

# Über Wachstum und Regeneration des Thallus von *Peltigera canina*.

Von Cl. Strato †.<sup>1)</sup>

Herausgegeben und mit Beiträgen von F. Tobler.

(Mit 13 Abbildungen im Text.)

## Einleitung.

Vorausgeschickt seien einige Bemerkungen über die Versuchspflanzen, ihre normale Anatomie und Morphologie. Aus der früheren Literatur ist für den Gegenstand nur zu verweisen auf die Arbeiten von Speerschneider, Schwendener und Reinke<sup>2)</sup>.

Ein Teil des Materials stammt aus der Nähe von Münster und wurde stets von einem und demselben Standort gesammelt (mäßig feuchter Abhang am Nordrand eines Wäldchens, wo die Flechten im Sommer stark überwachsen von Gras und Kräutern, stets unfruchtbar und bisweilen mit welligem Rande des Thallus auftraten). Ein anderer Teil der Pflanzen wurde freundlicherweise von Herrn

<sup>1)</sup> Der Verfasser der vorliegenden Arbeit, Clemens Strato, wurde am 26. Dezember 1889 zu Steinheim i. W. geboren und studierte Naturwissenschaften in Münster. Im Winter 1913—14 begann er unter meiner Leitung die vorliegende Doktorarbeit. Bei der Mobilmachung trat er als Freiwilliger beim Infanterie-Regiment 15 ein und kam Anfang 1917 zum Infanterie-Regiment 190, in dem er als Leutnant am 23. April bei Fontaine fiel. Mit beispiellosem Eifer und stets bleibendem Interesse hat er es während kurzer Urlaubszeiten und besonderer Ausbildungskurse in der Heimat zwischen Kampfzeiten möglich gemacht, die Ergebnisse seiner Arbeit noch soweit fertig zu stellen, daß wir sie bei zwei Zusammenkünften, wie sie uns der Zufall unserer Kriegsdienste eben verstattete, näher besprechen konnten, und daß ich jetzt nach meiner eigenen Rückkehr in der Lage war sie durchzusehen und durch Überarbeitung des Textes und Einfügung von Literaturangaben sowie des Schlusses zur Veröffentlichung zuzurichten. Die Abbildungen sind von mir lediglich ausgewählt und von Dr. Gertrud Tobler für den Druck umgezeichnet. F. T.

<sup>2)</sup> Speerschneider: Mikroskopisch-anatomische Untersuchung der *Peltigera scutata*, Bot. Ztg., 1857, S. 521 ff. — Schwendener: Untersuchungen über den Flechtenthallus II, Beiträge z. wissensch. Bot. von C. Nägeli, Heft 3, 1863, S. 174. — Reinke: Abhandlungen über Flechten, Jahrbücher f. wissensch. Bot., Band 28, 1895, S. 453 ff.

Dr. Lettau in Lörrach übersandt (Fundort Homburgwald bei Lörrach, große, schöne Exemplare, zum Teil fruchtend und zum Teil stark mit welligem Rande). Weiteres Material wurde vom Verfasser nahe seiner Heimat Steinheim i. W. gesammelt (zum Teil fruchtend und selten mit welligem Rande). Für die Untersuchung der typischen Thalli dienten meist die Exemplare von Münster, für die welligen Ränder die von Lörrach, für die Experimente solche von allen Standorten.

Die Aufbewahrung des frischen Materials geschah in verschiedener Weise. Ein Teil wurde auf feuchtem Sand im Schutz vor unmittelbarer Besonnung auf der Terrasse des botanischen Instituts gehalten; ein weiterer Teil auf einem Grabenrand gegen Norden im botanischen Garten dem nackten Erdboden angedrückt, und feucht gehalten. Die letztere Aufbewahrung bewährte sich sehr gut und besser als die erste. Etwa 6 Wochen nach dem Auspflanzen begannen die Thalli weiter zu wachsen. Die auf der Terrasse kränkelten sichtlich, ohne indes völlig abzusterben. Lebende Thallusreste, Algenmassen und Flechtenläppchen sind noch nach mehr als 4 Jahren erhalten gewesen. Weitere Versuche waren im Freien einige Kilometer von Münster entfernt, auf der Heide angestellt: sie sind durch Inanspruchnahme des Gebietes für ein Gefangenenlager schon 1914 verloren gegangen.

Versuchs anordnung. Die weiter unten zu beschreibenden Versuche wurden nur zum Teil unter den Bedingungen angestellt, wie sie zur Aufbewahrung des unbehandelten Materials dienten. Zum anderen Teil wurden Stücke von Pflanzen auf nackten Ziegelsteinen, Schieferplatten und Blumentopf-Untersätzen mit Erde ausgelegt, die in feuchten Schalen und unter Glocken gehalten wurden. Davon erwiesen sich die auf Ziegelstein und auf Erde als die günstigsten und hielten sich bis zu mehreren Jahren. Doch mußten sie dabei unter den Glasglocken noch mehr als sonst vor direkter Besonnung bewahrt bleiben. Auch erwies es sich als zweckmäßig, die ganzen Unterlagen so zu sterilisieren, daß die Entwicklung von Moosen etwas zurückgedrängt wurde. Sorgte man für genügende Durchlüftung, so konnte der Aufenthalt im dampfgesättigten Raum je nach Tages- und Jahreszeit für die Pflanzen ganz von selbst unterbrochen und damit ein von natürlichem Vorkommen nicht allzu stark abweichender Standort geboten werden<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Als nicht weiter untersuchte Besonderheit sei hier angeführt, daß in diesen Kulturen sich meist bald, auch später auf den regenerierten Teilen Niederschläge eines Ca-Salzes bildeten, die im Freien nie beobachtet worden sind.

