Untersuchungen und Erörterungen über die Ökologie und Phylogenie der Cladoniapodetien.

Von Hans Sättler (Blasewitz/Dresden).

(Mit Tafel V—IX.)

Die Flechtengattung *Cladonia* bildet zweifellos eine der interessantesten Gruppen im großen Reiche der *Lichenen*. Selbst dem Auge des Laien, der mit offenen Augen durch die Natur geht, sind am Rande des Waldweges oder am moosigen Ufer des Gebirgsbaches einmal jene kleinen Becher aufgefallen, die wie für einen Zwergentisch bestimmt erscheinen, oder auch jene fröhlichen Trupps der kleinen weißen Waldmännchen, alle geschmückt mit feinem roten Mützlein. Fragt man sich, was unser Auge an diesen Säulchen und Becherchen haften läßt, so kann man nur eine Antwort geben: Zweifellos die zierlichen, für unsere Flora fast seltsamen Formen. Man vermutet bei Pflanzen als Regel Stengel und Blätter. Und da hier ganz anders geartete Schöpfungen zwischen der üppigen Vegetation der Waldblöße auftauchen, bleibst du unwillkürlich stehen, denkst vielleicht sogar ein Weilchen nach, warum hier diese Abweichung von den üblichen Normen stattfindet. Ob du auch eine genügende Antwort findest? — Auch das geübte Auge des Kryptogamenfreundes und -kenners fühlt sich immer stark zu jenen Pflänzlein hingezogen; hier bei dem Reichtum morphotischer Ausgestaltung kann es sich fortgesetzt prüfen, ob ihm der Blick für Formenfeinheiten geblieben ist. Sind doch Hunderte von Arten und Varianten allein dieser Gattung *Cladonia* festgestellt worden. Und es bedurfte eines Jahrhunderts an Arbeit der Systematiker, um diese Fülle von Arten gut gegeneinander abzugrenzen und in ein geordnetes System zu bringen. Wer einen Blick in die herrliche „Monographia Cladoniarum universalis" von EDMUND WAINIO wirft, bekommt bald eine Vorstellung dessen, welch erstaunliches Maß von systematischer Forschertätigkeit an *Cladonia* geleistet wurde. Verhältnismäßig spät traten hier jene Wissenschaftler auf

den Plan, die unsere Gattung von den Gesichtspunkten der allgemeinen Botanik aus betrachteten. Dies mag wohl seinen Grund darin haben, daß man erst die organischen Formen zur Genüge kennen muß, ehe man in allgemeine Erörterungen über sie eingehen kann. KRABBE hat in seinem Buch „Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung Cladonia" Untersuchungen über die Entwicklung der Podetien, Apothecien und Konidienbehälter gegeben. Darnach hat noch WAINIO — Monogr. Clad. univ. III. Teil 1894 — eingehende Aufzeichnungen u. a. über geographische Verbreitung, Phylogenie, Becherbildung und über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Variabilität der *Cladonien* geboten. Mit den letzteren Darlegungen schneidet er das vielleicht interessanteste Problem an, das uns die *Cladonien* geben: Welche Ursachen und Bedingungen existieren, aus denen heraus wir die Vielgestaltigkeit derselben zu erklären vermögen? WAINIO gibt eine ganze Reihe lehrreicher Aufschlüsse darüber, wie sich unter dem Einflusse äußerer Umstände, als da sind Feuchtigkeit, Trockenheit, starke Sonnenbestrahlung und mehr, von einzelnen Arten bestimmte Modifikationen herausbilden. Er verzeichnet ferner die Fälle, wo wir nicht äußere Umstände für das Auftreten neuer Formen heranziehen können, sondern innere, bis jetzt noch unbekannte Notwendigkeiten annehmen müssen. Neben KRABBE und WAINIO haben sich eigentlich nur sporadisch und nebenbei einige Autoren des interessanten Themas angenommen, so REINKE [1]) und ZUKAL[2]). Durch diese Autoren ist insofern ein neues Moment in die Betrachtung der *Cladonien* gebracht worden, als sie die Frage aufwerfen und zu beantworten suchen: „Sind die einzelnen Formen Anpassungen an äußere Umstände?" Sie versuchen also *Cladonia* vom biologischen, enger gefaßt, ökologischen Standpunkte aus zu betrachten. Man muß sich wundern, daß bis jetzt noch kein eingehenderer Versuch gemacht worden ist, eine Ökologie der *Cladonien* zu geben. Dies soll mit folgender Arbeit für die Podetien durchgeführt werden. Es soll versucht sein, eine begründete und möglichst einheitliche Beantwortung der Frage zu geben: Sind die mannigfachen Formen der Gattung *Cladonia*, insbesondere ihrer Podetien, Anpassungserscheinungen an irgendwelche Bedingungen?

Was *Cladonia* sofort allen anderen Flechten gegenüber kenntlich macht, ist ihre Differenzierung in den primären Thallus von dorsi-

[1]) REINKE: „Abhandlungen über Flechten." Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, 26. u. 28. Bd. 1894/96.

[2]) ZUKAL: „Morphologische und biologische Untersuchungen über Flechten" in den Sitzungsberichten der Akademie der Wissenschaften. Wien 1896.

ventralem Bau und die radiären, gonidienführenden Podetien (Fig. 3). Über die Entwicklungsgeschichte dieser Differenzierung liegen die eingehenden Untersuchungen von KRABBE vor. Darnach gehört das Podetium zur Frucht, dem Apothecium oder dem Conidienbehälter, es wäre gewissermaßen ein verlängertes Exzipulum. Andere Autoren sprechen in ihm lieber ein thallodisches Gebilde an. Daß die richtige Auffassung zwischen beiden Meinungen liegt, wird aus dem Verlaufe der folgenden Untersuchungen hervorgehen, in denen die Frage von mehr biologischem Standpunkte aus beleuchtet wird.

Nach REINKE steht die Podetiumbildung mit der Erweiterung der Oberfläche des Thallus, wodurch vor allem eine Vergrößerung der assimilierenden Zone gegeben sei, in Zusammenhang. Das scheint auch die Meinung anderer Lichenologen zu sein (WAINIO, ZUKAL). ZUKAL schreibt: „Der sich verlängernde Askusbehälterstiel involviert immer ein Streben nach besserer Situierung in bezug auf Licht, Luft — kurz auf Ernährung." — Es soll nun nicht in Frage gestellt sein, daß die assimilierende Tätigkeit der Podetien besonders bei ihrer späteren, phyletisch jüngeren, ziemlich verwickelten Ausgestaltung einen nicht zu unterschätzenden Umstand darstellt. Aber die ökologischen Bedingungen, unter denen das Podetium überhaupt erst zur Ausbildung gelangte, sind auf anderem Gebiete als dem vegetativer Funktionen zu suchen. Das lehren uns die primitiven Formen von *Cladonia*, wie z. B. *Cl. caespiticia, macilenta, bacillaris, Floerkeana* usw. Diese Spezies stellen schon äußerlich einen primitiven Habitus dar; denn ihre Podetien weisen keine besondere Gliederung, etwa Strauchform oder Becher, auf; sie haben mehr oder weniger einfache Säulenform. Auch ihre innere Struktur charakterisiert diese Arten als die stammesgeschichtlich ältesten *Cladonien*. Darauf wird noch an späterer Stelle eingehender verwiesen werden. — Bei diesen primitiven *Cladonien* kann man nun beobachten, daß sich das Apothecium schon auf sehr jugendlichen Podetien auszubilden beginnt. (Ich werde solche junge Fruchtstiele, in denen sich noch nicht der zentrale Hohlraum gebildet hat, als Primordialpodetien bezeichnen.) Das Podetium ist erst 1—3 mm hoch, wenn sich in seinem Scheitel bereits die Ausbildung des Hymeniums anzeigt. Die ersten ascogenen Hyphen lassen sich sogar schon nachweisen, wenn das Hyphenbündel des Primordialpodetiums kaum die Rindenschicht des primären Thallus gehoben oder durchbrochen hat. Kaum hat die Hymeniumbildung begonnen, so wird das wachsende Apothecium durch interkalare Streckung des darunter befindlichen Gewebes hochgehoben. (Vgl. KRABBE IV.) Wenn man bedenkt, daß gerade bei jenen *Cladonien*, die den ursprünglichen Zustand am

unverhülltesten widergeben, die Podetien fast ausnahmslos mit Apothecien gekrönt sind, und wenn man sich hierzu vergegenwärtigt, daß in den Apothecien die Sporen, also die Propagationszellen der Pflanze entstehen, so muß man zu dem Schlusse gelangen, daß die Podetien Organe sind, die mit den Funktionen der Propagation in Zusammenhang stehen. Wenn diese Podetien ein Ausdruck des Strebens nach Vergrößerung der assimilierenden Fläche wären[1]), dann ist nicht einzusehen, warum immer nur das Gewebe unter dem Apothecium zur vertikalen Streckung schreitet.. Der ursprünglichen Funktion nach muß man folgende Definition des Podetiums geben: Es ist ein Organ, das den Zweck hat, das Apothecium über das Substrat, auf dem der primäre Thallus vegetiert, emporzuheben.

Das Podetium steht sonach im Dienste des Apotheciums, und es muß für dieses in der Anwesenheit des ersteren ein starker Nützlichkeitsfaktor gegeben sein; denn erstens wären die Podetien dann nicht erblich fixiert worden und zweitens wären diese Organe niemals zu der überaus reichen, geradezu auffallenden Formenfülle emporgestiegen. — Es wäre nun aber nach dem Vorausgehenden inkonsequent, wollte man das Nützlichkeitsmoment in anderen als den Funktionen der Reproduktion suchen. Die Sporen sind auf die Verbreitung durch den Wind angewiesen (vgl. WAINIO III S. 190: „Moyens de transport des Cladonies") [2]), und es ist für die Ausbreitung der Arten vorteilhaft, wenn die Sporenbehälter ihrem Verbreiter leichter zugänglich gemacht werden. Das aber ist hier durch den Podetiumstiel erreicht. Dieser hebt das Hymenium oft nicht unbedeutend über das Substrat, das meist der Erdboden ist. Man muß den Auslesewert eines gestielten Apotheciums bei den bodenbewohnenden Arten sehr hoch einschätzen; denn es ist eine auffallende Erscheinung, daß Flechten mit vorwiegend dem Wind gut exponierten Standorten sitzende Früchte besitzen: man denke nur an irgendwelche stamm- und baumbewohnende Arten. Hier ist schon im Standort die Möglichkeit einer leichten Aussaat der Propagationszellen gegeben. Einzelne *Cladonien*, die sich in bestimmten Variationen an anderen als dem gewöhnlichen, mehr oder weniger horizontal verlaufenden Substrat ansiedeln, bestätigen unsere Ansicht. So entwickelt die typische *Cl. macilenta* Podetien in Höhe bis 3 und 4, ja 5 cm, während ihre Unterform *ostreata* Nyl., die an Pinus-

---

[1]) REINKE bildet S. 26 seiner „Abhandl. über Flechten" *Cladonia bacillaris* ab als „Binsentypus" einer assimilierenden Fläche.

[2]) Siehe Literaturangabe Nr. 17.

rinde auftritt, fast sitzende, nämlich nur 0,5—1 mm hoch gestielte Apothecien aufweist. Eine ähnliche Veränderung erleiden die Podetien der *Cl. bellidiflora*, wenn diese in Gestalt der Variation *ramulosa* Wainio stammbewohnend wird, auch *Cl. mitrula* Tuck. F. *abbreviata* Wain., die an Baumstämmen wächst, zeigt teilweise fast sitzende Apothecien, während die Normalart, die moosigen Boden bewohnt, durchschnittlich 1 cm hohe Podetien besitzt (vgl. WAINIO III). Diese Tatsachen werfen ein grelles Schlaglicht auf die Natur der Podetien. Wo die Pflanze dem Verbreiter Wind gut ausgesetzt ist, da wird für das Apothecium der Fruchtstiel gewissermaßen entbehrlich. Das Podetium spielt also dieselbe biologische Rolle, wie etwa der Hutstiel vieler *Basidiomyceten* oder die Seta der Moose, die ja auch im großen und ganzen Bodenbewohner sind. Auf Grund dieser Erörterungen wird die Behauptung hinfällig, in der Entwicklung dieser Organe inhäriere das Streben, die assimilierende Fläche der Pflanze zu vergrößern. Das Podetium ist lediglich unter dem ökologischen Einflusse der Tendenz entstanden, die Sporenaussaat zu erleichtern. Dies erhellt auch noch daraus, daß sich die Wachstumsvorgänge des Podetiums zunächst auf Kosten des primären Thallusgewebes vollziehen, aus dem das Primordialpodetium hervorging. Wenn sich hernach ein Mantel von Gonidien um das Podetium legt, so ist natürlich bei der interkalaren Streckung des Stieles eine ergiebigere Nahrungsquelle vorhanden als ohne diese. Man darf jedoch dabei nicht vergessen, daß das Podetium nicht im Dienste der assimilierenden Rindenzone steht, sondern — wenigstens ursprünglich — die letztere dem Wachstum des Podetiums dienstbar ist. Die ökologische Definition lautet nach den bisher angeführten Tatsachen also folgendermaßen: Das Podetium ist ein Organ im Dienste der Propagation: Es hebt das Apothecium über das Substrat (Erdboden) empor und erleichtert dadurch die Sporenaussaat.

