

## Zur Soredienbildung.

Von Georg Bitter.

Seit der Veröffentlichung meiner beiden letzten größeren Flechtenarbeiten,<sup>1)</sup> die neben anderen Fragen auch die Soredienbildung behandelten, sind einige Mitteilungen erschienen, denen gegenüber eine abermalige Festsetzung meiner Anschauungen über diesen Gegenstand notwendig ist.

Nilson<sup>2)</sup> hat versucht, die Entstehung der Soredien und Isidien auf ein einziges, äußeres Prinzip zurückzuführen, nämlich auf die Beförderung des Algenwachstums durch zu starke Feuchtigkeit.

Es wäre bei der Annahme dieser extremen Auffassung nicht einzusehen, daß viele soredienbildende Flechten sich an ziemlich gleichmäßig feuchten Orten, wie in Wäldern, an feuchten Steinen, im Rasen, überhaupt jemals über das Soredienstadium hinaus zu geschlossenen Thallomen entwickeln können. Wir müssen bei diesen Betrachtungen natürlich von vorneherein von solchen Lokalitäten absehen, bei denen andere Verhältnisse der Vegetation der betreffenden Arten hindernd entgegenstehen, wie zu geringe Lichtintensität, der schädigende Einfluß der Nähe menschlicher Wohnungen u. s. w. Die Ungunst solcher Umgebung wird in manchen Fällen die Soredien von Flechten, die sich normal zu komplizierten Thallusbildungen entwickeln, auf einem kümmerstadium zurückhalten, das im allgemeinen eine langsame Vermehrung von Soredienhäufchen darstellen mag. Doch sei hier gleich betont, daß eine ganze Anzahl solcher sorediöser Formen, welche die äußersten Vorposten des Wohnbereichs der Flechten sind, sich bereits durch morphologische und chemische Prüfung als selbständige Organismen erwiesen haben, die, soweit unsere Kenntnis reicht, sich überhaupt nicht an andern Orten zu entwickeln vermögen und zu keiner weiteren Ausbildung fähig zu sein scheinen.

<sup>1)</sup> Pringsheims Jahrb. f. w. B. XXXVI. — Hedwigia XL.

<sup>2)</sup> Zur Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Systematik der Flechten. Bot. Notiser 1903.

Ich bezweifle keineswegs, daß ein Überschuß an Feuchtigkeit das Wachstum der meisten Flechtenpilze beeinträchtigt, die Algen aber begünstigt.

Daß aber auch bezüglich des Ertragens höherer Feuchtigkeitsgrade die Eigenart der betreffenden Flechten eine wichtige Rolle spielt, sehen wir besonders deutlich bei der biologischen Gruppe der Wasserflechten, so bei *Lichina pygmaea*. Kny (Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde. Berlin. November 1874, p. 2 des Sonderabdrucks) bespricht das Zusammenvorkommen dieser Flechte mit ihrer bei Jersey daneben auch freilebenden Alge *Rivularia nitida* und betont dabei, daß »an Stellen, welche dem Andrang der Wellen frei ausgesetzt sind, die Flechte meist entschieden vorherrschend ist. Sie tritt hier entweder in reinem Rasen auf oder ist von kleineren oder größeren Polstern der *Rivularia* bedeckt.« Mag nun das Dominieren der Flechte gegenüber der freilebenden Alge mit der durch den pilzlichen Teil des Thallus gegebenen größeren Fertigkeit, besonders auch mit der stärkeren Anheftung ans Substrat zusammenhängen, auf jeden Fall erträgt dieser Flechtenpilz einen starken Feuchtigkeitsgrad ohne Schaden. An Steinblöcken der Kieler Förhrde traf ich *Lichina* gewöhnlich nur an überhängenden Teilen, also an Stellen, die wohl nur selten austrocknen.