**Präparation der Objekte.** Zur Betrachtung dienten meist Handschnitte, bei denen die Luft mit Alkohol ausgetrieben und zur Einbettung Glyzerin benutzt wurde. Beobachtung in Wasser genügte in den seltensten Fällen, längeres Liegen in Alkohol beeinträchtigt die Klarheit der Bilder. Handelte es sich um die Beobachtung der Hyphen in der Gonidien-Zone, so wurde mit Chloralhydrat erwärmt. Wo die Art des Gegenstandes (z. B. mit Isidien besetzte Lappchen) das Einklemmen in Holundermark verbot, mußten Schnitte in Paraffin hergestellt und mit dem Mikrotom geschnitten werden. Zur Färbung diente dann wäßrige Lösung von Ruthenium<sup>1)</sup>. Dadurch treten namentlich die Algen sehr schön gegen den Pilz hervor.

**Fragestellung.** Der Thallus von *Peltigera canina* zeigt schon durch die bekannten Wuchsformen, namentlich das Auftreten der welligen Ränder (undulate Form), natürliche Ungleichmäßigkeiten an, die offenbar durch äußere Bedingungen beeinflusbar sind. Das gab den Anlaß zu der Frage: in wie weit die beiden Teile der Flechte im einzelnen Falle für das Wachstum maßgebend sind. Die obenerwähnten Angaben früherer Autoren reichen zur Beantwortung nicht aus. Eine Untersuchung des normalen Wachstums war nötig (Teil 1). Neben der Nachahmung von in der Natur vorkommenden Unterschieden hinsichtlich der Feuchtigkeit und der Unterlagen wurden sodann den Pflanzen Versuchsbedingungen gestellt, wie sie zwar nicht als häufige, aber doch auch gelegentliche Vorkommnisse in der Natur anzusehen sind: Verletzung und Zerstückelung des Thallus. Diese bieten zweifellos unmittelbar Beobachtungsmöglichkeiten für getrenntes und gemeinsames Wachstum der beiden Flechtenteile und gestatten damit Rückschlüsse auf den Vorgang des normalen Wachstums.

(Schon aus dieser Fassung der Fragen, die hier zu beantworten versucht werden sollen, ist zu entnehmen, daß sich der Verfasser nicht der jüngst aufgestellten Ansicht von Elfving (1913) anschließt, wonach die Gonidien aus den Pilzhypen hervorgehen. Doch soll jene Ansicht keineswegs leichtthin abgetan sein, weil sie dem großen Schwendenerschen Dogma widerspricht, sondern es wird der Versuch gemacht werden, gerade aus diesen Untersuchungen auch Gegenbeweise gegen die Funde Elfving's zu entnehmen [vgl. S. 41], F. T.)

<sup>1)</sup> Vgl. T o b l e r, Zeitschr. wissensch. Mikroskopie, Band 23, 1906, S. 182.

I. Normale Morphologie<sup>1)</sup>.

Rinde. Der Thallus von *Peltigera canina* (Abb. 1) ist nur an der Oberseite berindet; gelegentliche Ausnahmen unterliegen besonderen Bedingungen. Die einzelnen Zellen des pseudoparen-

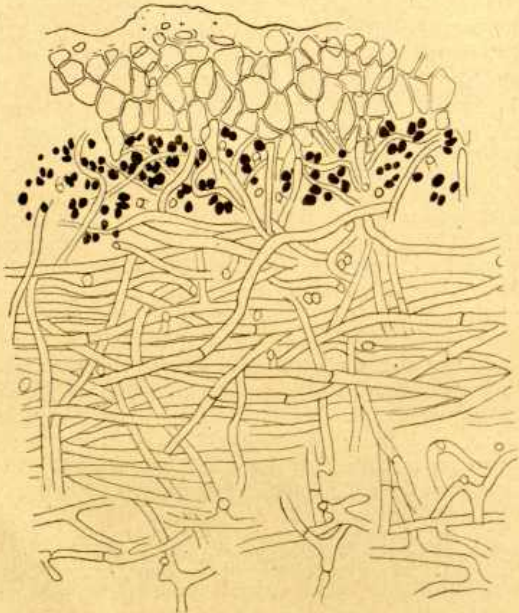


Abb. 1. Schnitt durch den normalen Thallus.