Es gibt eine ganze Reihe von *Cladonien*, deren Podetienhabitus[1]) durch diese Definition ökologisch erschöpfend gekennzeichnet ist. Diese Arten charakterisieren sich dementsprechend durch stift- oder pfriemförmige Podetien, die fast stets von einem Apothecium (rot, braun, gelblich) gekrönt sind und mehr oder weniger isoliert wachsen. Eine Verzweigung ist — wenn überhaupt vorhanden — minimal. Jedenfalls fehlt den hierher gehörigen Flechten eine dichte Verzweigung und — was damit in der Regel verknüpft ist — rasen-

[1]) Zum Habitus rechne ich hier nicht die Beschaffenheit der Rinde, ob sie z. B. sorediös oder gefeldert oder mit Schuppen bekleidet ist.

förmiger Wuchs ihrer Fruchtstiele oder die Becherbildung. Außerdem sitzen bei diesen Spezies die Spermogonien (= Pykniden) mit wenig Ausnahmen, die an späterer Stelle eine besondere Würdigung erfahren, auf den primären Thallusschuppen. Die ascogenen Hyphen bilden sich zeitig im Primordialpodetium. Folgende Spezies gehören zu dieser ökologischen Gruppe:[1])

Cl. miniata Meyer.
Cl. symphoriza Nyl.
Cl. Floerkeana Sommerf.
Cl. areolata Nyl.
Cl. leptopoda Nyl.
Cl. bacillaris Nyl.
Cl. macilenta Nyl.
Cl. incrassata Flk.
Cl. angustata Nyl.
Cl. cristatella Tuck.
(*Cl. oceanica* Wainio. — Spermogonien bis jetzt nicht beschrieben resp. unbekannt.)
Cl. solida Wain.
Cl. macrophylliza Wain.
Cl. intermediella Wain.
Cl. mitrula Tuck.
Cl. stenophyllodes Wain.
Cl. cartilaginea Müll. Arg.
Cl. nana Wain.
Cl. squamulosa Müll. Arg.
Cl. elegantula Müll. Arg.
Cl. testaceopallens Wain.
Cl. leptophylla Floerk.
Cl. Neozelandica Wain.
Cl. enata Nyl.
Cl. subcariosa Nyl.
Cl. cariosa Spreng. Siehe auch Seite 247.
(*Cl. alpicola* Wain.)
Cl. decorticata Spreng.
Cl. acuminata Norrl.
Cl. foliata (Arn.) Wain.
(*Cl. Uleana* Müll. Arg.)
Cl. strepsilis Wain.
Cl. symphycarpia Arn.
Cl. leptophylloides Harm.
(*Cl. callosa* Del.)
Cl. bacilliformis Wain. Übergang zu den Becherflechten.
Cl. botrytes Willd. — Siehe Seite 247.
Cl. schizospora Nyl.
Cl. caespiticia Floerk.
Cl. delicata Floerk.
Cl. papillaria Hoffm. Siehe Seite 247.

Die Phylogenie ist nicht bei dem primitiven Typus der eben aufgezählten Arten stehen geblieben. Sie hat kompliziertere Formen geschaffen, die sich alle im großen und ganzen in zwei Habitusgruppen unterbringen lassen; 1. den Becherflechten und 2. den strauchig wachsenden *Cladonien*. Zunächst sollen die ersteren einer genaueren Betrachtung unterworfen werden. Die Systematiker kennen offene und geschlossene Becher. Bei letzteren ist das becher-

[1]) Die in Klammern gesetzten Arten gehören vermutlich zu dieser primitiven Gruppe. Sie sind unvollkommen bekannt, weil meist sehr seltene Arten, die nur vereinzelt gefunden oder in wenigen Exemplaren von Forschungsreisen mitgebracht wurden.

artig ausgezogene Achsenende des Podetiums durch eine Haut, das Diaphragma, verschlossen. Die Arten ohne ein Diaphragma, also die mit offenen, mehr trichterförmigen Podetien, seien hier zunächst ausgeschlossen. — In Fig. 2 ist eine Becherflechte dargestellt. Siehe auch Fig. 18, 22.

Die Ursache der Becherbildung ist nach WAINIO in dem Fehlschlagen von Apothecien zu suchen. Es richten sich im Scheitel eines stiftförmigen Podetiums die vegetativen Hyphen streng parallel ein, nachdem sie sich reichlich seitlich verzweigt haben, und färben sich bräunlich. Das sind Charakteristika beginnender Hymeniumbildung, Merkmale der Anfänge einer Paraphysenschicht. Zur Entwicklung von Asci kommt es nicht. Derartig fehlgeschlagene Podetien bilden bald durch gefördertes Wachstum des peripherischen Gewebes ihres Scheitels [1]) die Becherform.

Wenn mit der dargelegten Feststellung ein bedeutsames Licht auf die Umstände geworfen ist, unter denen sich die Bildung des Bechers abspielt, so dürfen wir uns doch keineswegs der verführerischen Meinung hingeben, als sei damit ein Kausalzusammenhang in mechanischem Sinne gefunden. Wenn ein Apothecium fehlschlägt, so ist noch lange nicht gesagt, daß sich die Becherbildung einstellen muß. Es könnte sich dann ebensogut ein Becher bilden bei Entstehung eines sporenführenden Hymeniums. Von der Beobachtung, daß in vielen Fällen dem Fehlschlagen eines Apotheciums die Becherbildung folgt, ist noch ein weiter Weg zu der Auffindung der kausalen Zusammenhänge, die beide Vorgänge verbinden mögen. Die organische Materie ist viel zu kompliziert, als daß wir mit den gegenwärtigen Mitteln der Wissenschaft den entsprechenden einzelnen molekularen Prozessen in den Zellen nachgehen könnten. Aber selbst wenn das gelänge, so ist damit noch nicht die ökologische Bedeutung dieses Vorganges berührt; denn daß der Bildung des Bechers ein bedeutender Anpassungswert zukommt, darüber kann nach den Normen, unter denen sich nach unserer Kenntnis organische Formen bilden, kein Zweifel bestehen. Wer sich längere Zeit mit der Systematik der *Cladonien* beschäftigt hat, der gewinnt den Eindruck, als habe sich die Natur die liebevolle Kultur der Becher in dieser Gattung zu einer Spezialaufgabe gemacht. Nicht allein, daß die Schöpfung der Becher an verschiedenen Stellen des *Cladonien*reiches in Szene gesetzt wird, so z. B. *Cl. Floerkeana* > ***F. trachypodes*** Wainio oder *Cl. bacilliformis* Wainio > *Cl. carneola* Fr., auch die einzelnen Formen sind sehr mannigfaltige; hier einfache Kelche, da auf dem Rande der-

[1]) Durch die Hymeniumbildung ist das Scheitelwachstum beendet.

selben Sprosse, die wieder in Becher ausgezogen sind, dort wieder stehen 3, ja 4 Etagen von Bechern übereinander, deren jeder zentral aus dem Diaphragma des vorigen entspringt (Fig. 8, 11 und 13). Daß diese verschiedenen Formen zum größten Teile erblich fixiert sind, braucht nicht besonders ausgeführt zu werden. Aber dieser Umstand neben der Tatsache des außerordentlichen Reichtums an prägnanten Formen bezeugt, daß der Becher einen hohen Selektionswert für unsere Gattung besitzt. Wäre er eine nutzlose Variation, so hätte ihn die Natur nicht in dem bestehenden Maße kultiviert, zumal ja auch die *Lichenen* einen scharfen Kampf um ihre Existenz zu führen haben. Der Becher muß sonach eine Anpassungsform an irgendwelche äußere Verhältnisse oder auch Zustände sein, die in der Pflanze selbst zu suchen sind. Über die biologische Bedeutung des Bechers besteht bis jetzt nur eine Ansicht, die meines Wissens zuerst von REINKE [1]) geäußert wurde und dann von ZUKAL [2]) und WAINIO übernommen wurde. Danach hätte die Erweiterung des Fruchtstieles zum Becher denselben Anpassungswert wie die Entstehung des Podetiums selbst: durch sie würde die Assimilationsfläche des Thallus vergrößert. ZUKAL schreibt in den S. d. A. d. W. 1896: „Die Becherform der Podetien.... ist das Produkt zweier Faktoren, nämlich erstens des Strebens des ursprünglich zylindrischen Podetiums nach Vergrößerung der Assimilationsfläche und zweitens des Spitzenwachstums der im Kreise liegenden Randhyphen." Gegen diesen Satz läßt sich verschiedenes einwenden. ZUKAL stellt als einen den Becher bewirkenden Faktor neben das Streben nach Vergrößerung der Assimilationsfläche das „Spitzenwachstum der im Kreise liegenden Randhyphen". Es ist das insofern unlogisch, als der letztere Vorgang nichts anderes ist als der anatomische Ausdruck für die Becherbildung selbst. Dieses Spitzenwachstum der Randhyphen am Podetiumscheitel kann also nicht als eine wirksame U r s a c h e für die Becherbildung angesprochen werden. Aber auch für die Finalerklärung, daß die Entstehung des Bechers ein morphologischer Ausdruck des Strebens nach vergrößerter Assimilationsfläche sei, läßt sich eigentlich wenig Tatsächliches sagen. REINKE führt als Beweis nur die Analogie mit höher organisierten Pflanzen an. Er meint, im pfriemförmigen Podetium finde man den Binsentypus und im Becher die Blattform der höheren Gewächse wieder. Ich werde zeigen, daß man, um eine Klärung der äußerst mannigfachen

---

[1]) REINKE: Abhandl. üb. Flechten 1—4; bes. S. 126 des 28. Bd. der Jahrbücher für wissensch. Botanik.

[2]) ZUKAL in Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften. Wien 1896.

morphotischen Zustände zu erreichen, nicht einfach mit jener Analogie durchkommt. Ganz sicher ist, daß die Entstehung des Bechers überhaupt nicht mit den Funktionen, die der Kohlensäurezersetzung dienen, in Zusammenhang steht. Allerdings kann in extremen Fällen die Becherform in dem Sinne REINKES und ZUKALS eine Finalerklärung zulassen, so z. B. bei *Cl. verticillaris* (Radd.) Fr., wo der Becher zu einem Organ von ausgesprochen dorsiventralem Bau geworden ist und so als ein „Blatt" angesprochen werden kann. Allein zu diesem ist er erst im Laufe einer einseitig gerichteten Entwicklung gelangt, und es besteht kein Grund, gerade einen solchen Typus einer *Cladonia* als Höhepunkt darzustellen. In anderen Arten haben die *Cladonien* ihre Becher in ganz entgegengesetzter Richtung ausgebildet. Es wäre immerhin auch ein ziemlich vereinzelter Fall in der Natur, daß der Scheitel eines Sprosses sich in so eigentümlicher Weise verbreitert, um die assimilierende Zone größer zu machen. Zu diesem Zwecke bedient sich die Natur der Blätter. Und diesen Weg hat sie ja auch bei *Cladonia* eingeschlagen, so z. B., wenn sich an den Flanken der Podetien Schuppen bilden, die in ihrer Funktion ganz den Laubblättern höherer Pflanzen gleichen. Dazu sind bei vielen Arten die Becher nur schmal, sie haben kaum einen größeren Durchmesser als ihre zylindrischen Podetien; oft tritt sogar unterhalb des Bechers erst eine sichtliche Verjüngung des Stieles ein (Fig. 3), so daß von einer Vergrößerung der assimilierenden Fläche kaum die Rede sein kann. Diese schmalen Becher besitzen also nach der Richtung gesteigerter Assimilationstätigkeit hin absolut keinen Auslesewert — und sind doch gut erblich fixiert. Auch die breiten Becherformen, bei denen man schon von einer Vergrößerung der grünen Fläche reden kann, zeigen morphologische Zustände, die darauf hinweisen, daß noch andere Faktoren zu einer Finalerklärung heranzuziehen sind. Gerade jene Arten mit schönen breiten Bechern lassen oft auf ihrem Becherrand wieder zylinder- oder pfriemförmige Sprosse entstehen. Warum dehnt sich der Becher nicht noch mehr in die Breite, wenn er ein wichtiges Mittel ist, die assimilierende Fläche zu vergrößern? Warum läuft er wieder in die weniger zweckmäßige Stiftform aus? ZUKAL scheint erkannt zu haben, daß hier Schwierigkeiten hinsichtlich einer einheitlichen Erklärung entstehen; er erläutert das eben geschilderte morphotische Phänomen so: „Wenn aber diese Becher wieder in Zweige und Spitzen aussproßten, was häufig genug geschieht, dann wird das Bedürfnis nach Wasseraufnahme und Transpiration der treibende Faktor sein." — Die Erklärung wird langsam kompliziert. Der Becher soll der Vergrößerung der Assimilationsfläche dienen, der Bechersproß aber im Dienste der

Transpiration stehen. Liegt hier nicht folgende Frage nahe: Wer regelt das erhöhte Transpirationsbedürfnis, wenn der pfriemförmige Bechersproß — der die Transpiration regelt! — wieder zu einem Becher auswächst (Fig. 11, 15)? Wo wird alsdann der Ausfall an Transpirationstätigkeit gedeckt? Man müßte doch, wenn die angeführte Theorie richtig wäre, erwarten, daß bei Vergrößerung der Thallusoberfläche — durch den Becher! — auch die Organe der Transpiration vermehrt und nicht unterdrückt würden, wie es ja tatsächlich durch die Umwandlung des pfriemförmigen Randsprosses zum Becher geschieht. — Daß letzterer nicht in direktem Zusammenhange mit der Kohlensäureassimilation steht, davon kann man sich an Orten überzeugen, die eine ausgesprochen einseitige Beleuchtung haben. Ich fand auf meinen Exkursionen in der sächsischen Schweiz (Hockstein—Amselfall) *Cl. pyxidata* Fr., die von Norden, West und Ost her durch Felsen und Wald beschattet war; von Süden nur flutete das Licht voll heran. Der Boden war unter einem Winkel von ca. 40 Grad gegen die Horizontale geneigt. Die Podetien zeigten einen streng vertikalen Wuchs, der Becher war somit horizontal gerichtet, also in keiner Weise lichtwendig; aber das Bedürfnis, den Lichtmangel der einen Seite auszugleichen, war doch zum morphotischen Ausdruck gebracht. Die Südseite der Podetien war reichlich — jedenfalls stärker als die Schattenseite — mit blattförmigen Schuppen bedeckt (Fig. 4). — Das Podetium ist nicht lichtwendig. Es herrscht in ihm aber negativer Geotropismus. Dadurch kommt das Diaphragma im großen und ganzen in horizontale Lage (vgl. Fig. 3 der *Cl. digitata*). Die biologische Bedeutung dieser Tatsache soll weiter unten erörtert, auch auf scheinbare Widersprüche gegen sie noch eingegangen werden (vgl. S. 239 und 248). — Als Argument für die Unzulänglichkeit der Assimilationstheorie sei schließlich erwähnt, daß die Phylogenie der *Cladonien* an verschiedenen Stellen von breiten zu schmalen Bechern geschritten ist, ja sie schließlich ganz unterdrückt hat (vgl. hierzu S. 248 oben).