Die Wasserflechten sind noch in einer speziellen Hinsicht für unsere Frage von Interesse. Unter diesen aus sehr verschiedenen systematischen Gruppen sich rekrutierenden Lichenen ist bisher kein Soredienbildner nachgewiesen worden; daraus geht hervor, daß die Soredien Organe sind, die nur bei einer gewissen Luftfeuchtigkeit, nicht aber bei steter oder doch häufiger Berührung mit Wasser sich entwickeln können.

Wenn man nun auch die günstige Beeinflussung des Wachstums der Algen, die Hemmung desjenigen der Pilze durch stärkere Feuchtigkeit für die Mehrzahl der Flechten zugibt, so muß man doch andererseits für viele Standorte soralbildender Flechten den steten und raschen Wechsel zwischen trocken und naß berücksichtigen, der in dieser Hinsicht sicherlich ausgleichend wirkt.

Weiter fällt bei den Soredien gerade die meist reichliche Ausbildung der die Algen umhüllenden Hyphen auf; demnach vermag also der Flechtenpilz dem Wachstum der Algen sehr wohl zu folgen, wenn auch in anderer Weise als beim rein vegetativen, assimilierenden Thallus. Von einem Freiwerden der Algen kann bei normaler Soredienbildung nie die Rede sein. Jene Fälle (vergl. Nilson l. c. p. 18), wo durch übermäßige Feuchtigkeit die Flechtenpilze vernichtet, die Algen völlig befreit werden, können wir für unsere Zwecke, wo es auf das Normalverhalten ankommt, außer acht lassen.

Auf jeden Fall gehört zu den wichtigsten Charakteren des Sorediums die innige Umfassung und Durchsetzung des Algenhäufchens seitens der kurzgliedrigen, hier besonders teilungsfähigen Hyphen. Diese Tatsache hat bei allen Untersuchungen über Soredien im Vordergrund zu stehen, denn man kann doch wohl nicht von einer Beeinträchtigung des Pilzwachstums im Vergleich zu den symbiotischen Algen reden, wo sowohl der Zusammenschluß zwischen Pilz und Alge ein besonders inniger ist, als auch die Algenzellen — allerdings bei intensiverer Vermehrung — hinter den gewöhnlichen Thallus-Gonidien an Größe zurückbleiben, wo endlich, wenigstens in manchen Fällen, besondere Hyphenstränge aus dem Innern des Thallus emporsteigen, um die Soredien emporzuheben. Diese augenfällige Mitwirkung des Pilzes bei der Bildung des Sorals zeigt, wie treffend noch immer die jüngst wieder angefeindeten oder durch schwerfällige Neubildungen ersetzten Namen »mutualistische Symbiose« oder »Konsortium« gerade für die hier vorliegenden Verhältnisse sind. Die Epharrose zwischen den beiden zusammenlebenden Organismen erweist sich in den am meisten differenzierten Fällen als eine derart hochgradige, daß sie durchaus analog den Organbildungen einheitlicher Organismen erscheint.

Nilson hat der Lokalisation der Soredienbrutstätten, die bei zahlreichen Flechten sehr auffällig ist und die Darbishire und ich stets betont haben, viel zu wenig Beachtung geschenkt. Indem er die Begünstigung der Vermehrungstätigkeit der Algen durch die Feuchtigkeit als das allein maßgebende für die Entwicklung von Soredien und Isidien proklamiert, läßt er den Grad der ontogenetischen Entwicklung des betreffenden Thallus außer acht; auf diesen Punkt mußte ich aber in meinen Hypogymnienstudien mehrfach ausdrücklich hinweisen.