Leitz Obj. 6, Oc. 3, um  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

chymatischen Gewebes sind meist nahe dem Rande senkrecht zur Oberfläche angeordnet und gestreckt. Es hat den Anschein, als seien die übereinanderliegenden Zellen aus einer Hyphe durch Querteilung hervorgegangen. Gegen die Basis hin werden die Zellen der Rinde größer und sind nicht mehr so auffallend senkrecht zur Ober-

<sup>1)</sup> Unter „Basis“ eines Stückes verstehe ich die ältesten Teile, bei einem ganzen Thallus, der allseitig ausgebreitet ist, also die mittleren Partien der ganzen Fläche. Als „Spitze“ bezeichne ich die jüngsten Teile, die zum natürlichen Rand hin gelegen sind. Bei verletzten Exemplaren unterscheidet man dann basale, seitliche und apikale Ränder.

fläche gestreckt. (Abb. 2.) Da die älteren Rindenzellen an Größe mehr zunehmen als die Dicke der ganzen Rindenschicht, die sich ziemlich gleich bleibt, so enthält die ältere Rinde durchschnittlich

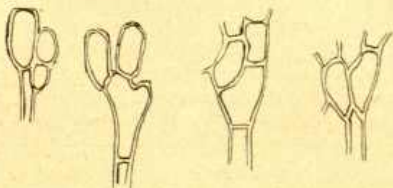


Abb. 2. Übergang in die Rinde.  
Leitz  $\frac{1}{12}$ , Oelimmersion, Oc. 3. 1. 2. 14.

weniger Lagen von Zellen, als die junge. Der Hohlraum der oberflächlichsten Zellen wird infolge Wandverdickung kleiner und schließ-



Abb. 3. Schnitt durch den Thallusrand.  
Leitz  $\frac{1}{12}$ , Oelimmersion, Oc. 3. 16. 12. 13, um  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

lich fast punktförmig. Ältere Thallusteile erhalten auf diese Weise eine fast homogene Haut aus Membranstoff, die gelegentlich abgeworfen werden kann.

Nach der Gonidienzone zu ist die Verbindung der sich lockernden Rinde mit den Hyphen dieser Schicht gut zu erkennen, der Übergang aber oft unregelmäßig, indem Vorsprünge fester verbundener Hyphen bis weit in die Gonidienzone hereinragen. Am Thallusrand hört die Rinde ungefähr gleichzeitig mit der Gonidienzone in ihrer bezeichnenden Ausbildung auf. Über den Rand hinweg zieht sich unregelmäßiges Gewebe aus stark verdickten, kurzgliedrigen Hyphen, die unter sich verwirrt und fest verklebt, zum Teil auch tonnenartig geschwollen (torulös) erscheinen. (Abb. 3.) Ihr Querschnitt ist vielfach polygonal. Zwischen den torulösen Hyphen treten auch bei dichter Lagerung wie begreiflich Zwischenzellräume auf. Immerhin

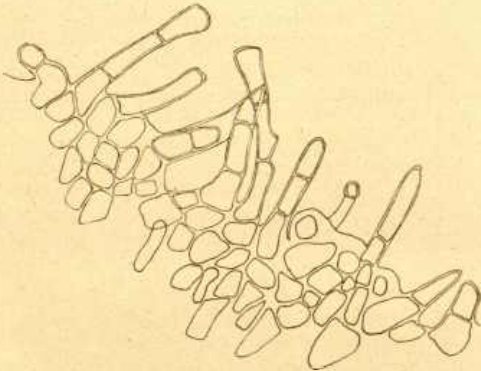


Abb. 4. Filziger Überzug auf dem Thallusrand.  
Zeiß Obj. F, Oc. 3. 29. 11. 13, um  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

ist auch am Rande das ganze Gefüge schon so fest, daß sich kaum noch neue Hyphenelemente einzuschieben vermögen, ein Zuwachs daher nur am Ende der Zone erfolgt.

In jüngeren Teilen sind die obersten Rindenzellen oft zu dickwandigen und reich verzweigten Hyphen ausgewachsen, woraus sich bisweilen ein filziger Überzug ergibt. (Abb. 4.) Die Verbindung mit der Rinde wird für diesen Teil recht locker. Infolge ungleichmäßigen Wachstums liegt der Filz mitunter wie ein Spinnwebgewebe über dem hohlen (d. h. stärker gewachsenen) Teil eines Thallus. Dieser Filz entsteht gleich bei der Bildung der Rinde und niemals nachträglich, etwa in folgender Weise: Markhyphen ragen bei Exemplaren einzelner Standorte (oder auch bei gewissen Rassen der Flechte?) mehr oder weniger weit über den Rand des

Thallus heraus und halten an diesen Stellen die Rindenbildung zunächst zurück. Die Neigung, zu dieser überzugehen, also dickwandig zu werden und sich eng aneinander anzulegen, fehlt an diesen Stellen<sup>1)</sup>, dagegen bleibt die Verzweigung länger als sonst reich; erst nachträglich erfolgt unter dieser Schicht eine Zusammenlagerung zur Rindenbildung meist mit dem Übergang von stark torulösen Formen der Hyphen. Die eigentliche Rindenbildung beginnt am Rande immer erst dann, wenn die Gonidienschicht oder richtiger gesagt, die Algen in der Hyphenmasse weit genug vorgedrungen sind. Dann schwinden die Hohlräume über der Gonidienzone und es kommt der normale Charakter der Rinde zum Vorschein, über der aber der lockere Filz zunächst erhalten bleibt.