Es besteht nun eine Reihe von Tatsachen, die auf eine ganz andere ökologische und phylogenetische Deutung der Becher hinweisen. Durch sie wird eine vollständigere Erklärung der komplizierten morphotischen Zustände im Podetiumwuchs ermöglicht. Sie sind, wie dargelegt werden wird, ein Ausfluß der Sexualität der *Cladonien*. Diese muß, um schon hier auf das Ergebnis der folgenden Erörterungen hinzuweisen, mindestens in nicht allzuferner Vergangenheit vorhanden gewesen und im Laufe der Zeit in Parthenogenesis oder völlige Sterilität übergegangen sein. Bei verschiedenen Arten scheint jetzt noch geschlechtliche Entwicklung der Sporen zu be-

stehen. — Ehe ich die Argumente anführe, mit denen diese Behauptungen gestützt werden sollen, möchte ich darauf hinweisen, daß KRABBE auf Grund seiner Untersuchungen an *Cladonia* behauptet, diese Flechten entwickelten ihre Propagationszellen, Sporen und Konidien, apogam[1]). Ohne zunächst an diesem Ergebnis Kritik zu üben, sei darauf hingewiesen, daß es lediglich auf Grund anatomischer Feststellungen gewonnen ist, daß KRABBE auch manche Tatsachen, auf die er bei Betrachtung der Gewebeschnitte kommen mußte, übersehen oder einseitig gedeutet hat, worauf bereits von anderer Seite hingewiesen wurde. So kommt er denn über die Sexualität der *Cladonien* zu folgender Feststellung: „Ob in unserer Gattung zu einer früheren Zeit eine Sexualität existiert hat und wie dieselbe beschaffen gewesen ist, darüber gibt die gegenwärtige Entwicklungsgeschichte keinerlei Aufschluß (Kr. S. 12).“ — Demgegenüber sei betont, daß die ökologische Betrachtung der verschiedenen Podetienformen sowie ihrer anatomischen Zustände darüber sehr wohl Hinweise zu geben vermag. Man muß da natürlich zunächst absehen von den Varietäten, deren Entstehung durch äußere Einflüsse, wie Standort, Klima usw. hervorgerufen wurde. Über die Beziehungen der *Cladonien* zu ihrer Umgebung hat WAINIO in seiner Monogr. Clad. univ. III. Teil sehr eingehende Angaben gemacht, die im einzelnen anzugeben hier zu weit führen würde. Nach Abzug der Veränderungen, die auf das Konto äußerer Einflüsse zu setzen sind, bleiben ganz bestimmte Typen der einzelnen Spezies, so bei *Cl. pyxidata* Fr. die becherführende, wiederholt sprossende Pflanze, bei *Cl. Floerkeana* Fr. der stiftförmige, von einem roten Apothecium gekrönte Podetientypus, bei *Cl. gracilis* Coem. die schlanken, gedrängt wachsenden Lagerstiele, die in schmale Becher auslaufen, *Cl. rangiferina* Hoffm. mit becherlosen, reiche Verzweigung bildenden Podetien, die gleichsam zu kleinen Wäldern zusammengedrängt sind. Diese Typen, deren selbstverständlich viel mehr aufgezählt werden könnten, sind erblich festgelegt.

Ehe ich auf die speziellen Fälle eingehe, sei im allgemeinen auf den für *Cladonia* in Betracht kommenden Sexualismus hingewiesen. Es ist derselbe, den STAHL [2]) zum ersten Male für *Collema* behauptet hat; d. h. die Spermatien oder Pyknokonidien oder kurz Konidien wären die männlichen Sexualzellen und das weibliche Organ wäre im Karpogon zu erblicken, das als Empfängnisorgan die Trichogyne

---

[1]) KRABBE: Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*. Leipzig 1891.

[2]) STAHL: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten 1877.

über die Thallusoberfläche emporschickt (vgl. Fig. 9 und 10) [1]. Bei vielen Arten, so z. B. von *Collema, Physcia, Endocarpon,* ist beobachtet worden, wie Spermatien an der Trichogynspitze außerordentlich festhaften. Selbst stärkster Druck auf das Deckglas vermochte den innigen Konnex zwischen beiden nicht zu lösen. Nach der Copulation geht die Trichogyne in Zerfall über, während sich aus dem im Innern des Thallus befindlichen Teile des Karpogons durch üppige Sprossung und Teilung das Sporen erzeugende Gewebe herausbildet. Die Arten, bei denen bisher Karpogone, also auch Trichogyne, beobachtet wurden, verteilen sich auf folgende Gattungen:

Ramalina.	*Lecanora.*
Usnea (laevis).	*Pyrenula.*
Cladonia.	*Sphaerophoropsis.*
Anaptychia.	*Coccocarpia.*
Physcia.	*Collema.*
Parmelia.	*Synechoblastus.*
Sticta.	*Leptogium.*
Gyrophora.	*Physma.*
Endocarpon.	*Pyrenopsis.*
Placodium.	*Lepidocollema.*
Acarospora.	*Caloplaca.*
Pertusaria.	*Pseudopyrenula.*

Daß die Trichogyne Empfängnisorgane, die Spermatien aber männliche Sexualzellen sind, darauf weisen verschiedene Umstände:

1. Der innige Konnex zwischen Spermatium und Trichogyn bei der Kopulation.
2. Das Absterben der Trichogyne nach der Kopulation mit dem Spermatium und bei der Entwicklung des schläuchefführenden Gewebes.
3. Die kurze Lebensfähigkeit der Spermatien. Die Sporen als Propagationszellen sind langlebig.
4. Die Tatsache, daß Arten, bei welchen keine Spermatien mehr entwickelt werden, auch keine Trichogyne erzeugen. Beide Organe sind sonach korrespondierend. (*Solorina.*)
5. Die Orientierung der Spermogonien und Carpogone auf dem Thallus — besonders bei *Cladonia.* Hierüber Näheres weiter unten.

---

[1]) BAUR (Literaturangabe Nr. 3) schreibt der *Cladonia pyxidata* Fr. diesen Sexualismus zu.

Die *Cladonien* entwickeln sowohl Spermogonien als auch Karpogone mit Trichogynen. Letztere sind sicher bei folgenden Arten gesehen worden:

Cl. alcicornis.
Cl. caespiticia.
Cl. cariosa.
Cl. botrytes [1]).
Cl. Floerkeana [1]).
Cl. pyxidata.
Cl. fimbriata (Fig. 9 b).
Cl. coccifera (Fig. 10).
Cl. leptophylla.
Cl. papillaria.
Cl. furcata.

Weiteres Studium wird voraussichtlich diese Reihe um ein Beträchtliches verlängern. Daß bis heute bei nicht mehr *Cladonien* Trichogyne festgestellt wurden, liegt in den anatomischen bez. morphologischen Verhältnissen dieser Gattung. Das Karpogon wird nämlich je nach der Spezies und verschiedenen schwer kontrollierbaren und noch später darzulegenden Umständen in sehr variabler Weise entwickelt. So bringt es diese Art im Becherrand hervor, andere im Primordialpodetium; zuweilen sind die Individuen jahre-, ja sogar jahrzehntelang steril, ehe sich ein Ascogon ausbildet usw. Dazu kommt, daß das Empfängnisorgan die vergänglichste Hyphe am ganzen Reproduktionssystem ist.

Die Existenz der Trichogyne bei den *Cladonien* berechtigt zu der Ansicht, daß diese Pflanzen sexuell sind oder zum mindesten der Entwicklung der Sporen einstmals der bei anderen Flechten öfters beobachtete Kopulationsakt vorausging.

Diese Behauptung wird durch die morphologischen Verhältnisse bestätigt. — Wir betrachten zu diesem Zwecke ein becherführendes Podetium, z. B. von *Cl. pyxidata* (Fig. 11). Wie bereits erwähnt wurde, bildet sich ein Becher, wenn das bis dahin stiftförmige Podetium fehlschlägt. Das wesentlichste Merkmal eines solchen Lagerstieles ist in dem Fehlen der ascogenen Hyphen zu erblicken, die bei den S. 231 aufgezählten Arten mit stets säulenförmigen Podetien schon sehr früh in den Primordialpodetien herausdifferenziert wurden. Wenn man nun bedenkt, daß diese Arten nicht fehlschlagen, so kommt man zu dem Schlusse, daß die Becherbildung in irgendeinem Zusammenhang mit den Funktionen der Reproduktion steht. Die Voraussetzung der Sexualität stützt diese Ansicht in jeder Weise. Wenn die Arten vom *Floerkeana*typus die Karpogone schon im primären Thallus entwickeln, so sitzen hier korrespondierend auch die Spermogonien. Die Spermatien gelangen durch Vermittlung

[1]) Vom Verfasser gesehen, und zwar in Primordialpodetien des primären Thallus.

atmosphärischer Feuchtigkeit — Regen, Tau — in Ermanglung aktiver Bewegung zu den meist in unmittelbarer Nachbarschaft befindlichen Karpogonen. Nun bildet sich das Hymenium, welches nach der geschilderten Weise durch interkalares Wachstum des Fruchtstieles hochgehoben wird. Da aber die Becherflechten ascogene Hyphen und Trichogyne erst hervorbringen, wenn die Podetiumspitze nicht unbeträchtlich über die grundständigen Thallusschuppen hochgerückt ist, so kann sich natürlich von den auf dem primären Thallus sitzenden Spermogonien aus keine Kopulation mehr abspielen; denn wie sollten die Spermatien auf den Gipfel des Podetiums gelangen? Die Natur muß also einen Ausweg suchen, und sie gibt ihn in der Becherbildung. Der Becherrand bringt Spermogonien und Carpogone hervor. Mannigfach ist der Anpassungswert dieses eigenartigen morphologischen Gebildes. Da können zunächst eine ganze Menge von männlichen und weiblichen Organen nebeneinander Platz finden im Gegensatz zum pfriemförmigen Podetium. Auf dem Diaphragma hält sich leicht ein Tropfen Taues oder Regenwassers. Dies ist vor allem insofern von Bedeutung, als zur Karpogonentwicklung anhaltende Feuchtigkeit notwendig ist [1]). Der im Diaphragma ruhende Tropfen vermag aber auch der Bewegung der Spermatien dienlich zu sein und so die Kopulation zu fördern; denn vorüberstreifendes Getier, Wind, auffallender Regen, selbst der Verdunstungsvorgang bringen genügend Bewegung in die kleine Wassermenge. — Fragt man sich nun, warum verlegte die Natur die Entwicklung der Ascogone erst in ein Stadium, in dem das Podetium bereits eine beträchtliche Höhe erreicht hatte, so ist darauf eine Antwort unschwer zu geben. Wir hatten gesehen, wie in dem Podetium ein Organ von hohem Selektionswert geschaffen wurde, da es die Aussaat der Sporen bedeutend erleichterte. Die weitere Auslese strebte naturgemäß dahin, dieses Merkmal zu steigern. Dem war aber eine Grenze gesetzt; denn wenn das Hymenium entwickelt ist, d. h. die Sporenaussaat beginnt, ist auch der Zweck des Podetiums zunächst erfüllt, und es wäre nach dieser Richtung hin nicht rationell, wenn das Wachstum dann noch fortgesetzt würde. Es galt also, die Entwicklung des Hymeniums hinauszuschieben. Das aber geschah durch die erst späte Herausdifferenzierung der Ascogone. Damit jedoch ist die Kopulation zunächst unmöglich gemacht. Die Spermogonien müssen also notwendigerweise auf die Höhe des Podetiums gehoben werden. Man sieht leicht ein, daß

[1]) Man wird bei der Mehrzahl aller Flechten Karpogone nach längeren Regenperioden, so z. B. im Frühjahre, mit Erfolg suchen.

dann die Stiftform wie in der *Floerkeana*gruppe nicht mehr zweckmäßig ist; denn es könnte nur eine ganz beschränkte Zahl von Spermogonien und Karpogonen darauf Platz finden; dazu würde an der vorzüglich vertikal gerichteten Fläche die Kopulation zwischen Spermogonien und Trichogynen nur schwerlich stattfinden können. Diese Übelstände sind bei den Becherflechten durch das Diaphragma beseitigt. Hierdurch ist vor allem eine bedeutend erweiterte Linie für die Insertion der Spermogonien und Karpogone geschaffen worden. Der zierliche Becher ist sonach gewissermaßen das Brautbett dieser *Cladonien*. Rückschauend müßten wir also den Becher auffassen als eine auf das Fehlschlagen der Apothecien erfolgende morphologische Reaktion, die den Zweck hat, jenen Fehlschlag wieder auszugleichen.

Daß damit das richtige getroffen ist, beweist auch das ganz Einzigartige dieses entwicklungsgeschichtlichen Vorganges. Hier bewirkt nämlich eine Rückbildung (= Fehlschlagen der Apothecien) eine morphologische Progression (= Becher); und dieser Vorgang ist konstant, erblich geworden. Im ganzen *Cladonien*reich, vielleicht unter allen Flechten, tritt ein derartig charakterisierter Formbildungsprozeß nicht wieder auf. WAINIO hat darauf hingewiesen, ohne freilich die ökologische Bedeutung des Vorganges erkannt zu haben. Er bleibt in dieser Hinsicht rein deskriptiv, wenn er in seiner M. Cl. u. III. p. 167 sagt: „L'avortement des apothécies étant une anomalie régressive, tandis que la production des scyphus accuse une evolution progressive, les espèces scyphifères présentent le singulier cas qu'une transmutation progressive provoquée par une anomalie regressive est devenue constante.“ — Ich meine, diese Tatsache weist mit Deutlichkeit darauf hin, daß man, da eben jener Bildungsprozeß so ganz einzigartig ist, auch den biologischen Erklärungsgrund in jenem Bildungsvorgange selbst und nicht außerhalb, etwa im Bereich der assimilierenden Tätigkeit, zu suchen hat. Um die assimilierende Zone zu vergrößern, dazu stehen der schöpferischen Natur wahrhaftig naheliegendere Mittel, wie Schuppenbildung, dichte Berindung, zur Verfügung, die sie übrigens auch reichlich verwendet. Es ist kein Grund dafür anzugeben, weshalb die Natur hier zur Erreichung eines naheliegenden Zieles einen so komplizierten und einzig dastehenden Weg einschlagen sollte.

