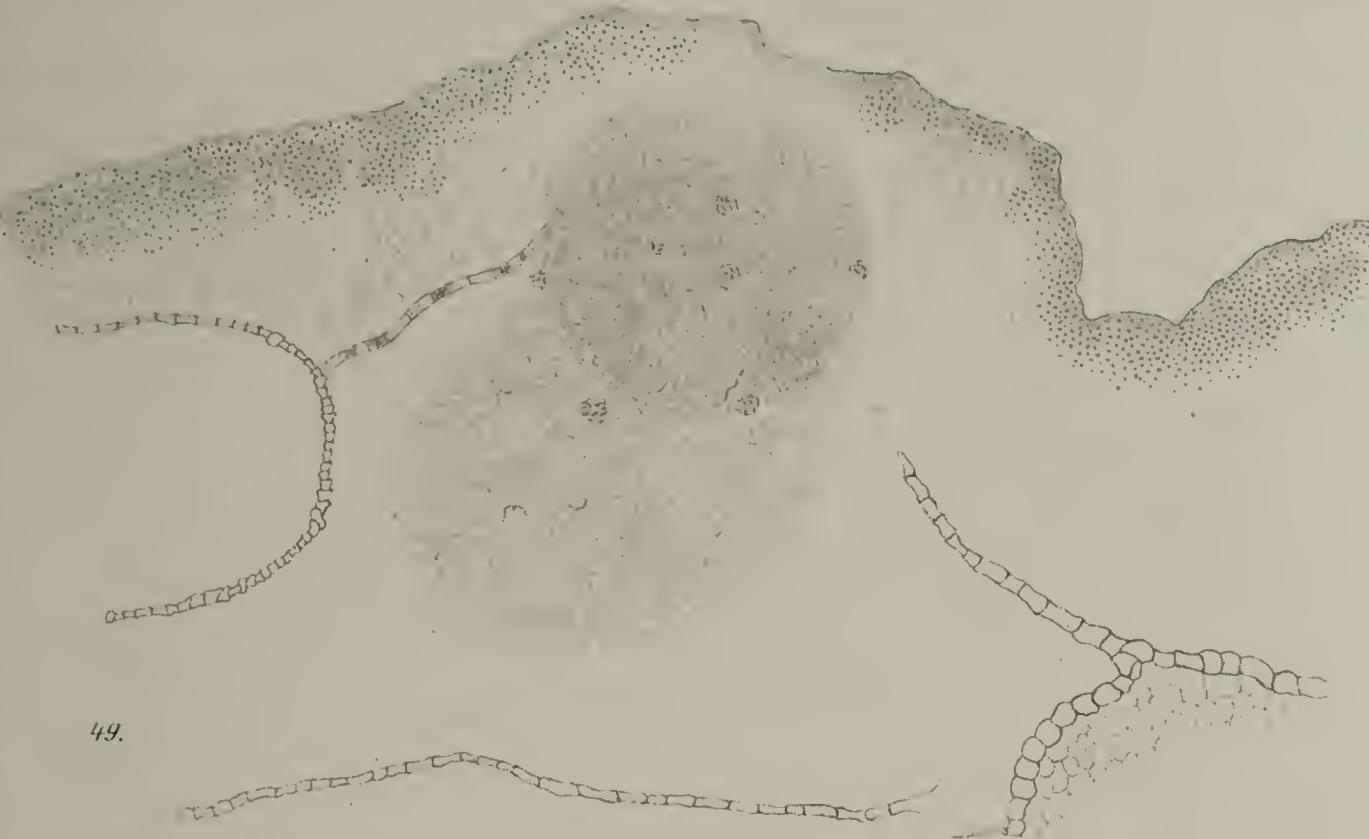




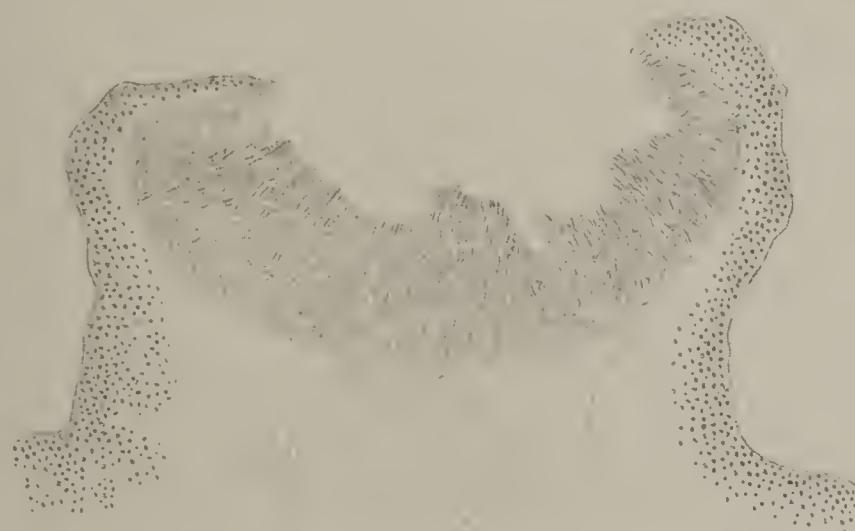