In jugendlichen Zuständen der Rinde, auch wenn ihr Charakter schon völlig feststeht, findet sich längere Zeit hindurch noch die Möglichkeit der Verdickung der Rinde durch parallel zur Oberfläche verlaufende Wandbildung. Doch ist das offenbar nur so lange der Fall, als auch noch sichtbare Hohlräume zwischen den meist angeschwollenen Hyphen zu erkennen sind. Sobald diese sich einigermaßen schließen, wird das Wachstum der Rinde eingestellt. Es ist unwahrscheinlich, daß bei reichlichem Absterben von Rindenzellen der Oberfläche ihre Ergänzung aus den Hyphen der Gonidienzone erfolgen kann. Allerdings sieht man bisweilen keulenförmig angeschwollene Zweige einer Hyphe der Gonidienzone sich derart an die Rinde anlegen, daß der Eindruck eines nachträglichen Übergangs erweckt wird. Auch ließe sich auf die Weise ungezwungen die unregelmäßige Lagerung der Elemente älterer Rinden erklären. Man müßte dann aber erwarten, daß eine Grenze zwischen jüngeren, regelmäßigen und älteren bei Bedarf angefügten Rindenteilen kenntlich würde, was indes nie der Fall ist. Man tut daher wohl besser, die Unregelmäßigkeit der älteren Teile nicht durch Neueinlagerung, sondern durch ungleichmäßiges Aufhören des Wachstums der einzelnen Zellen, Ausfüllung der einzelnen Hohlräume und Druckwirkungen von seiten der inneren, wachsenden Teile zu erklären. Es sei hier noch angefügt, daß der Nachweis abgestoßener Algenreste in der Rinde nach der Schwendenerschen Methode oder mit Färbung nicht geglückt ist.

Die Gonidienzone enthält in gleichmäßiger Verteilung, höchstens mehr oder weniger weit vom Rande entfernt, die Massen des *Nostoc punctiformis*. Reihenförmige Anordnung in Gruppen, die durch oft in

<sup>1)</sup> Hierzu sind verschiedene Angaben Bonniers zu vergleichen, der feststellt, daß die Flechtenhyphen in feuchter Kultur dünner werden als in der Flechte. (Annales d. scienc. nat. Bot. sér. 9. 1889. S. 26.)

Bündeln zu zwei und drei zusammenliegende Pilzhypphen auseinander gehalten werden. Die Anlagerung der Hypphen an die Algen ist eng. Zerquetschtes Material zeigt, daß eine Verklebung, nicht aber eine Anbohrung der Algenwand stattfindet. Übrigens sind die Gallert-hüllen des *Nostoc* bei freiwachsenden Exemplaren viel auffälliger, als bei denen in der Gonidienzone<sup>1)</sup>. Wie die Abbildung des auf-gehellten Präparates zeigt, sind die Hypphen in der Gonidienzone sehr dünnwandig, stark verzweigt, kurzgliedrig, blasig angeschwollen oder flach gedrückt, je nach ihrer Stellung zwischen den Gonidien.



Abb. 5.

Verwachsungen zwischen  
Hypphen nahe der Thallus-  
unterseite.

Zeiß Obj. F, Oc. 3. 13. 12. 13,  
um  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

Bei den torulösen Formen stehen im Gegensatz zu den Hypphen der Rinde die Querwände keineswegs immer an den Einschnürungen.

**Markschicht.** Sie besteht größtenteils aus horizontalen, etwas wellig verlaufenden, spärlicher verzweigten und gegliederten Hypphen. Diese sind nahe den Querwänden etwas verdickt. An einzelnen Stellen wurden zwischen zwei aneinanderliegenden Hypphen tüpfelartige Bildungen vorgefunden. Es dürften das wohl Fälle der gewöhnlichen Verschmelzungen sein, auf die wiederum eine zarte Scheidewandbildung gefolgt ist. Von bekannten

anderen Fällen unterscheiden sie sich dadurch, daß die längere Verbindungshyphe fehlt, vielleicht aus Platzmangel beim Wachstum. Im untersten Teil der Markschicht wird die Verzweigung stärker, so daß ein lockeres Gewirr entsteht. Dieses überzieht auch jene eigentümlichen netzförmig verbreiteten, in einiger Entfernung vom Rande auf tretenden „Adern“ der Markschicht. In diesen Adern sind die Hypphen ausschließlich einheitlich parallel<sup>2)</sup>. Nur an den Stellen, wo auf den Adern die Rhizinen entspringen, verlaufen die Hypphen stark wellig und verzweigen sich in die Rhizinen hinein. Die in diese eintretenden Hypphen zeigen reichlich Anastomosen. (Abb. 5.) Etwas abweichend verhalten sich die den Mantel der Rhizine bildenden Hypphen, welche vielfach unmittelbar und ohne Verzweigung aus den Adern abbiegen.

<sup>1)</sup> Wie das schon Baranetzky (Beitrag zur Kenntnis des selbständigen Lebens der Flechtengonidien, Jahrb. f. wiss. Bot. VII, 1869/70, S. 10) ganz ähnlich abbildet.

<sup>2)</sup> Zukal, Morphologische und biologische Untersuchungen II, S. 1339, spricht sie als wasserleitende Elemente an.