Wohl der gewichtigste Punkt, der sich gegen die Nilsonsche Auffassung anführen läßt, ist die Ausbildung der Soredienbrutstätten in Form der sog. Sorale, die in großer Mannigfaltigkeit bei den höheren Flechten vorkommen. Wenn Nilsons Ansicht richtig wäre, so dürfte es nur diffus sorediöse Flechten und solche mit Rand-soredien geben.<sup>5)</sup> Den Beweis für das Gegenteil findet man aber in Darbishire's Pertusariaceen- und Roccelleenstudien sowie in meinen Hypogymnien-Untersuchungen. Eins der ausgezeichnetsten Beispiele für meine Behauptung dürfte die *Menegazzia pertusa* sein (vergl. Textfig. 1 in Pringsh. Jahrb. XXXVI p. 430), bei der sich die Sorale

<sup>5)</sup> Die Algen „dringen gegen die bedeckende Hyphenschicht an, und zwar mit dem größten Erfolge an den Stellen des geringsten Widerstandes, d. h. in den Thallusrändern, wo die Hyphen mehr weniger zart sind und an verdünnten oder durch Alter geschwächten Stellen der Rinde“. Nilson, p. 15 des Sonderabdr.

auf besonderen Sockeln über den Thallus an bestimmten Stellen erheben, die durch den innigen Zusammenschluß der einander benachbarten Lappen am weiteren vegetativen Wachstum behindert sind.

Ferner sprechen die kleinen Peltigeren<sup>4)</sup> mit ihren kreisförmig beschränkten Soralen für unsere Anschauung, auch hier herrscht keine diffuse Verteilung über die ganze Thallusfläche, sondern Lokalisation. Neue Sorale entstehen z. B. bei *P. spuria* weder direkt an der Thallusbasis, die doch gewöhnlich die tiefst gelegene und schon deshalb meist dauernd feucht erhaltene Partie ist, noch direkt am Rande, sondern etwas von diesem entfernt auf jungen Teilen der Oberfläche.

Daß die Feuchtigkeit nicht als alleiniger Faktor für die Soredienproduktion in Betracht zu ziehen ist, glaubte ich gerade aus dem Verhalten der *Parmelia physodes*, *tubulosa* und anderer Hypogymnien auf horizontalen Ästchen schließen zu können (Pringsh. Jahrb. XXXVI p. 447): die Seitenlappen eines Thallus, der auf einem horizontal orientierten dünnen Zweiglein weiter wächst, werden auch in sonniger, der Austrocknung am meisten exponierter Lage wegen mangelnder Gelegenheit zur Befestigung und damit zum Weiterwachsen Soralbildner.

Ferner hätte Nilson durch die anderen Ergebnisse meiner Untersuchungen stützig werden sollen. So führe ich l. c. p. 446 ff. aus, wie auf horizontalem Substrat die inneren Lappen bei den betreffenden, zur Soralbildung befähigten Arten infolge Hemmung ihres vegetativen Wachstums zur Soredienproduktion schreiten (also in mancher Beziehung ähnlich wie bei der schon erwähnten *Menegazzia*, man beachte vor allem das bei *Parmelia tubulosa* p. 450, 451 Gesagte).

Daß die Soredienproduktion nicht bloß von den Algen, sondern besonders auch von der spezifischen Eigenart der mit ihnen vergesellschafteten Pilze abhängt, illustrieren wohl am offenkundigsten solche nahe verwandte Formen, von denen die eine stets soredienlos, die andere ebenso regelmäßig soredienbildend angetroffen wird; ein gutes Beispiel<sup>5)</sup> dafür dürfte die Untergattung *Pseudevernia* (Zopf) Zahlbr.<sup>6)</sup> von *Parmelia* (die ehemalige *Evernia furfuracea*-Gruppe) bilden. *P. furfuracea* var. *soralifera*<sup>7)</sup> ist die einzige bekannte An-

<sup>4)</sup> In einer demnächst erscheinenden Studie werde ich die Sorale dieser Gattung gesondert behandeln.

<sup>5)</sup> Andere, noch nicht genauer geprüfte, mir bisher nicht zugängliche Beispiele siehe Pringsheims Jahrb. f. w. B. XXXVI, Anmerk. 2.

<sup>6)</sup> Für die schon mehrfach verlangte (z. B. von Th. M. Fries, Lich. sc. I, 116) Vereinigung der *Furfuracea*-Gruppe mit der Gattung *Parmelia* plädiert neuerdings auch Zahlbruckner: Annalen k. k. nat. Hofmus. XVIII, 370.