Der Becher, im besonderen das Diaphragma, bedeckt sich allerdings bald nach seiner Ausbildung, eigentlich schon während dieser durch anfliegende Soredien mit einer Gonidienschicht oder wenigstens mit Bruchstücken einer solchen, was natürlich seinem Wachstum

nur förderlich sein wird. Er ist jedoch nicht unter dem ökologischen Einflusse der assimilierenden Tätigkeit geschaffen worden. Er ist ein Organ, das sich im Dienste der Propagation differenziert hat. — Daß das becherführende Podetium neben den Apothecien resp. Karpogonen auch Spermogonien produziert, ist nach dem Gesagten nicht schwer verständlich. In dem Augenblicke, da das Apothecium fehlschlug, wuchs die Podetiumspitze zu einem mehr horizontal gerichteten Gebilde heran, dessen Struktur mehr dem primären Thallus als dem vertikal gerichteten Wuchs des Podetiums oder gar einem Hymenium gleicht. Der Becher besitzt sonach nicht mehr die scharfen Charakteristika eines Fruchtstieles, sondern Merkmale des primären Thallus. Die Natur hat hier in Anbetracht des Apothecienfehlschlages an derselben Pflanze zum zweiten Male einen Thallus entstehen lassen und ihr damit die Chancen zur Erzeugung neuer schläuchetragender Hymenien gegeben. Da der Becher seinem inneren Wesen nach Thallus ist, so vermag er sowohl Spermogonien als auch Apothecien hervorzubringen. Da er hier also alle Funktionen ausübt, die bei der *Floerkeana*-Gruppe dem primären Thallus zukommen, so ist es eigentlich selbstverständlich, daß man in ihm ein thallodisches Gewebe erblickt. REINKE sieht die Podetien aller *Cladonien* als thallodische Gebilde an, weil sie assimilierende Elemente führen. Wenn der Becher Thallus ist, so wird damit eine entwicklungsgeschichtliche Frage gelöst, die KRABBE noch für unbeantwortbar hielt. Er bestreitet, wie bereits erwähnt, die Sexualität der *Cladonien* und erblickt infolgedessen in den Spermatien, bei ihm Conidien genannt, lediglich Propagationszellen analog den Sporen. Da nach ihm nun das Podetium nichts als ein Fruchtstiel ist, der entweder eine Ascus- oder eine Konidienfrucht hervorbringt, so ist für ihn natürlich schwer zu sagen, was die Natur dazu bewogen haben soll, einen heterosporen Fruchtstiel, also einen solchen gewissermaßen mit Doppelnatur hervorzubringen. Er muß deshalb folgendes Ignoramus ablegen: „Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, daß die gleichzeitige Produktion von Ascussporen und Konidien an ein und demselben Fruchtkörper eine Erscheinung ist, die aus inneren weiter nicht zu erklärenden Ursachen in einer früheren Zeitperiode bei einer Anzahl *Cladonien* aufgetreten und im Laufe der phylogenetischen Entwicklung unserer Gattung erblich geworden ist" (Kr. Clad. p. 106), und etwas später äußert KRABBE: „Es ist nicht einzusehen, durch welche äußeren Ursachen homospore Fruchtprimordien dahin gebracht werden könnten, daß sie zweierlei Sporen erzeugen" (Kr. Clad. p. 139). — Ich glaube, daß durch meine obigen Erörterungen das Dunkel, welches nach KRABBE

über der Heterosporie der Fruchtkörper liegt, sehr zwanglos beseitigt ist [1]).

Ehe ich zur Betrachtung von Einzelerscheinungen bei den Becherflechten schreite, sei zunächst noch einmal auf den primitiven Typus unserer Gattung, etwa auf *Cl. Floerkeana* hingewiesen. Hier sitzen die Spermogonien immer auf den grundständigen Thallusschuppen. Korrespondierend damit differenzieren sich die ascogenen Hyphen bereits im Primordialpodetium. Der Sexualakt spielt — oder spielte! — sich also auf dem primären Thallus ab. Infolge davon kommt es stets zur Ausbildung eines Apotheciums. Wenn dieses bereits im Werden begriffen ist, entsteht durch interkalares Wachstum das Podetium. — Dieses muß darum hier als durchaus zur Ascusfrucht gehörig betrachtet werden; denn es steht lediglich im Dienste der Sporenaussaat. — Die Folge davon ist, daß *Floerkeana* und die ihr nahestehenden Arten [2]) nie Spermogonien auf den Podetien hervorbringen. Wenn hier und da eine geringe Verzweigung an der Podetiumspitze eintritt, so mag das wohl eine Anpassungserscheinung an die Ausstreuung der Sporen durch den Wind sein; denn dieser gelangt leichter zu den Einzelteilen eines ausgebreiteten Hymeniums, als wenn es eine zusammenhängende große Fläche darstellt.

Außerordentlich charakteristisch für das Wesen der Spermogonien ist der Umstand, daß diese bei der *Floerkeana*-Gruppe niemals auf der Höhe der Podetien stehen. Wenn die Spermatien (= Konidien) tatsächlich den Sporen gleichwertige Zellgebilde, also Verbreitungskörper sind, warum hat die Natur sie nicht auch auf isolierte Podetien gehoben wie die Ascushymenien? Das muß um so mehr Wunder nehmen, als die Spermogonien auf ganz ähnliche Weise angelegt werden wie die Podetien. Beide entstehen nämlich in der Gonidienschicht, die zunächst ein Bündel parallel nach oben wachsender Hyphen durch die Rinde schickt. Über dieser bildet sich in dem einen Falle bald ein Spermogonium, und damit hört das Wachstum jenes vertikalen Gewebes auf, während letzteres, wenn es ascogene Fäden birgt, die bekannte Streckung erfährt. Ein Herausheben der Spermogonien über den Thallus durch Streckung des subhymenialen Gewebes kommt bei diesen Spezies so gut wie gar nicht vor und auch bei den übrigen *Cladonien* nur ganz vereinzelt und dann auch

[1]) Es sei nicht verschwiegen, daß REINKE und WAINIO äußerten, durch die Auffassung des Podetiums als Thallus sei die Frage über die Heterosporie der Podetien erledigt. Beide Autoren geben aber keine eingehende entwicklungsgeschichtliche oder biologische Begründung.

[2]) Ich werde diese primitiven Cladonien als *Floerkeana*-Gruppe bezeichnen.

nie in dem Grade, wie es bei den Ascusfrüchten der Fall ist. Man kann die Fälle, in denen Spermogonien auf kurzen Stielen stehen, und zwar auf dem primären Thallus, unter allen Umständen zu den Anomalien rechnen, die nirgends eine erbliche Fixierung erfahren haben oder, was damit zusammenhängt, ein Artmerkmal geworden wären.

Nun zu einzelnen morphologischen Merkmalen der Becherflechten! — Der fertige Typus einer Becherflechte ist in Fig. 2 b gegeben. Der Becherrand als thallodisches Gebilde hatte die männlichen Organe in ziemlicher Anzahl hervorgebracht (Fig. 2 a). Zugleich waren in demselben Gewebe die Karpogone erzeugt worden (Fig. 10). Sie sind makroskopisch nicht wahrnehmbar, so daß zunächst scheinbar ein „homosporer" Fruchtstiel, wie KRABBE sagen würde, bestand. Spermogonien und Ascogone aber sind die Voraussetzungen zur Entwicklung von Apothecien. Diese werden hier durch interkalares Wachstum hochgehoben (Fig. 2 b). Vom Becherrand aus nach oben hat man also ein charakteristisches Bild der *Floerkeana*-Gruppe, nämlich sitzende Spermogonien und säulenförmige, durch interkalares Wachstum hochgehobene Podetien. Wie die Apothecien allmählich über den Becherrand hochgehoben werden, davon kann man durch Vergleich von Exemplaren aus demselben Rasen leicht ein Bild gewinnen. Es eignet sich oft dazu auch schon ein einziges Podetium, wenn es seine schläucheführenden Hymenien auf mehr als einem Stiele trägt, so z. B. in Fig. 2, 4, 6, 8 e. Je höher hier der fruchttragende Stiel, desto ausgedehnter das Hymenium. In dem linken Exemplar der Fig. 6 sind einige Hymenien gleichzeitig entstanden.

Es kann vorkommen, daß ebenso wie der primäre Thallus so auch der Becherthallus ohne Spermogonienausbildung bleibt. Wir haben dann völlig sterile Becher (Fig. 18). Ein solcher Becher kann, da er thallodischer Natur ist, ebenso wie der primäre Thallus wieder Primordialpodetien hervorbringen (Fig. 8 a). Letztere wachsen vielleicht wieder zu einem fehlschlagenden Podetium aus, und so ist alsdann die Bedingung zur Bildung eines Bechersprosses gegeben. Der zweite Becher besitzt sonach dieselbe Entwicklungsgeschichte wie der erste. Er bildet gewissermaßen einen dritten Thallus der betreffenden *Cladonie* (Fig. 11, 13, 8 e). Auf diese Weise ist eine natürlichere und einheitlichere Erklärung des Auftretens der Bechersprosse und Prolifikationen gegeben als durch ZUKAL, der nach den oben gemachten Angaben in den Bechersprossen Organe der Transpiration zu finden glaubt.

Wenn die schläucheführenden Hymenien dem Becherrand unmittelbar aufsitzen, was oft genug vorkommt (Fig. 14), so ist auf

dem Becherrand der primitivste Grad der Apothecienentwicklung wiederholt, wie er ja auch bei der *Floerkeana*-Gruppe in Erscheinung tritt. Ich verweise auf *Cl. caespiticia* Floerk., *Cl. miniata* Meyer, F. *sorediella* Wain., *Cl. papillaria* Hoffm. var. *apoda* Nyl., *Cl. macilenta* Nyl. v. *ostreata* Nyl. u. a.

Nicht selten bringt ein Becher lediglich Spermogonien hervor (Fig. 1 e, 15 a). Nach dem Vorausgesagten ist darin nichts Auffälliges zu erblicken. Auf keinen Fall darf man glauben, ein solches Podetium sei ein spezifisches Pyknokonidienpodetium. Schon die Becherbildung ist ein Beweis dafür, daß es sich um ein normales Ascuspodetium handelt und lediglich die Entwicklung ascogener Hyphen unterblieben ist. Es kommt ja auch oft genug vor, daß der primäre Thallus nur Spermogonien erzeugt und nicht zur Ausbildung von Podetien gelangt. Das ökologisch wirksame Moment bei dieser Erscheinung ist in der den Wachstumsprozessen des Podetiums inhärierenden Tendenz zu suchen, die Entwicklung der ascogenen Hyphen räumlich und zeitlich möglichst hinauszuschieben (vgl. S. 239 unten). Von besonderem Interesse ist hier, daß von jener Tendenz in erster Linie die Karpogone und, was damit zusammenhängt, die Asci getroffen werden; das andere Gewebeelement, die Paraphysen, wird nicht in gleichem Maße von der Auslese unterdrückt. So nehmen Paraphysenschichten häufig ganz die Ausbildung und Vollendung wie in einem ascusführenden Apothecium an. Solche taube Früchte sind oft dann festzustellen, wenn sich der Becherrand in seiner ganzen Ausdehnung mit einem Apothecium bedeckt, so z. B. nicht selten bei *Cl. cyanipes* (vgl. Fig. 7 b), *Cl. coccifera*, *Cl. gracilis* (siehe KRABBE Taf. XI) u. a. Es ist aber bezeichnend, daß derartige taube Hymenien viel seltener und nie in dem Maße wie die fertilen durch interkalares Wachstum über den Becherrand erhoben werden. — Auf Taf. VII Fig. 18 ist eine *Cl. pyxidata* gezeigt, deren Podetien auffallend kurz sind. Es sitzt scheinbar der Becher unvermittelt dem primären Thallus auf. Besteht hier nicht ein Widerspruch zu der gewonnenen Erkenntnis, die Podetien sollen verlängert, die ascogenen Hyphen erst spät entwickelt und in diesem Zusammenhange die Becher gebildet werden? Nicht schwer ist das scheinbar Zwecklose dieser Flechtenform zu erklären. Die Anpassung ist hier soweit vorgeschritten, daß die grundständigen Thallusschuppen keine Spermogonien mehr hervorbringen. Obgleich nun hier die Variabilität eine Form schuf, die auffallend kurze Podetien hat, so mußte der Becher erhalten bleiben, da sonst der Kopulationsvorgang erschwert worden wäre. Der Becher steht sonach hier vorzüglich im Dienste der Spermogonienentwicklung. — *Cl. pyxidata* hat manchmal sitzende

Apothecien; hier müßten natürlich die Karpogone in den Primordialpodetien zur Entfaltung kommen wie bei der *Floerkeana*-Gruppe. Derartige Primordialpodetien sind tatsächlich beobachtet worden, und zwar von WAINIO (Tutk. Clad.).

Mit der Herausbildung des Bechers als eines Mittels, das den Sexualvorgang auf der Höhe des Podetiums ermöglicht, geht parallel das Verschwinden der Spermogonien von den primären Thallusschuppen. Sie sind hier zwecklos geworden. Wir finden bei *Cladonien* mit regelmäßiger Becherbildung keine grundständigen Spermogonien mehr. Die vereinzelten Fälle, wo dies doch noch vorkommt, können unter allen Umständen als Rückschläge betrachtet werden. Es herrscht bei den *Cladonien* in dieser Hinsicht dasselbe Gesetz wie bei den *Peltideaceen*. Auch hier verschwinden die Spermogonien in dem Maße als die morphotischen Bedingungen für den Kopulationsvorgang verloren gehen. Die *Peltideaceen* [1]) bilden keine Trichogynen; dementsprechend fehlen die Spermogonien ganz, wie bei *Solorina*, oder sie werden außerordentlich selten, so bei *Peltigera*, erzeugt.

Die Orientierung der Spermogonien einerseits und die Becherbildung und Entwicklung ascogener Hyphen andererseits sind korrespondierende Vorgänge. Ganz besonders instruktiv sind in dieser Hinsicht Arten, die einen Übergang zwischen der *Floerkeana*- und *Pyxidata*-Gruppe darstellen. So bringen *Cl. alcicornis* und *endiviaefolia* ihre Apothecien einerseits auf pfriemförmigen Podetien, andererseits aber auch auf Bechern hervor. Die Spermogonien sitzen dementsprechend sowohl auf Bechern als auch ungestielt auf dem primären Thallus. Kurzgestielte Spermogonien sind auch vorhanden, aber sehr selten (vgl. S. 243 oben). Die Entwicklung der Karpogone korrespondiert mit diesen äußeren Zuständen. Sie stellen sich teils im Primordialpodetium, also in gleicher Höhe mit den grundständigen Spermogonien, teils im Becherrand ein. — Bei der Betrachtung einer größeren Anzahl von Exemplaren, die einem Rasen entstammen, wird man hinsichtlich der Spermogonienorientierung stets folgende, auf die Sexualität weisende Regelmäßigkeit finden: die Spermogonien sind in mindestens derselben Höhe inseriert wie die Karpogone; bei der *Floerkeana*-Gruppe beide auf dem primären Thallus; bei der *Pyxidata*-Gruppe ist das Orientierungsmittel der Becherrand. Wenn die Spermogonien hier und da ein wenig gestielt sind, so hat das den Vorteil, daß sie etwas ü b e r den Trichogynen stehen, was beim Abfließen der Spermatien nur von Vorteil sein kann (vgl. Fig. 15).