Die Befestigung an der Unterlage erfolgt durch Verklebung der Hyphenwände mit Partikelchen, ohne daß dabei das Wachstum der betreffenden Hyphen zu Ende geht. Vielmehr wachsen einzelne Rhizinen sich schlängelnd zwischen Bodenpartikelchen hin und, da ihr Weiterwachstum nach stattgefundener Verklebung deutlich bleibt, dürfte das Wachstum der Rhizine ein ausgesprochenes Spitzenwachstum sein. Die Stelle der Verklebung wird später zu einer verbreiterten plattenartigen Stelle der Rhizine. Diese Beobachtungen gelten namentlich für feste Unterlagen wie Kiesel, Holzstücke oder Blätter; in Erdklümpchen vermögen die Rhizinen einzudringen. Beim Auftreffen einer Rhizine auf der Rinde eines Thalluslappens wurde wiederholt eine Anschwellung beobachtet, der aber dann wieder eine Verengung und Weiterwachsen über die Unterlage hin folgte. In anderen Fällen wurde aber mehr oder weniger deutlich auch eine Verschmelzung der Hyphenelemente aus Rhizinen mit den Rindenelementen beobachtet, offenbar besonders dann, wenn die letzteren noch jugendlich waren.

Die Wand der Rhizinen erweist sich ebenso wie die der Adern früher oder später als chemisch abweichend von der übrigen Thallusteile. Sie wird braun, schwärzlich, „humifiziert“.

In diesen Fällen ist sie nicht mehr wachstumsfähig.

Während Gonidienschicht und Rinde nach fertiger Ausbildung kein Dickenwachstum mehr zeigen, bleibt dieses beim Marke beträchtlich und geschieht hauptsächlich durch Verzweigung in der mittleren und oberen Schicht. Mitunter scheinen auch im lockeren Teile des Markes Hyphen den festeren noch zugefügt zu werden. Von der Gonidienzone und den von dieser das Mark senkrecht durchsetzenden Hyphen werden kaum neue Markhyphen gebildet.

Neben den horizontalverlaufenden Hyphen finden sich jüngere vertikal und schräg ziehende, die mit der Rinde in Verbindung stehen und sich von dort meistens bis in den untersten Teil des



Abb. 6.

Senkrechte Hyphen von der Unter- zur Oberseite des Thallus.

Leitz Obj. 5, Oc. 3. 4. 2. 14,  
um  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

Markes verfolgen lassen. (Abb. 6.) Sie bleiben um so besser deutlich erhalten, als ja die Rinde ihren späteren Zuwachs auf der Außenseite erfährt, während das Mark sich im Inneren vermehrt. Die Hyphen zwischen Mark und Rinde sind wesentlich schwächer als die horizontalen, wie folgende Vergleichsmessungen zeigen:

Vert.: 3,406 3,668 3,668 3,406 3,144 2,882 3,406 4,454  
 4,192 3,930 3,144 3,144 3,668 4,716 3,668 3,144  
 3,144 3,930 4,454 (in tausendstel Millimeter);

Horiz.: 5,502 8,646 7,336 6,812 5,240 5,502 7,598 4,978  
 6,550 6,288 6,026 9,170 10,218 6,812 6,550 6,812  
 6,812 5,240 6,288 5,764 (in tausendstel Millimeter).

Gelegentlich geraten einige Gonidiengruppen etwas tiefer ins Mark, jedoch so selten, daß man wenigstens bei dieser Art von einer allmählichen Wanderung der Gonidien nach abwärts nicht sprechen kann.<sup>1)</sup>

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß die Hyphen der Flechte in allen Teilen, besonders aber in den Rhizinen und im unteren, lockeren Teil des Markes, stark zu Anastomosen neigen, was ihnen durch dichte Lagerung und starke Verklebung erleichtert wird.

Wachstum des Thallus. Das Wachstum ist Randwachstum. Hier und da wird in Entfernungen von nicht mehr als 3 cm voneinander in kleinen Bezirken das Wachstum eingestellt, wodurch beim Weiterwachsen der übrigen Teile die Lappenbildung entsteht. Unmittelbar hinter den erwähnten Stellen hält aber das Wachstum mit dem der Nachbarschaft noch eine Weile gleichen Schritt. In diesen Gegenden unterbleibt die sonst am Rande sich einstellende Abwärtskrümmung des Thallus oder geht sogar in deren Gegenteil über. Die umgeschlagenen Teile pflegen dann etwas dicker und frei von Gonidien zu sein, ähnlich den noch zu erwähnenden Randwülsten. Auf jedem entstandenen Lappen findet bei Erreichung einer bestimmten Größe aufs neue Einschnittbildung statt. Jeder Lappen erhält auch sonst vorübergehend ein fast unabhängiges Wachstum, das sich von den begrenzenden Einkerbungen nach der Mitte des Lappenrandes hin steigert, wodurch es dann leicht zu rundlichen Formen und gegenseitiger Überdachung benachbarter Lappen kommt. Werden die Lappen sehr klein, und die Einschnitte nahe beieinander angelegt, so entstehen die krausen Ränder der sogenannten „*forma undulata*“ (s. u.). Unter den Bedingungen für deren Ausbildung spielen, wie gezeigt werden kann, Ungleichmäßigkeit der Außenbedingungen, namentlich starke Feuchtigkeit, sicher eine Rolle.