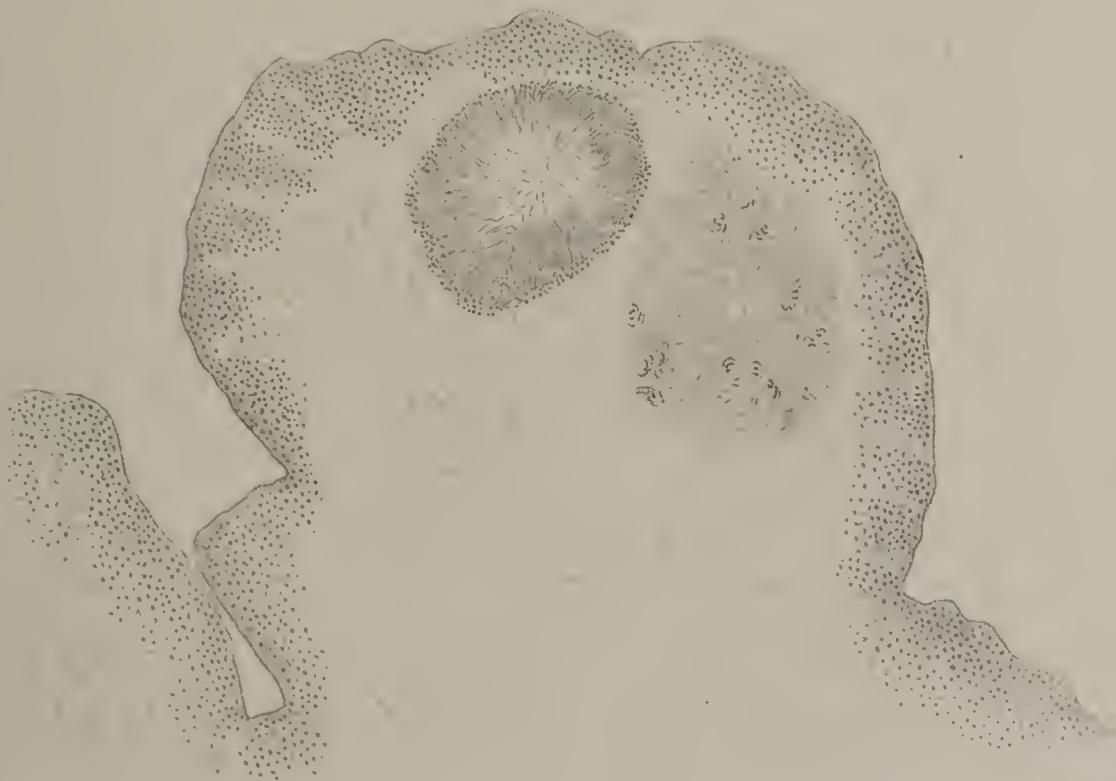




49.



50.



51.