<sup>7)</sup> Die unter den Formen der *Furfuracea*-Gruppe bestehenden chemischen Differenzen haben Zopf (Beihefte z. Bot. Centralbl. XIV. p. 109) veranlaßt, diese

gehörige dieses Subgenus, die Sorale produziert, während bei den übrigen Pseudeverniaen auch an denselben Standorten niemals Sorale gesehen worden sind. Anatomische Differenzen in der oberseitigen Rinde, wie sie Nilson für die verschiedene Entwicklung, sei es zu Soredien, sei es zu Isidien, verlangt, können hier, bei den Pseudeverniaen, ebenfalls nicht ins Feld geführt werden. Bekanntlich ist übrigens die Rinde junger Isidien gewöhnlich viel dünner als die ältere Thallusrinde und es wäre nicht einzusehen, warum an den Isidien die Algen nicht sorediöse Auswüchse hervorrufen sollten. Warum besitzt *P. soralifera* Sorale, die anderen Pseudeverniaen aber nicht? Es dürfte sich damit gerade so verhalten, wie mit den konstanten Varietätenpaaren mancher höheren Pflanzen, die morphologisch nur durch eine Merkmalsdifferenz, das Vorhandensein oder Fehlen von Brutknospen an bestimmten Stellen der vegetativen Region, von einander abweichen,<sup>8)</sup> so bei der Saxifragacee *Tolmiea Menziesii* und bei *Nymphaea stellata* je eine vivipare mit Knospen an den Spreitenbasen und eine nicht vivipare.

Von Bedeutung für das eingehendere Studium der Soredienbildung wird auch eine pflanzengeographische Prüfung des Verhaltens der Flechten sein, sowohl weiter verbreiteter Species als auch des Gesamtcharakters der einzelnen Erdgebiete. Die ökologische Flechtengeographie, zu der bis jetzt kaum Ansätze vorliegen, wird in dieser und mancher anderen Hinsicht wertvolle Fortschritte unserer Kenntnisse ergeben.

Ich habe selbst (Pringsh. Jahrb. XXXVI, 454) in einem Falle, bei *Nephromium laevigatum*, die bisher als besondere Varietät: *parile* bezeichnete Form als bloßen Soredienzustand der apothecientragenden, soredienlosen Pflanze nachgewiesen und die Bedingungen seiner Entstehung geprüft. In manchen Fällen kann man also den Satz der Nilsonschen Schlußbetrachtungen (l. c., p. 20) gelten lassen: „Individuen, die Soredien oder Isidien erzeugen, sind nur als *formae sorediatae* resp. *isidiosae* zu bezeichnen.“ Einen ge-

Gruppe in mehrere morphologisch einander außerordentlich ähnliche Arten zu gliedern, Zahlbruckner degradiert sie wiederum zu Varietäten, wie ja auch ich die *Evernia* *furf. soralifera* (Pringsh. Jahrb. XXXVI, 482) ursprünglich aufgefaßt hatte. Im Grunde ist die Benennungsart gleichgültig, Hauptsache ist, daß die Unterschiede innerhalb dieser Sippe stets scharf betont werden.

<sup>8)</sup> Goebel, Biol. Centralbl. XXII, p. 424. — Übrigens wäre das Verhalten der Nachkommen, die aus einer Kreuzung der beiden Rassen hervorgehen, zu untersuchen sowie die ev. Reaktion der Laminarbasen der nicht Viviparen auf Wundreize.