<sup>1)</sup> Vgl. Zukala a. a. O., II, S. 1369.

Daß die im Bau des Thallus ausgesprochene Dorsiventralität nicht von der Schwerkraft hervorgerufen ist, ergibt sich aus manchen Beobachtungen in der freien Natur, z. B. der folgenden: Ein kleiner Thallus wuchs unter Moosen in einer röhrenartigen Höhle, aber an ihrer oberen Seite unverändert mit der morphologischen Oberseite nach unten gekehrt, dem Lichte zu. Wie pathologische Vorgänge das normale Wachstum beeinflussen, zeigte ein frei gefundener Thallus, der anscheinend zerrissen und wieder verwachsen war. (Vgl. Abb. 7.) Man sieht, daß die untere Partie des linken Teiles, der auf den rechten zu liegen kam, ihr lockeres Gefüge nicht beibehielt, sondern fast

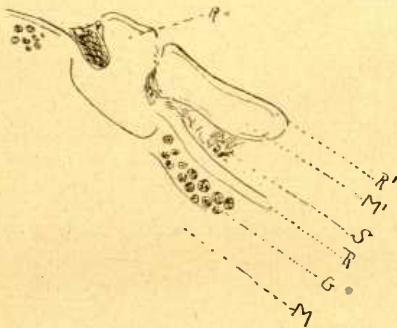


Abb. 7. Schnitt durch einen zerrissenen und wieder verwachsenen Thallus.

R = Rinde des Thallus, R' = Rinde des Läppchens, G = Gonidienschicht mit meist toten Gonidien, M = Mark des Thallus, M' = Mark des Läppchens, dichter und verflochtener als M; S = lockere Hyphen mit Schleim und toten Gonidien, R'' = Gewebe, teils Mark- teils Rindengewebe ähnelnd. — Leitz Obj. 3, Oc. 3. 13. 1. 14.

rindenartig dicht wurde und sich fest mit der Rinde des anderen Teiles vereinigte.

**Weißer Ränder.** Von dem benutzten Material wiesen namentlich Exemplare aus der Gegend von Münster häufig weiße Ränder, d. h. Streifen am Thallusrande auf. Diese Partien entbehrten vollständig der Gonidien. Da sie im übrigen durchaus ungeschädigt aussahen, nahm ich zunächst an, daß hier das Wachstum der Algen unter besonderen Bedingungen hinter dem des Pilzes zurückgeblieben sei. Rinde und Mark waren typisch, die Hyphen der Gonidienzone meist dichter und weniger zart als sonst, es fehlte ihnen auch die übliche Verzweigung und die kurze Gliederung. Dagegen war die Gesamtdicke der Schicht eher umfangreicher. Die Erscheinung erinnert an die weißen Streifen, die Bitter bei

*Parmelia obscura* erwähnt<sup>1)</sup>. Bei *Peltigera* ergab sich aber nach Anwendung von Rutheniumrot, daß die Gonidien vorhanden gewesen, abgestorben und in verschiedenem Grade aufgelöst waren. Beobachtungen zeigten später, daß bei gewissen Schädigungen zuerst die Algen in den Randpartien, wo sie noch lebhaft Teilung aufweisen, beeinflußt und vom Pilze unterdrückt werden. So ging es auch mit Lörracher Material in einer Anzahl hiesiger Kulturen. Übrigens hat auch der Flechtenpilz an diesen Stellen, wo von außen weiße Streifen sichtbar werden, das Wachstum bereits eingestellt. Dagegen wachsen seitlich und rückwärts gelegene angrenzende Teile noch eine ganze Weile weiter. Eine ganz ähnliche Erscheinung sieht man unter anderen Bedingungen auch an den Rändern derjenigen Lappchen, die zu Apothezienstielen ausgezogen werden.

Undulate Formen (Isidien). Die Bildung von läppchenförmigen Auswüchsen auf der Thallusoberseite nahe dem Rande ist häufig zu beobachten<sup>2)</sup>. Da es sich größtenteils um, wenn auch dürftige berindete und gonidienführende Auswüchse handelt, so zählen sie wohl unter den Begriff der Isidien. Die undulaten Formen<sup>3)</sup> mancher Autoren sind nichts anderes, als isidienreiche. Die Auswüchse sind, wie besonders im Stereomikroskop gut zu sehen, keineswegs regellos über den Thallus verteilt, sondern fast immer in Gruppen, in Linien oder Rosetten angeordnet<sup>4)</sup>. In späteren Stadien können die Gruppen einander so stark genähert sein, daß sie sich fest zusammendrücken. Die ständig nachwachsenden jüngeren verdrängen schließlich fast die älteren. Die Ebene der kleinen Lappchen steht meist unter einem fast rechten Winkel zur Thallusoberfläche. Doch hebt sich dabei die dunklere vom Thallus abgekehrte Seite deutlich gegen die hellere Oberseite ab. Die Größe der Lapp-

<sup>1)</sup> Bitter, Die Variabilität einiger Laubflechten usw. Jahrb. für wiss. Bot., Band 36, S. 470.

<sup>2)</sup> Reinke (l. c. S. 455) bildet solche „Adventivsprossungen der Thallusoberfläche“ Fig. 174, Abb. 2 ab.