---

[1]) Siehe FUNFSTÜCK: Literaturangabe Nr. 6 und BAUR: Literaturangabe Nr. 3.

Um in der Klärung einzelner Zustände der Podetiengestaltung fortzufahren, verweise ich auf die außerordentlich variable *Cl. fimbriata* Fr. — Sie hat schöne Becherformen. Für diese gelten die bereits gemachten Ausführungen. Dann aber trifft man sehr oft kornute Formen an, die zum größten Teile absolut steril sind. WAINIO hat bereits gezeigt, daß das zum Teil Formen sind, bei denen durch den Standort — starke Sonnenbestrahlung — die Becherbildung unterdrückt ist. Man findet allerdings auch Rasen, in denen schöne Becher und stiftförmige Podetien in bester Eintracht durcheinanderstehen. Hier kann man den Standort nicht mehr verantwortlich machen. Meiner Ansicht nach ist *Cl. fimbriata* eine Art, bei der jene Tendenz, das ascogene Gewebe recht spät zur Entfaltung zu bringen, zum großen Teile schon zur völligen Unterdrückung der Apothecienentwicklung geführt hat. Damit schwindet natürlich auch die Notwendigkeit, Becher zu bilden. Darum die Stiftform der Podetien. An Stelle der Sporen tritt die rein vegetative Vermehrung durch die Soredien, die ja gerade bei dieser Art außerordentlich schön und reich gebildet werden (mehlartige Bestäubung der Podetien!). — Diese Spezies entwickelt auch hier und da (Fig. 1 c, d) Apothecien auf becherlosen Stielen. Solche kornute Formen der *fimbriata* sind nicht etwa Rückschläge in den *Floerkeana*-Typus. Das kann schon deswegen nicht angenommen werden, weil die ascogenen Fäden nicht im Primordialpodetium gebildet wurden, und weil auch auf dem primären Thallus keine Spermogonien wachsen. Wir haben vielmehr eine entwicklungsgeschichtlich neue Form, die durch Rückbildung des Bechers entstanden ist (vgl. dazu die einzelnen Individuen der Fig. 1). — Dasselbe gilt im großen und ganzen auch von *Cl. cornuta* Schaer. — Einen ganz direkten Beweis für diese Behauptungen geben uns die zu den *Ochroleucae* Wainio gehörigen Spezies. Es sind dies, wie WAINIO nachgewiesen hat, Arten, deren systematischer Zusammengehörigkeit eine stammesgeschichtliche Verwandtschaft entspricht. Diese Arten sind *Cl. botrytes* Willd., *Cl. carneola* Fr., *Cl. bacilliformis* Wain., *Cl. cyanipis* Nyl. In ihnen ist eine Skala vom Becher zur Pfriemform gegeben.

1. *Cl. carneola* Fr. (Fig. 6) entwickelt Becher. Auf ihnen sitzen gestielt Apothecien und ungestielt Spermogonien. Wir haben also die typischen Merkmale der *Pyxidata*-Gruppe.

2. *Cl. botrytes* Willd. (Fig. 5 a) hat keine Becher, fruchtet aber fast regelmäßig. Die Spermogonien sitzen dementsprechend auf dem primären Thallus (Fig. 5 bei ×). *Cl. botrytes* gehört sonach der *Floerkeana*-Gruppe an. Interessant ist hier eine Übergangserscheinung: Unsere Art verbreitert oft ihr Podetium nach oben hin,

so daß an der Verzweigungsstelle fast ein Becher entsteht (Fig. 5 b). Man könnte von einem Versuch sprechen, den Scyphus zu bilden. Einzelne Spermogonien erscheinen nun bei dieser Flechte an den Flanken des Podetiums. Dem Versuch, einen Becher zu formen, geht also der Versuch der Natur parallel, auch die Spermogonien hochzubringen. Denselben Parallelismus findet man bezeichnenderweise auch bei anderen Arten, wenn es bei ihnen zu einer Verbreiterung des Podetiums, also gewissermaßen zu einem Ansatz der Becherbildung kommt. Es seien hier genannt *Cl. cariosa* Spreng., *Cl. peltasta* Spreng., *Cl. papillaria* Hoffm.

3. *Cl. bacilliformis* Wain. hat stiftförmige Podetien, die nach oben breiter werden und sich verästeln, mitunter auch Becher hervorbringen. Es sind hier also die Merkmale von *botrytes* in verstärktem Maße vorhanden; dementsprechend ist die Orientierung der Spermogonien: nämlich auf dem primären Thallus und den Höhen der Podetien.

4. *Cl. cyanipes* Nyl. (Fig. 7). Sie hat stiftförmige, sehr selten ganz schmale, becherführende Podetien. Da aber hier Spermogonien bisher nur auf den Spitzen dieser stiftförmigen Podetien gefunden wurden — sie sind übrigens nicht zu häufig —, so liegt hier scheinbar ein Widerspruch zu der von uns gefundenen Gesetzmäßigkeit vor. Bei genauerer Erwägung verliert sich jedoch dieser Widerspruch. Schon bei *botrytes* und in stärkerem Maße bei *bacilliformis* war zu sehen, wie die *Ochroleucae* die Neigung haben, die Spermogonien auf die Höhe der Podetien zu bringen. In *carneola* ist das vollkommen erreicht, da auch die Becherbildung zum bleibenden Merkmal wurde. Soll nun die Insertion der Spermogonien auf isolierten, stiftförmigen Podetien nicht sinnlos sein, so muß man annehmen, daß sich *cyanipes* phyletisch aus einer Becherflechte entwickelt hat. Der Becher schwand durch die Variabilität, aber die Fähigkeit, Spermogonien auf den Podetienspitzen zu erzeugen, blieb infolge der Vererbung bestehen. Das sporadische Auftreten von Bechern beweist, daß stammesgeschichtliche Beziehungen zu Becherflechten tatsächlich vorhanden sind und daß die Orientierung der Spermogonien doch nicht sinnlos ist. *Cl. cyanipes* ist eine Art, deren morphotische Zustände unter dem Gesichtspunkte der Stammesgeschichte eine genügende Klärung erfahren. Da bei dieser Spezies die Voraussetzungen zur Befruchtung nur unvollkommen entwickelt sind, so finden wir infolgedessen auch nur selten Apothecien; oder letztere entbehren wenigstens der Sporen (vgl. Fig. 7 b). Auch hier hat die Natur durch reichliche Soredienproduktion einen ausreichenden Ersatz geschaffen Alle Podetien sind, um mit den Systematikern zu reden, gelblich-

mehlartig oder sorediös-feinkörnig bestaubt. Wir haben sonach eine ähnliche Erscheinung wie bei *Cl. fimbriata* vor uns. — Auf Grund der Orientierung der Spermogonien am Thallus und der Becherentwicklung kommt man innerhalb der *Ochroleuca* zu folgenden phylogenetischen Anschauungen: *Cl. botrytes* ist die primitivste Form. Etwas höher entwickelt ist schon *Cl. bacilliformis*. Aus dieser könnte *Cl. carneola* durch Becherbildung hervorgegangen sein. *Cl. cyanipes* aber ist durch Reduktion des Bechers wieder aus *Cl. carneola* entstanden. — Höchst interessant ist es nun, daß WAINIO auf Grund ganz anderer Tatsachen, nämlich lediglich durch Standortsbeobachtungen, zu demselben Ergebnis gekommen ist. Vgl. Mon. Clad. univ. III, Variabilité des espèces p. 112.

Schließlich sei noch ein Wort über die in Fig. 12 gegebenen Becherformen gesagt. Wir sehen bei diesen Podetien, die *Cl. fimbriata* angehören, scheinbar einseitig entwickelte Becher. Mit der oben gebotenen Finalerklärung des Bechers kann man eine solche Form nicht erschöpfend charakterisieren, denn welchen Zweck sollte für die Bildung von Karpogonen und Spermogonien oder für das Halten des Wassers ein Becher diese auffallend unsymmetrische Form haben? In Fig. 12 c ist die Erklärung gegeben. Ursprünglich, als der Becher nur Spermogonien und Karpogone trug, hatte er die typische, symmetrische Form. Hernach schritt die eine Seite zu reicher Entwicklung von Sprossen, was durch die schraffierte Partie gekennzeichnet ist. Auch bei 12 a liegt derselbe Vorgang zugrunde. Hier verbreitete sich der Fuß des ursprünglich schmalen Sprosses — ein solcher sitzt auf dem zweiten Becher! — sehr stark, d. h. das interkalare Wachstum, auf dem in der Hauptsache das Wachstum der Podetien beruht, zog die ganze Hälfte des Bechcrrandes in Mitleidenschaft. Der zweite Becher dieses Exemplares ist noch ganz normal gebaut. Vielleicht entwickelt sich auch der kleine Sproß wieder stark, so daß dann oben dieselbe unsymmetrische Becherform gebildet wird wie beim ersten Podetium. Ähnliche morphotische Zustände finden sich auch bei den Individuen der Fig. 13 c I, II, 15 a, 8 e vor.

Als Abschluß der Betrachtungen über die Becherflechten sei nochmals auf die Natur der Spermatien hingewiesen. Es war innerhalb der *Floerkeana*- und *Pyxidata*-Gruppe die Tendenz festgestellt worden, das Apothecium möglichst hochzuheben. Eine Folge dieser nützlichen Neigung ist die späte Entwicklung der Karpogone. Die durch die Selektion eintretende Steigerung dieses Vorganges bringt es mit sich, daß die Ausbildung ascogener Hyphen schließlich ganz ausbleibt (völlig sterile Podetien, taube Apothecien). Es besteht

sonach der seltsame Fall, daß die ursprünglich für die Funktionen der Reproduktion sehr zweckmäßige Tendenz schließlich jene Funktionen unmöglich macht. — Wichtig hierbei ist nun, daß nur die Ascogone spät entwickelt werden sollen; zunächst nicht werden von dieser Neigung die Spermatien getroffen. Um noch einmal anschaulich zu werden, sei auf eine Becherflechte verwiesen: Der Becher ist ein thallodischer Ort; als solcher erzeugt er Spermogonien und Primordialsprosse. Letzteren aber wohnt die Tendenz der späten Differenzierung ascogener Hyphen inne. Also finden wir die Spermogonien zahlreich, Apothecien aber gar nicht oder vielleicht taub. Die Spermogonien werden sonach im allgemeinen zahlreicher anzutreffen sein als die schläuchetragenden Hymenien. Aus dem Zahlenverhältnis zwischen Apothecien und Spermogonien aber einfach so zu schließen: „Weil die Spermatien zahlreicher sind als die Sporen, müssen sie Propagationszellen sein," wie es u. a. KRABBE tut, dafür liegt kein logisch zwingender Grund vor, zum mindesten hält sich eine solche Schlußfolgerung an sehr äußerliche Momente. Selbst wenn Spermatien die Fähigkeit besitzen sollten, bei Vereinigung mit Algen einen neuen Thallus zu bilden, was nur durch umfassende Experimente endgültig festzulegen ist, so müssen sie doch einstmals männliche Organe gewesen sein. Dafür sprechen die morphologischen Zustände bei *Cladonia* mit viel Klarheit. Wenn Spermatien in Nährlösungen[1]) zum Keimen gebracht wurden, so hat das gar nichts zu sagen. Auf diese Weise hat man auch tierische Spermatozoiden zur Entwicklung von Individuen gebracht. — Es ist meiner Ansicht nach nach dem Vorausgesagten eine berechtigte Forderung, bei dem von unseren alten Systematikern geführten Namen „Spermatium" gegenüber „Konidium" zu bleiben; ebenso sollte man von „Spermogonien" und nicht von „Pykniden" oder „Conceptacula pycnoconidiorum" reden. Das gilt wenigstens für *Cladonia*. Man sollte auch bei diesen Ausdrücken bleiben, selbst wenn der Sexualismus bei *Cladonia* der stammesgeschichtlichen Vergangenheit angehörte. Tatsächlich lassen sich Fälle anführen, die auf eingetretene Apogamie hinweisen. Man betrachte daraufhin die in Fig. 7 b dargestellten Podetien von *Cl. cyanipes*. Ihre Scheitel tragen Apothecien, die allerdings hier ohne Schläuche sind, in anderen Fällen aber sicher solche enthalten. Da am Podetium nirgends Spermogonien zu entdecken sind, ferner keine Becher und ascogene Hyphen erst sehr spät gebildet werden, so muß man mangels morphotischer Voraussetzungen für eine Kopulation auf partheno-

---

[1]) Vgl. MÖLLER: Literaturangabe Nr. 12.

Zone eintritt.[1]) Querschnitte durch Podetienäste decken das für die Zweigbildung jedenfalls ausschlaggebende Moment auf: In den dünnen Zweigen ist nämlich die Gonidienschicht verhältnismäßig dicker als in den Hauptachsen. Letztere verstärken, um die nötige Stützkraft zu haben, entsprechend ihrer Streckung die Innenwände. Hingegen dem Dickenwachstum des Gonidienmantels ist wegen des Lichtbedürfnisses seiner grünen Elemente eine Grenze gesetzt. Es tritt schließlich ein Augenblick ein, da die Gonidien für das unter ihnen liegende Gewebe nicht mehr genug Nahrung schaffen können. Die Zweigbildung wirkt sonach zweckmäßig. — Die ökologischen Zustände der Strauchcladonien sind damit aber noch nicht erschöpfend charakterisiert. Meiner Ansicht nach hat man immer zu wenig darauf geachtet, daß jene Spezies zwar verzweigte Podetien besitzen, dabei aber stets in dichten Gesellschaften auftreten. Auf diese Weise vermögen sie sich im Kampfe um den Standort anderen Pflanzen gegenüber zu behaupten, und — was vielleicht noch ausschlaggebender ist — eine solche, festgeschlossene Phalanx von Podetien hält den Unbilden der Witterung Stand; besitzen doch gerade viele dieser hierhergehörigen Arten außerordentlich zerbrechliche Lagerstiele. — Je mehr wir in rauhe, unwirtliche Landstriche kommen, desto häufiger treffen wir solche rasenförmig vereinte *Cladonien* an; am schönsten an Stellen der Gebirge, die Wind und Wetter, dem Regen und dem Schneetreiben ausgesetzt sind; so auf den Alpenpässen *Cl. alpestris*, *amaurocraea* und mehr; in den deutschen Mittelgebirgen, z. B. sehr schön auf dem Jeschken und den kahlen Kuppen des Riesengebirges, in auffallend dichten Rasen die *Cl. uncialis*. Den Vorteil des Zusammenschlusses der Podetien im einzelnen hier auszumalen, ist wohl nicht nötig. Nur auf folgendes sei besonders aufmerksam gemacht: Jene Gebirgsgegenden sind einen großen Teil des Jahres über mit Schnee und Eis bedeckt. Diesen Lasten, besonders auch dem Druck, der durch rutschende Schneemassen entsteht, kann natürlich ein geschlossener Rasen Widerstand entgegensetzen, während ein einzelnes hochwüchsiges Podetium einfach geknickt würde. Eine interessante Beobachtung kann man an den geschilderten Örtlichkeiten hinsichtlich der Becherflechten machen. Diese könnten sich mit ihren isoliert stehenden Podetien schlecht an exponierten Stellen halten; wir finden sie in guter Ausbildung darum entweder in der schützenden Nachbarschaft von Geröll oder auch inmitten der Podetiengesellschaften rasenbildender Flechtenarten, so u. a. auch gewisser *Cetrarien*, *Alectorien*. Dadurch retten sich diese Becherflechten in Be-

[1]) Immerhin ist der Vorteil minimal, da die Podetien nicht massiv, sondern Hohlzylinder sind.

dingungen hinüber, an die sie allein nicht angepaßt sind; denn nun genießen auch sie den Vorteil, den die Vereinigung zahlreicher Individuen verleiht. — Wenn die dichtrasigen *Cladonien* besonders in nördlichen Landstrichen den übrigen Arten derselben Gattung den Rang abgelaufen haben, worauf WAINIO hingewiesen hat, so steht dies mit den eben geschilderten Verhältnissen im Einklang.