nauerer Einblick in die Tragweite, die Nilson seinen Betrachtungen beimißt, erhalten wir aber erst, wo wir ihn in spezieller Systematik am Werke finden. So hält er in einer später erschienenen floristischen Arbeit (Arkiv för Botanik I, 478) die Darbishiresche Artgliederung der Pertusariaceen für unrichtig, weil dieser „sorediöse Formen als eigne Spezies getrennt“ habe. In diesem Angriff, besonders in der Vermengung der beiden Gattungen *Pertusaria* und *Variolaria* zeigt sich eine so völlige Verkenntung des teilweise schon vor Darbishire festgestellten, tatsächlich Vorliegenden, daß auf eine Diskussion dieser Anschauung verzichtet werden kann. Auch meiner Einteilung der Hypogymnien steht er (dasselbst, p. 480, 481) skeptisch gegenüber, ohne das von mir betonte Nebeneinandervorkommen der betreffenden Species zu beachten, von morphologischen Unterschieden ganz abgesehen. Einer Verteidigung auch gegen diese Auslassung bedarf es nicht. Ein Weitergehen auf diesem Wege würde nichts anderes bedeuten als eine Rückkehr zu den Polymorphismus-Ideen der G. F. W. Meyer und Wallroth; die Resultate, welche die neuere Flechtensystematik durch eingehende anatomische, entwicklungsgeschichtliche, biologische und chemische<sup>9)</sup> Untersuchungen erreicht hat, wären dann illusorisch.

Übrigens werde ich in einer schon oben einmal angezogenen, demnächst erscheinenden Abhandlung, die der Reihe der „Peltigeren-Studien“ angehört: „Über die soredienbildenden Angehörigen der Gattung *Peltigera*“ ähnlich wie in meiner Hypogymnien-Arbeit vom Wert der Erforschung der Soredienproduktion für die spezielle Systematik der Flechten zu handeln haben. Auch bei dieser Gattung ist die in diesem Punkte bestehende Mannigfaltigkeit der Formen unterschätzt worden.

Zusammenfassend können wir sagen, daß der Charakter der Symbiose zwischen Pilz und Alge gerade am klarsten in der Soredienbildung hervortritt. Manche Flechten sind Zellenstaaten, bei denen Fortpflanzungsorgane, eben die Sorale, vorkommen, an deren Aufbau sich beide Komponenten beteiligen, also Bildungen, die sich nur durch ein kompliziertes Ineinandergreifen der Wachstumstätigkeit von Pilz und Alge erklären lassen.

Im Gegensatz zu Nilsons Angaben können wir also die Bildung von Soredien sowie ihre Lokalisation auf bestimmte Teile des Thallus sehr wohl zur Unterscheidung der Flechtenarten verwenden, denn wir haben gesehen, wie außerordentlich konstant bei manchen Species die auch bezüglich ihrer Lage charakteristischen Soredien

<sup>9)</sup> Auch auf diesem Gebiet strebt Nilson nach Vereinigung scharf zu trennender verwandter Pflanzen, siehe seine „Flechtenvegetation von Kullen“ in Arkiv för Botanik I, 483 bezüglich *Nephromium laevigatum* und *lusitanicum*, ferner *Haematomma coccineum* und *leiphaemum*.

aufzutreten. Es bleiben also Darbishires und meine früher über diesen Gegenstand festgestellten Ermittlungen bestehen.

Ebenso muß ich gegenüber Nilson bei meiner Ansicht beharren, daß keineswegs die Feuchtigkeit der einzige ausschlaggebende Faktor bei der Soredienbildung ist, sondern daß dabei außerdem sowohl die verschiedene Veranlagung der betreffenden Species für die Bildung dieser Organe, als auch mancherlei andere äußere Faktoren eine Rolle spielen.

Schließlich sei bemerkt, daß Nilsons Behauptung von dem Übergang isidiöser Gebilde in sorediöse sich auf keinen Fall in der apodiktisch allgemeinen Form aufrecht erhalten läßt, wie sie Nilson, ohne auch nur ein einziges Beispiel zu nennen, aufstellt. In der Mehrzahl der genauer (durch Darbshire und mich) untersuchten Fälle war es notwendig, die beiderlei Organe scharf von einander zu trennen.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [43 1904](#)

Autor(en)/Author(s): Bitter Friedrich Georg August

Artikel/Article: [Zur Soredienbildung. 274-280](#)