<sup>3)</sup> Die „*forma undulata* (Del.) Schaer.“ ist beschrieben oder erwähnt z. B. bei Sandstede, Die Flechten des nordwestdeutschen Tieflandes usw. (Abh. d. Naturw. Ver. Bremen, 1912, S. 149); Harmand, Lichens de France, S. 674, als „*f. praesertata* Lamy = *undulata* Del.; Arnold, Zur Lichenenflora von München, S. 37, als „*f. ulophylla* Wallr.“, er betont an anderer Stelle (Nachtrag von 1901, S. 6), daß Exemplare der typischen Art nach einigen Jahren in die Form *ulophylla* übergingen. Ein Exsikkat der *f. undulata* hat Harmand in „*Lichenes gallici praecipui*“ unter Nr. 236 aus den Vogesen gegeben.

<sup>4)</sup> Das bestätigt auch Dr. Lettau brieflich als eine ihm aufgefallene Tatsache für *Peltigera canina*, während Bitter (Peltigere-Studien II) bei *P. lepidophora* die Erscheinung als Artcharakter ansieht.

chen beträgt höchstens 1 mm. Rhizinen fehlen. Der Bau der Isidien erweist sich als sehr dünn und kleinzellig, auch viel unregelmäßiger als der sonstige. Die Rinde besitzt oberseits mehrere, unterseits einige Lagen von Zellen. Aus dem Mutterthallus treten die ein Isidium bildenden Hyphen zunächst annähernd vertikal hervor, bilden aber beispielsweise die Rinde des jungen Auswuchses durch ein Nebeneinanderwachsen in der Richtung senkrecht zur Fläche des neuen Läppchens, zugleich mit dem Kurzgliedrigwerden und reichlicher Verzweigung. Letztere bringt es offenbar mit sich, daß, von der Fläche gesehen, die Rindenzellen meist untereinander förmlich verzahnt erscheinen, so wie Epidermiszellen bei Blütenblättern. Das Innere des Läppchens bildet ein recht kompaktes Geflecht mit eingestreuten Gonidien. Diese sind auffallenderweise sehr oft kleiner als im eigentlichen Thallus und liegen auch häufig in geraden Reihen geordnet. Letzteres dürfte aber seinen Grund nicht in Artverschiedenheit, sondern mehr in der Art des Wachstums haben. Denn wie später sich zeigen läßt, kommen unter ungewöhnlichen Bedingungen, in der Kultur, solche Gonidienbilder gleichfalls vor. Es ist nun nicht zu verkennen, daß die Stellung der Isidienlappen zur Fläche des Hauptthallus von Einfluß auf die Verteilung der Gonidien ist: bei annähernd senkrechter Stellung verliert sich die Dorsiventralität fast ganz. In ihren jugendlichen Stadien ist sie fast noch nie vorhanden, sie entwickelt sich deutlich erst mit einer gewissen Schrägstellung des Läppchens auf der Hauptfläche des Thallus. Selbst im Falle einer weitgehenden Verschiebung der Gonidien nach der einen Seite hin wird eine typische Markschrift niemals ausgebildet.

Die Entstehung der Isidien scheint allerdings sonst öfter mit üppiger Entwicklung der Algen zusammenzuhängen<sup>1)</sup>. Es wird dann die Rinde nach außen vorgestülpt und unter Einbeziehung der Gonidien der Auswuchs erzeugt. Diese Verhältnisse treffen aber für unsern Fall nicht ohne weiteres zu, namentlich ist unter den Isidien die Alge keineswegs im Übergewicht gegenüber dem Pilze. Vielmehr fehlen in diesen Regionen die Gonidien sogar oft gänzlich. Viel näher liegt es bei *Peltigera*, aus der reihenweisen Anordnung der Gonidien in den Auswüchsen einen Rückschluß auf deren Entstehung zu ziehen. Die Rinde unserer Flechte reißt nämlich sehr leicht ein, wie man z. B. beim Eintrocknen

<sup>1)</sup> Nilson, B., Zur Entwicklungsgeschichte usw. der Flechten. (Botanisk Notiser., 1893, S. 15.) — Dazu vgl. Bitters Kritik (Zur Soredienbildung, Hedwigia, Band 43), die beachtet sein will.

feucht gesammelter Exemplare gut beobachten kann. Dabei krümmen sich die Ränder der Rißstellen infolge von Kontraktion in der Rinde nach oben um<sup>1)</sup>. Ähnliches Einreißen ist häufig auch an der Basis des Thallus, wo aber dann das Einkrümmen der Ränder infolge der Anheftung und des Auftretens der kräftigen Markstränge nicht stattfinden kann. Man kann nun weiter beobachten, daß bei den Rissen an der Oberseite sich aus ihrer Mitte Isidien zu entwickeln beginnen. Später entstehen solche auch gegen die Enden des Risses hin, wobei noch zu bemerken ist, daß bei Wiederholung des Eintrocknens schon vorhandene Risse sich vergrößern. Hiermit erklärt sich zunächst die reihenweise Anordnung der Isidien leicht. Die zahlreichen und parallelen Reihen von Isidien nebeneinander gehen aber nicht etwa aus ebenso zahlreichen parallelen Rissen hervor, sondern aus ein und demselben. Wären es nur 2 Reihen aus jedem Riß, so könnte man vermuten, daß sie den beiderseitigen Rändern des Spaltes entsprächen. Es sind aber meist soviel mehr, daß sie gut etwa in ihrer Zahl den durch ein solches Einreißen bloßgelegten Gonidienhäufchen entsprechen. Diese sind es, die bei Zutretender Feuchtigkeit durch die sie lose oben bedeckenden Hyphen hindurch, ohne den früheren Widerstand der Rinde, reihenweis nach oben sich verlängern, und sich erst in der stattgefundenen Verbreiterung je eines Läppchens wieder fächerförmig, aber infolge des lockeren Baues immer noch deutlich in Reihen fortsetzen.