Die Entwicklung zum rasenförmigen Zusammenschluß hat nun hinsichtlich der morphologischen Ausgestaltung noch eine besondere Folge- beziehentlich Nebenerscheinung. Ein Vergleich der *Rangiferina*-[1]) mit der *Pyxidata*-Gruppe zeigt nämlich, daß beide viele Ähnlichkeiten besitzen. So ist ihre gemeinsame stammesgeschichtliche Wurzel im *Floerkeana*-Typus zu suchen; so entwickeln beide die Karpogone erst dann, wenn das Podetium schon eine beträchtliche Höhe erreicht hat; dementsprechend sitzen hier wie dort die Spermogonien auf der Höhe der Podetien. Der einzige Unterschied liegt in der Becherbildung hier und der Erzeugung einer Verzweigung dort. Wie nun durch den B e c h e r das ursprüngliche Wesen des Podetiums überschritten wurde, indem durch ihn ein Gewebe geschaffen ward, das die Funktionen des primären Thallus erneuerte, so vollzieht sich derselbe biologische Vorgang mit der Ausbildung rasenförmigen Wuchses. Mit dem Auftreten der Seitenäste ist zunächst schon der streng vertikale Wuchs des Podetiums geschwunden, das ja anfänglich allein dem Zweck der Sporenaussaat seine morphologische Struktur verdankt. Da sich aber die Spezies der *Rangiferina*-Gruppe zu Gesellschaften zusammenschließen, so kommt hier auch im großen und ganzen jenes ökologisch wirksame Moment in Wegfall, nämlich daß Podetien ihre Apothecien über die Umgebung hochheben sollen. Da das Podetium also nicht mehr ausgesprochen im Dienste der Sporenaussaat steht, so müssen wir in ihnen vegetativ geartete Organe erblicken. Dafür spricht auch das Schwinden der grundständigen Thallusschuppen, sowie das Auftreten von Spermogonien und Karpogonen auf den Podetiumästen. Freilich werden hier die Podetien oft erst Jahrzehnte alt, ehe sie zu einer Differenzierung der Sexualorgane schreiten. — Bedeutende Schwierigkeit bereitet es, bei diesen Arten den Ort der Karpogonentwicklung festzustellen; dort war es der Becherrand, hier ist es das Zweigsystem. In letzterem aber ist nicht eine so scharf gezeichnete Linie des Insertionsortes wie im Becherrand gegeben. Immerhin läßt sich eine Richtlinie finden; denn da die Spermogonien nicht auf einem horizontal ausgebreiteten Thallus sitzen, können

[1]) Alle Arten, deren Podetien sich zu rasenförmigen Verbänden zusammenschließen und ohne Becher bleiben, seien als *Rangiferina*-Gruppe bezeichnet.

die Karpogone, die von ihnen befruchtet werden sollen, nur tiefer liegen. Suche also Karpogone an Podetien, deren Spitzen Spermogonien führen! Ungeeignet sind solche, die bereits Apothecien haben. Die karpogonführenden Gewebepartien zeigen sich zuweilen schon dem mit einer guten Lupe bewaffneten Auge als kleine Pusteln, so bei *Cl. furcata* Schrad., *Cl. Delessertii* Wain., *Cl. uncialis* Web. u. a. Vielmals wird aber auch das eifrigste Suchen nach den weiblichen Hyphen nicht von dem gewünschten Erfolg begleitet sein; denn auch hier herrscht die Tendenz, das ascogene Gewebe möglichst spät zur Ausbildung zu bringen. Vielleicht existieren bei den dichtrasigen sogar zweihäusige Arten. Eine genauere Untersuchung der diesbezüglichen Verhältnisse behalte ich mir noch vor. — Auch hier wird das schläucheführende Hymenium durch interkalares Wachstum der darunterliegenden Gewebepartien hochgehoben. Man betrachte daraufhin die Fig. 16 und 17. Beide Stücke entstammen einem Rasen der *Cl. furcata* Schrad. In Fig. 16 sind die Abzweigungen der Podetien von Spermogonien gekrönt. Unter denen an der Spitze wurden bei der mikroskopischen Untersuchung Karpogone gefunden. Nach dem Befruchtungsvorgang strecken sich die Teile, welche Apothecien hervorbringen und verzweigen sich noch, wobei die ascogenen Hyphen in die einzelnen Zweige nachwachsen. Schließlich entsteht ein Podetium vom Schlage des in Fig. 17 wiedergegebenen. Bei × sind Spermogonien. Von unten bis dorthin gleicht das Podetium denen der Fig. 16. Die obere Partie mit den zahlreichen Hymenien ist gleichsam nachträglich aufgesetzt worden. — Mit den Jahren sterben jene Spermogonien, die unterhalb der Apothecienäste liegen, ab und man erhält wohl dann Podetien, die nur Apothecien führen. Man darf, falls man derartige Podetien auffindet, aber nicht glauben, daß man eine zweihäusige Spezies vor sich habe. Die Staubblätter der Phanerogamen schwinden ja auch, sobald sie ihren Zweck erfüllt haben. — Die geschilderten Zustände bringen uns auf die Frage: Weshalb entwickeln nicht auch diese *Cladonien* die für die geschlechtliche Pflanze so zweckmäßige Einrichtung des Diaphragmas? Dies liegt offenbar daran, daß der Becher durch den rasenförmigen Wuchs ersetzt wird. Der Becher sollte eine verbreiterte Insertionslinie für die Sexualorgane schaffen; dasselbe ist durch die Zweige oder doch wenigstens durch das Auftreten der Podetien en masse bewirkt. Solch ein dichter Rasen ersetzt aber auch den Becher insofern, als er ein Feuchtigkeitsreservoir darstellt. In dem dichten Polster einer derartigen *Cladonie* (vgl. Fig. 21) hält sich das Wasser ähnlich wie in einem Rasen Moos. Es unterliegt hier auch nur einer langsamen Verdunstung. Damit aber sind für die Funktionen der Reproduktion

dieselben Vorteile geschaffen, wie innerhalb der *Pyxidata*-Gruppe durch den Becher (vgl. S. 239 ff.). Die morphotischen Voraussetzungen zur Erzeugung von Apothecien sind sonach hier im dichtrasigen Wuchs der Podetien gegeben. Es kommt hier nicht allein auf die Verzweigung, in viel stärkerem Maße auf den rasenförmigen Zusammenschluß der Podetien an; gibt es doch Arten, die nur ganz geringe Verzweigungen aufweisen, dafür aber um so dichter wachsen, so *Cl. uncialis* Web. *F. dicraea* Harm., *Cl. rangiformis* Hoffm. — Welchen besonderen Anpassungswert ein solcher Rasen hinsichtlich des Sexualvorganges haben kann, darauf sei mit folgendem ganz kurz hingewiesen. Im Winter stellen derartige Spezies feste, einheitliche Stücke von Schnee oder Eis dar. Wenn die Schneeschmelze einsetzt, werden zunächst die Sproßspitzen der betreffenden *Cladonien* frei, während die im Rasen sitzende feste Schnee- oder Eisschicht nur langsam zurückweicht. Das Schmelzwasser und die warmen Frühlingsregen sammeln sich dann zur Genüge zwischen den Spitzen der Podetien, um dem Lebensprozesse der Kopulation eine Brücke zu schlagen. Arten, für die diese Witterungsverhältnisse nicht so sehr in Betracht kommen, wie viele *Clasmariae*, führen darum die Karpogone in unmittelbarer Nachbarschaft der Spermogonien, so *Cl. furcata, crispata, cenotea, squamosa*, während gerade bei den dichtwüchsigsten Spezies, deren Verbreitungsoptimum in den schneereichen Landstrichen liegt, wie *Cl. sylvatica, alpestris, rangiferina* u. a. und die auf dünnen Sprossen sitzende Spermogonien haben (Fig. 21), oft ein ganz beträchtlicher Abstand dieser Organe von den Partien mit ascogenen Hyphen festzustellen ist. Ob es sogar zweihäusige Arten gibt, das soll erst noch genauer untersucht werden. Nach dem, was ich bis jetzt an Studien über die rasenbildenden Arten hinter mir habe, muß ich diese Ansicht verneinen. Sicher habe ich einhäusige Podetien, also solche mit Spermogonien und ascogenen Elementen bei folgenden Spezies beobachtet: *Cl. rangiferina* Web., *sylvatica* Hoffm., *impexa* Harm., *amaurocraea* Schaer., *uncialis* Web., *squamosa* Hoffm., *furcata* Schrad., *crispata* Flot., *Delessertii* Wain., *glauca* Schaer. Wenn man bei diesen Arten Podetien mit Spermogonien findet, so darf man aus denselben Gründen, die für die *Pyxidata*-Gruppe ausschlaggebend waren, in ihnen nicht spezifische Pyknokonidienpodetien erblicken. Ein Podetium mit nur Apothecien aber ist so entstanden, daß die unteren, spermogonienerzeugenden Partien bereits abgestorben sind; haben doch die meisten der hierhergehörigen Spezies ein unbegrenztes Spitzenwachstum, während ihre Basis entsprechend in Zerfall übergeht.

Wenn wir auf die bisherigen Erörterungen zurückschauen, so finden wir, daß sie sich anlehnten an die drei großen ökologischen Grundtypen der *Cladonien*:

1. der *Floerkeana*-Typus,
2. der *Pyxidata*-Typus,
3. der *Rangiferina*-Typus.

Der *Floerkeana*-Typus hat Podetien, deren äußere und innere Gestaltung vorzüglich durch den Zweck bestimmt ist, das Apothecium hochzuheben. Die ökologisch-wirksamen Momente liegen sonach in den Funktionen der Propagation. — Sobald dieser morphotische Ausdruck (Säulenform, sofortige Ausbildung der ascogenen Hyphen) überschritten wird, übernimmt das Podetium Fähigkeiten und Funktionen des primären Thallus, nämlich Spermogonien und Karpogone hervorzubringen. Überschritten wird der *Floerkeana*-Typus

1. durch Ausbildung der Becher,
2. durch Ausbildung rasenförmigen Wuchses (reiche Verzweigung).

In beiden Schöpfungen sind gleichzeitig die morphotischen Bedingungen gegeben, unter denen sich die Ausbildung von sporenerzeugenden Hyphen vollziehen kann. Sonach hat die schöpferische Natur bei den höher entwickelten *Cladonien* zwei Wege eingeschlagen, die zu demselben Ziele führen. Unökonomisch wäre es, wollte die Natur beide Merkmale in gleicher Vollendung derselben Art verleihen. Ein Vergleich der einzelnen Spezies überzeugt denn auch davon, daß der rasenförmige Wuchs die Becherbildung unterdrückt, daß eines dieser Merkmale das andere gleichsam ausschließt. Man kann von diesem Gesichtspunkte aus ganz kontinuierliche Skalen der höheren *Cladonien* bilden. Dies sei in folgendem an einigen Spezies veranschaulicht:

1. *Cl. rangiferina* Web. Fig. 21.

Wuchs rasenförmig, Podetien reich verzweigt, untereinander verschlungen und verwachsen.	Becher nie vorhanden.

2. *Cl. furcata* Schrad. Fig. 20.

Wuchs rasig, Podetien zum Teil verschlungen.	Die Achsenenden verbreitern sich hier und da zu angedeuteten offenen Bechern.

3. *Cl. gracilis* Willd. Fig. 19.

Wuchs gedrängt, Podetien nicht verschlungen.	Schmale, regelmäßige Becher vorhanden.

4. *Cl. pyxidata* Fr. u. *Cl. coccifera* Willd. Fig. 18 u. 22.

Podetien isoliert stehend.	Becher breit und regelmäßig.

Aus der Auswahl der Arten ersieht man, daß eine solche Reihe keinen stammesgeschichtlichen Zusammenhang enthüllen soll. Man kann aber auch innerhalb einer bestimmten systematischen Gruppe bleiben, um eine derartig ökologisch charakterisierte Skala zu bilden, so z. B. innerhalb der offenachsigen *Ochrophaeae*:

1. *Cl. uncialis* Web., *rangiformis* Hoffm.,
2. *Cl. amaurocraea* Schreb.,
3. *Cl. squamosa* Hoffm., *crispata* Flot.,
4. *Cl. cenotea* Schaer.

Die *Cocciferae* lassen u. a. folgende Skala vom rasenförmigen Wuchs bis zum isolierten Becher bilden: *Cl. leporina* Fr., *Cl. bellidiflora* Schaer., *Cl. coccifera* Willd.

Von besonderem Interesse sind die Arten, die — ursprünglich der *Rangiferina*-Gruppe angehörig — die Tendenz zeigen, Becher zu bilden. Es handelt sich hier fast durchgehend um offene Becher, die mehr einem Trichter vergleichbar sind. Entwicklungsgeschichtlich betrachtet sind sie eine Anhäufung von Verzweigungen auf engstem Raume. Sobald die breitere Zone eines solchen Trichterrandes da ist, wird er in gleicher Weise wirksam wie der Becherrand der *Cocciferae* und *Thallostelides*, d. h. er ist wirksam als Ort der Spermogonienerzeugung und als Ausgangspunkt für apothecienführende Äste. Dies ist eine bemerkenswerte Konvergenzerscheinung. Es seien einige Einzelbeispiele zum Beweise angeführt. *Cl. cenotea* Schaer. ist stammesgeschichtlich von *Cl. glauca* Flk. abzuleiten (vgl. Wainio III. Distribution géographique des Cladonies). *Cl. glauca* Flk. hat verzweigte, dicht rasig wachsende Podetien, auf deren Spitzen die Spermogonien sitzen. *Cl. cenotea* Schaer. hingegen besitzt offene Becher, und hier sitzen die Spermogonien. Die Apothecien werden durch interkalares Wachstum hochgehoben, so daß wir bei vollendeten Exemplaren den reinen *Pyxidata*-Typus vor uns haben. Genau derselbe phyletische Gang läßt sich bei *Cl. crispata* Flot. feststellen. Die Form *dilacerata* Malbr. hat keine Becher; die Astspitzen sind mit Spermogonien oder (— meist fehlgeschlagenen —) Apothecien geziert oder ganz steril. Die Form *infudibulifera* Wain. gleicht dieser, abgesehen davon, daß sie offene Becher hat. Auf letzteren sitzen Spermogonien und auf erhöhten Spitzen Apothecien, die viel häufiger Sporen enthalten als die der vorigen Form. Becherbildung und Spermogonienbildung gehen also auch hier Hand in Hand, und die Fertilität scheint in hohem Maße von dieser Einrich-

tung abhängig zu sein. Die Neigung offene Becher zu bilden, ist innerhalb der *Unciales* und ganz besonders stark bei den *Chasmariae* vorhanden. Wir finden bei diesen Familien infolgedessen auch Übergangsformen, derart, daß die Becherform sozusagen angestrebt erscheint. Die Spermogonien sitzen dann noch auf Stielchen. — Einige Worte der Erläuterung verdient *Cl. squamosa* Hoffm. Diese hat insofern eine eigenartige Stellung inne, als sie einerseits eine Mittelstellung zwischen der *Pyxidata*- und *Rangiferina*-Gruppe einnimmt, andererseits aber oft in Formen auftritt, die dem *Floerkeana*-Typus angehören. Es sei hierbei im besonderen nur darauf hingewiesen, daß dementsprechend die Spermogonieninsertion eine recht schwankende ist; hier sitzen diese Organe auf dem primären Thallus, dort auf den Astspitzen und in einem dritten Rasen auf kleinen Stielchen des Becherrandes.

Um nun eine Übersicht zu gewinnen, in welcher Weise und Anzahl sich die heute bekannten *Cladonien* auch auf die *Pyxidata*- und *Rangiferina*-Gruppe verteilen, sei hier ein möglichst vollständiges Verzeichnis gegeben, so wie es bereits weiter oben für die *Floerkeana*-Gruppe geschehen ist. Es sei zuvor betont, daß eine solche Aufzählung selbstverständlich nur methodischen Wert besitzt. Zweifellos aber wird sie trotzdem manche Anregung geben. Bei den Arten, die Übergänge darstellen, ist das herrschende Merkmal für die Einreihung bestimmend gewesen, aber durch die Zahl dahinter der schwankende Charakter der betreffenden Art gekennzeichnet. Mit I sei die *Floerkeana*-Gruppe, mit II der *Pyxidata*-Typus und durch III die *Rangiferina*-Gruppe benannt.

Gruppe II.

Podetien mit Bechern. Spermogonien auf dem Becherrand (oder kurzen Stielchen des Bechers), desgl. die Karpogone.

Cl. hypocritica Wainio.
Cl. digitata Schaer.
Cl. hypoxanthoides Wain.
Cl. flabelliformis Wain. I.
Cl. cetrarioides Schwein.
Cl. bellidiflora Schaer. III.
Cl. coccifera Willd.
Cl. corallifera Nyl.
Cl. flavescens Wain.
Cl. metalepta Nyl. I.
(*Cl. insignis* Nyl.) [1]).
(*Cl. firma* Laur.)
(*Cl. hypoxantha* Tuck.)
(*Cl. Ravenelii* Tuck.)
Cl. mutabilis Wain. III.
Cl. Salzmanni Nyl.
Cl. Carassensis Wain.
Cl. crispata Flot. III.
Cl. Dilleniana Floerk.
Cl. Boivini Wainio.

---

[1]) Siehe Fußnote S. 231.

Cl. squamosa Hoffm. III, I.
Cl. rhodoleuca Wain.
Cl. cenotea Schaer.
Cl. turgida Hoffm. I, III.
Cl. gracilis Willd.
Cl. cornuta Schaer.
Cl. degenerans Spreng.
Cl. gracilescens Wain.
Cl. verticillata Hoffm., *Cl. vertic.* var. *abbreviata* W. gehört zu I.
Cl. calycantha Nyl.
Cl. verticillaris Fr.
Cl. pyxidata Fr.
Cl. fimbriata Fr.
Cl. pityrea Fr.
Cl. leucocephala Müll. Arg.
Cl. furfuracea Wain.
Cl. dactylata Tuck.
Cl. pityrophylla Nyl. I.
(*Cl. centrophora* Müll. Arg.)
(*Cl. macrophyllodes* Nyl.)
(*Cl. gymnopoda* Wain.)
(*Cl. Isabelliana* Wain.)
Cl. carneola Fr.
Cl. Brasiliensis Wain.
Cl. cyanipes Nyl. Becher stark reduziert.
Cl. foliacia Schaer. I.

Gruppe III.

Podetien zu dichten Polstern vereínt, meist verzweigt. Spermogonien sitzen auf den Astspitzen, Karpogone bilden sich in bereits hohen Pooetien.

Cl. rangiferina Web.
Cl. sylvatica Hoffm.
Cl. pycnoclada Nyl.
Cl. alpestris Rabenh.
Cl. leporina Fr.
Cl. aggregata Wain.
Cl. Sullivani Müll. Arg.
Cl. retipora Fr.
Cl. Caroliniana Tuck.
Cl. substellata Wain.
Cl. capitellata Babingt.
Cl. xanthoclada Müll. Arg.
Cl. peltasta Spreng.
Cl. medusina Nyl.
Cl. sublanucunosa Wain.
Cl. reticulata Wain.
Cl. candelabrum Nyl. II.
Cl. divaricata Nyl.
Cl. connexa Wain.
Cl. signata Wain.
Cl. albofuscescens Wain.
Cl. peltastica Müll. Arg.
(*Cl. diplotypa* Nyl.)
Cl. polytypa Wain.
Cl. consimilis Wain.
Cl. Georgonina Wain.
Cl. furcata Schaer.
Cl. rangiformis Hoffm.
Cl. erythrosperma Wain.
Cl. Delessertii Wain.
Cl. chondrotypa Wain.
(*Cl. Mexicana* Wain.)
Cl. sphacelata Wain.
Cl. glauca Floerk. II.
Cl. subsquamosa Nyl. II.
(*Cl. cerasphora* Wain.)

Hauptergebnisse.

1. Alle *Cladonien* entwickeln Spermogonien und Karpogone in denselben Gewebepartien, und zwar ist der Ort der Insertion:

a) bei den Arten vom Typus der *Cl. Floerkeana* Sommerf. der primäre Thallus,

b) bei den becherführenden Spezies der Becher (und zwar meist der Rand),

c) bei Arten, deren Podetien zu Rasen gedrängt stehen, die jungen Sprosse auf der Höhe der Podetien.

2. Die Becherform einerseits und der rasige Wuchs resp. die Verzweigung der Podetien andererseits sind insofern zweckmäßige morphologische Zustände, als durch sie die Entstehung des sporenführenden Gewebes gefördert wird, im besonderen die Kopulation der Spermatien mit den Karpogonen auch auf der Höhe der Podetien möglich beziehentlich erleichtert ist.

3. Die Podetien haben ursprünglich (alle Arten vom Typus der *Floerkeana*) die Aufgabe, das Apothecium zum Zwecke der erleichterten Sporenaussaat hochzuheben. — Mittel, um diesen Zweck zu erreichen, sind:

a) zunächst die interkalare Streckung des subhymenialen Gewebes,

b) später außerdem die erst spät erfolgende Herausdifferenzierung der Karpogone im Podetium (Becher- und Strauch-*Cladonien*).

4. Das häufige Auftreten völlig steriler Podetien ist — abgesehen von einigen äußeren Einflüssen, die WAINIO aufgedeckt hat — die Folge der unter 3 b genannten zweckmäßigen Tendenz, das ascogene Gewebe möglichst spät zu entwickeln. Durch die Selektion wurde diese Tendenz soweit gesteigert, daß bei einzelnen Arten schließlich die Sterilität zur Regelmäßigkeit, die Sporenerzeugung aber zur Seltenheit, ja Ausnahme wurde.

5. Die morphologischen Zustände bei *Cladonia* weisen mit großer Deutlichkeit darauf hin, daß die Spermatien keine den Sporen ökologisch gleichwertige Zellen sind, sondern daß die Spermogonien in Beziehungen zu den Karpogonen stehen (Sexualismus). Beide sind korrespondierende Organe. — So gewinnen die morphotischen und anatomischen Zustände bei *Cladonia* generelle Bedeutung hinsichtlich der Streitfrage nach dem Wesen der Spermatien.

6. Es bestehen einzelne Fälle, z. B. sicher bei den Becherflechten, wo die Apothecien asexuell entstanden sind, während die Mehrzahl den Typus der Sexualität führt. Da sich die ersteren Arten phyletisch auf die letzteren zurückführen lassen, so kommt man hinsichtlich der Frage, ob *Cladonia* eine sexuelle Gattung ist, zu folgendem Resultat: „Innerhalb der Gattung *Cladonia* findet ein Übergang von der sexuellen zur parthenogenetischen Sporenentwicklung statt.

7. Die assimilierenden Elemente im Podetium spielen in den weitaus meisten Fällen nur eine Rolle als Nahrungsquelle und haben so hauptsächlich einen Einfluß auf die räumliche Ausdehnung der Podetien und ihrer Glieder. In qualitativer Hinsicht sind sie bestimmend für den Habitus der Podetien nur in einzelnen extremen Fällen geworden (*Cladonia verticillaris* Fr.).

Literatur.

1. BAUR, E.: Zur Frage nach der Sexualität der Collemaceen. Ber. d. d. bot. Ges. 1898.
2. — Die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1901 p. 319.
3. — Untersuchungen über die Entwicklung der Flechtenapothecien. Bot. Ztg. 62 (1904).
4. BORZI: Studii sulla sessualita degli ascomiceti. Nuovo giorn. bot. ital. 1870 (10).
5. DARBISHIRE, O. V.: Über die Apotheciumentwicklung der Flechte *Physcia pulverulenta* (Schreb.) Nyl. Pringsh. Jahrb. 34, p. 329.
6. FÜNFSTÜCK: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. — Jahrb. d. kgl. bot. Gartens zu Berlin 1884 (3).
7. — Der gegenwärtige Stand der Flechtenkunde usw. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 1902.
8. HARMAND, J.: Lichens de France. Catalogue systématique et descriptif. — Épinal 1905 f. Bd. III, IV.
9. KRABBE, G.: Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*. Leipzig 1891.
10. LINDAU, G.: Über Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. Flora 1888.
11. LINDSAY: Memoir on the spermogones and pycnides of filamentous, fruticulose and foliaceous Lichens. — Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXII. p. 171.
12. MÖLLER: Über die Kultur flechtenbildender Ascomyceten ohne Algen. — Untersuchungen aus dem botan. Institut der kgl. Akademie zu Münster. 1887.
13. — Über die sogenannten Spermatien der Ascomyceten. — Botan. Ztg. 1888.
14. REINKE, J.: Abhandlungen über Flechten. — Jahrbücher für wissensch. Botan. 1894. 1896 (26. u. 28.).
15. STAHL, E.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Heft 1: Über die geschlechtliche Fortpflanzung der Collemaceen. Leipzig 1877.
16. WAINIO, E.: Tutkimus Cladoniain phylogenetillisestä. Hessingissae 1879.
17. — Monographia Cladoniarum universalis. 1887—1894. Teile I—III.
18. ZUKAL, H.: Morphologische und biologische Untersuchungen über Flechten. — Sitzungsberichte der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Wien 1896 p. 197.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. *Cladonia fimbriata* f. *fibula* Harm. — Alle Podetien entstammen einem Rasen. a ist absolut steril, enthält also auch kein ascogenen Hyphen. Bei e ist ein Becher vorhanden, dessen Rand Spermogonien und — äußerlich nicht sichtbar — Karpogone hervorgebracht hat. f zeigt ein noch

älteres Stadium der Entwicklung. Der Becher brachte ein Apothecium hervor, das durch interkalares Wachstum hochgehoben wurde. — b, c, d sind Podetien, die ihre Hymenien ohne vorherige Ausbildung eines Bechers und von Spermatien gebildet haben. Den phyletischen Zusammenhang erkennt man bei d, wo das Podetium einen Versuch der Becherbildung machte. Bei b, c, d sind die Apothecien sicher partherogenetisch entstanden. — Alle Apothecien enthielten Sporen.

Fig. 2 a, b. *Cladonia coccifera* Willd. — a jüngeres Stadium mit Spermogonien und Karpogonen im Becherrand; b älteres Stadium.

Fig. 3. *Cladonia digitata* Schaer. — Die Podetien sitzen auf geneigter Unterlage. Sie zeigen streng negativen Geotropismus.

Fig. 4. *Cladonia pyxidata* Fr. — Podetien aus einem Rasen, der ausgesprochen einseitige Beleuchtung empfing. Die Lichtseite ist mit thallodischen Schuppen besetzt.

Fig. 5 a, b. *Cladonia botrytes* Willd. — a. Der ganze Scheitel des Podetiums der Podetien hat sich zu schläucheführenden Hymenien differenziert. Bei × Spermogonien auf dem primären Thallus. — b. Ein fehlgeschlagenes Podetium; es haben sich gesetzmäßig Becher gebildet, die vollkommen bei II, mehr angedeutet bei I sind. Derartige Podetien hier Ausnahme.

Fig. 6. *Cladonia carneola* Fr. — Die Becher führen Spermogonien und Apothecien. Letztere sind in der charakteristischen Weise durch interkalares Wachstum hochgehoben.

Fig. 7. *Cladonia cyanipes* Wain. — a. Der Scheitel des Podetiums trägt Spermogonien. — b. Scheitel mit Apothecien, die aber keine Schläuche enthielten.

Fig. 8. *Cladonia gracilis* Cocm. — a, b, c aus einem Rasen, e, d auch aus einem Rasen. — Die Apothecien enthielten reife Schläuche. — a gänzlich steril; b Becher mit Spermogonien und Karpogonen; c weiter vorgeschrittenes Stadium. Die Apothecien, deren Entstehung im Becherrand stattfand, sind durch interkalares Wachstum hochgehoben worden. — d auf dem Becherrand gänzlich sterile Podetien zweiter Ordnung (= Randsprosse). Die Becherbildung fehlt in Korrespondenz zur absoluten Sterilität; e Podetien zweiter Ordnung mit normaler Becherbildung.

Fig. 9. *Cladonia fimbriata* Fr. a Becher mit Spermogonien und Karpogonen. Letztere makroskopisch nicht sichtbar. b Schnitt durch den Rand dieses Bechers. Bei × ein Trichogyn. Man beachte den reichen Zellinhalt, der es den anderen Hyphen gegenüber kenntlich macht. Die algenführenden Partien etwas schematisiert.

Fig. 10. *Cladonia coccifera* Willd. — a Schnitt durch einen jugendlichen, apothecienlosen Becher, wie er in Fig. 2 a dargestellt ist. Bei I Karpogon, bei II Spermogonium. b. Der obere Teil des Karpogons bei stärkerer Vergrößerung. Die eine Hyphe schickt zwei Trichogyne an die Oberfläche. — Die benachbarten, algenführenden Partien etwas schematisch.

Fig. 11. *Cladonia pyxidata* Fr. Man beachte die sitzenden Spermogonien und die durch interkalares Wachstum hochgehobenen Apothecien.

Fig. 12. *Cladonia fimbriata* Fr. Der Becher hat durch nachträgliches Wachstum seine ursprünglich regelmäßige Gestalt verloren. c veranschaulicht den Wachstumsprozeß, durch den die regellose Form des Podetiums b entstand.

Fig. 13. *Cladonia verticillata* Flk. — Die Apothecien sind schrafficrt. c I und II ähnliche Zustände wie bei 12 b.

Fig. 14. *Cladonia deformis* Hoffm. — Die Ascushymenien wurden hier nicht hochgehoben.

Fig. 15. *Cladonia gracilis* Coem. Spermogonien stehen auf zierlichen Stielchen. Die Streckung des Gewebes unter dem Ascushymenium ist aber viel auffälliger.

Fig. 16. *Cladonia furcata* Fr. Podetien mit Spermogonien. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, daß sich unter den obersten Spermogonien Karpogone befanden.

Fig. 17. *Cladonia furcata* Fr. Podetium aus demselben Rasen wie Fig. 16. Aus den befruchteten Karpogonen, die sich in der Nähe der Spermogonien bei × befanden, sind die apothecientragenden Äste hervorgegangen.

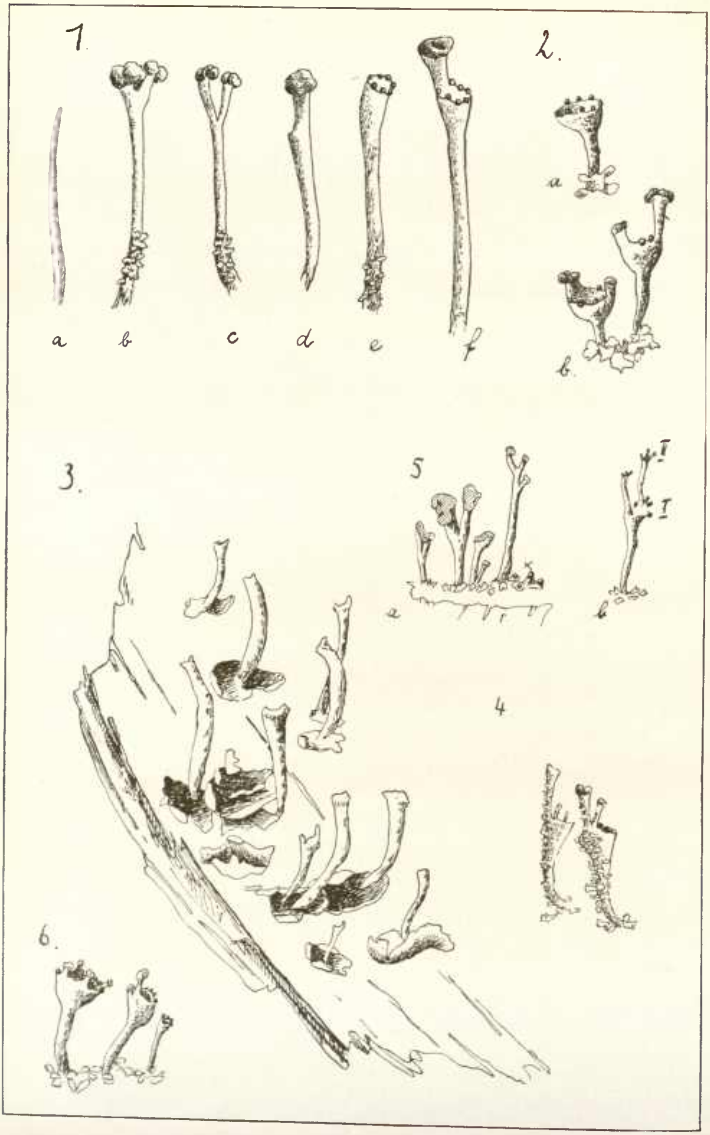
Fig. 18. *Cladonia pyxidata* Fr.

Fig. 19. *Cladonia gracilis* Coem.

Fig. 20. *Cladonia furcata* Fr.

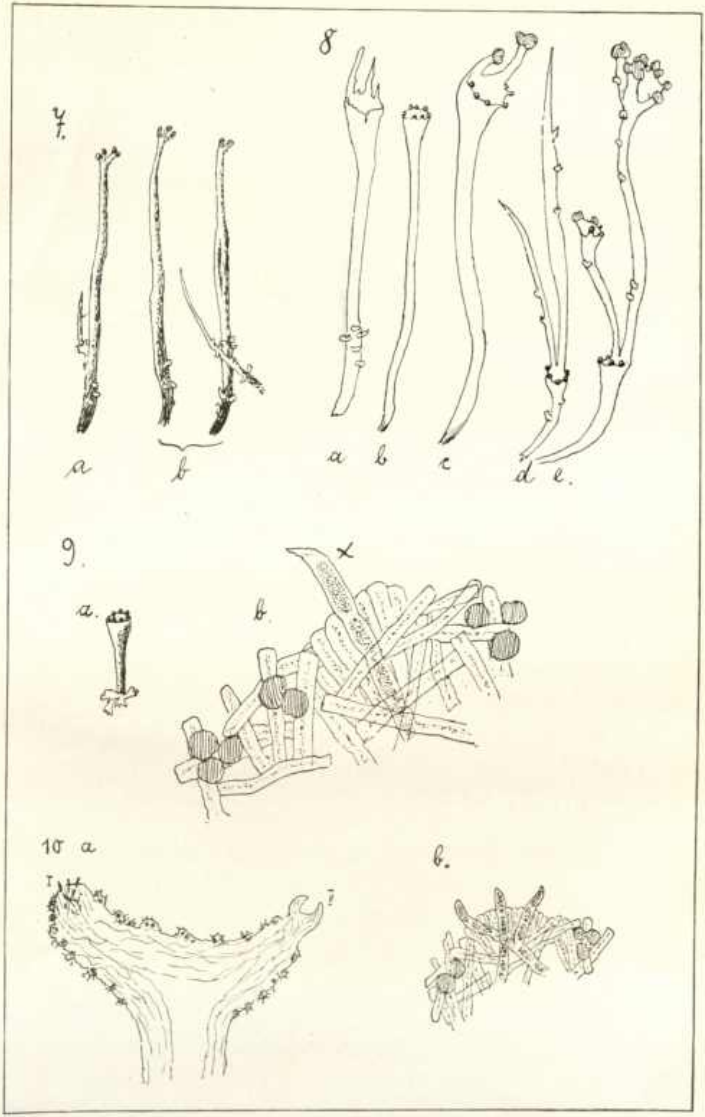
Fig. 21. *Cladonia rangiferina* Hoffm.

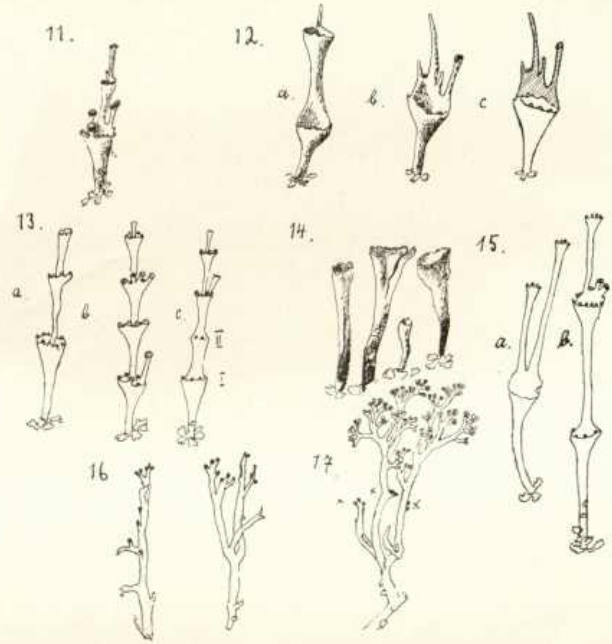
Fig. 22. *Cladonia coccifera* Willd.

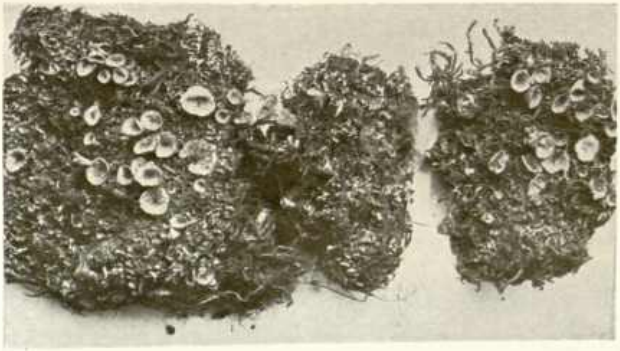


Hans Sättler.

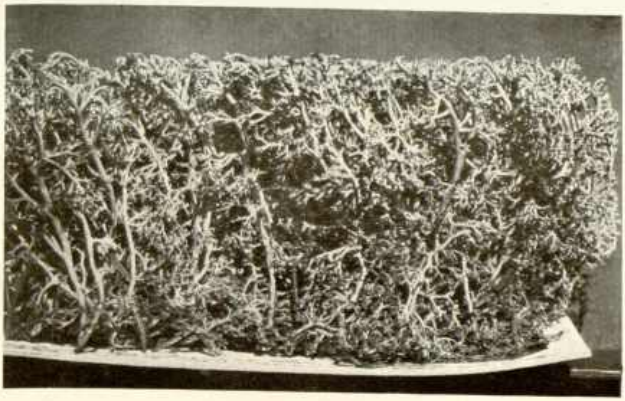
Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.


7.
a
b
8
a
b
c
d
e.
9.
a.
b
x
10 a
b.

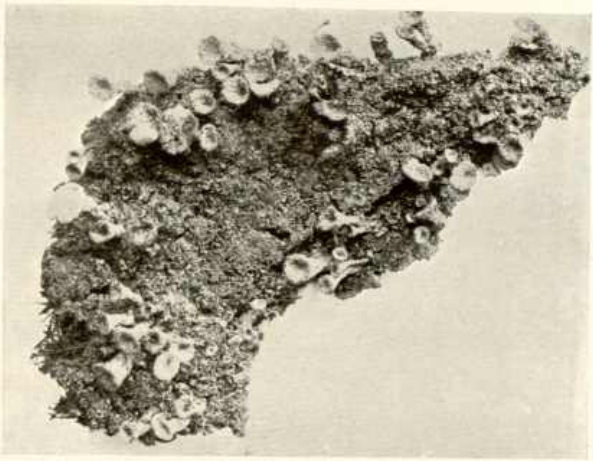




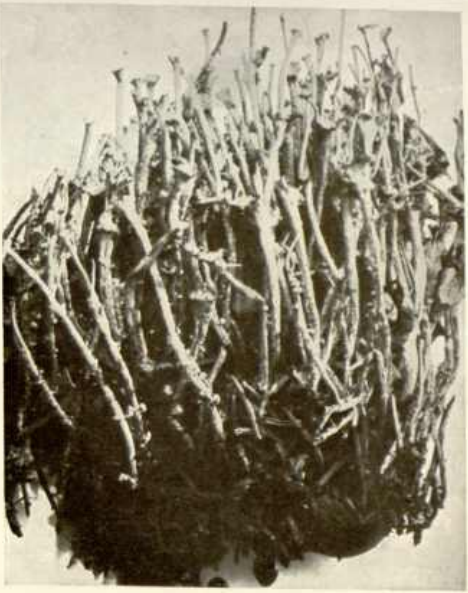
18.



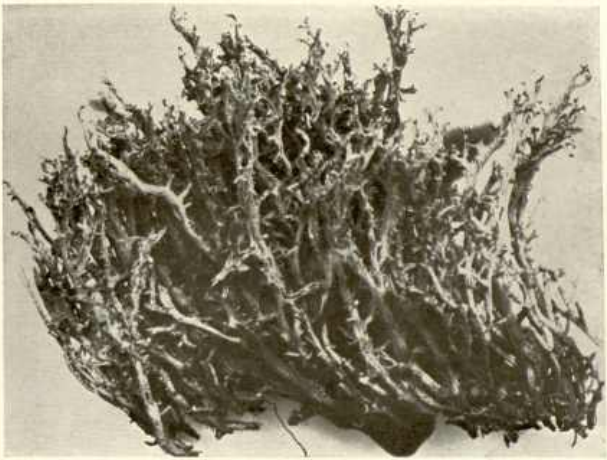
21.



22.



19.



20.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Hedwigia

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: 54_1914

Autor(en)/Author(s): Sättler Hans

Artikel/Article: Untersuchungen und Erörterungen über die Ökologie und Phylogenie der Cladoniapodetien. 226-263