Das Vorkommen einer einfachen Isidienreihe läßt sich dadurch erklären, daß der Riß in der Rinde nicht senkrecht, sondern schräg aufgetreten sei, wodurch dann der eine Rand am Weiterwachsen gehindert war. Doch ist derartige Zurückbleiben im Wachstum deshalb unwahrscheinlich, weil andererseits wieder auch mehr als 2 Reihen von Läppchenbildungen aus einem Spalt hervorgehend, eng nebeneinander erscheinen. Übrigens ist die Fläche der Isidienlappen keineswegs immer der Längsrichtung des Risses parallel eingestellt. Bei genauerer Betrachtung fällt besonders an jüngeren Stadien oft an der dem alten Rand der Rinde entsprechenden Stelle eine vorspringende Kante oder auch schärfere dunklere Linie ins Auge, die sich auf Schnitten mit Rutheniumrot gut färbt. Dort beginnt stets eine kleinzelligere unregelmäßige Rinde. Die dunkle Linie, offenbar eine chemische oder physikalische Veränderung der Membran, rührt sichtlich daher, daß an dieser Stelle die Rinde eine

<sup>1)</sup> In dieser Erscheinung sieht Z u k a l a. a. O., S. 1329 ein Schutzmittel gegen Schneckenfraß, wogegen sich Z o p f (Zur biologischen Bedeutung der Flechtensäuren. Biol. Zentralbl., Band 16, 1896, S. 605) wendet und hervorhebt, daß die Flechten nur im feuchten Zustand angegriffen werden.

Zeitlang unterbrochen und ihr freigelegter Teil der Luft ausgesetzt war. Spätere Kontinuität kommt dann daher, daß die freigelegten Rindenzellen wieder aussprossen. Aber solche aussprossenden Rindenzellen stülpen vielfach nur einen Teil ihrer freiliegenden Membran zu Hyphen aus, es bleiben also an der alten Rißstelle immer noch einige früher freiliegende Teile liegen. Und diese ergeben die braune Zone. Der oberste Teil der Rinde setzt sich nicht kontinuierlich in den Lappen fort, sondern bleibt als vorspringende Kante erhalten, oder wird auch später als totes Element abgeworfen.

Oft durchsetzt übrigens ein Riß die Rinde nicht ganz. Dann treiben die freigelegten Zellen mitunter auch Hyphen aus, aber solche ohne bestimmte Richtung und wesentliche Verflechtung, wie

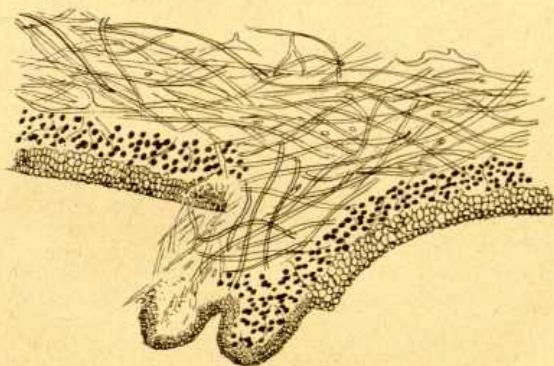


Abb. 8. Isidienbildung.  
Leitz Obj. 3, Oc. 3. 29. 4. 14.

sie der Übergang zur Rindenbildung brächte. Selbst wenn der bei tieferer Rißbildung denkbare Reiz, der von der Berührung mit den Gonidien ausgehen könnte, diese Hyphen eher zur Rindenbildung triebe, wird ihr Anteil daran bescheiden bleiben, da sie in ihrer Regellosigkeit überhaupt nicht allzu häufig auf Gonidien stoßen können. Sichtlich geht vielmehr die Deckung der Gonidien-schicht durch rindenartige Elemente von der Gonidien-schicht selbst aus.

Die erste Anlage der Läppchen erfolgt in Gestalt einer buckligen Vorwölbung der freigelegten Partien der Gonidienzone. Diese Buckel vergrößern sich zunächst zu kleinen Kügelchen, die dann schließlich nicht mehr in allen Richtungen gleichmäßig wachsen, sondern zu flächenhaften Gebilden werden. Die An-

haftungsstelle wird kaum vergrößert, und bleibt daher in späteren Stadien so sehr zurück, daß man auf Schnitten durch eine isidiöse Zone viele anscheinend freiliegende Läppchen zu sehen bekommt<sup>1)</sup>. Neben einem Flächenwachstum geht dabei ein lebhaftes Randwachstum einher. Die merkwürdigen in der flachen Ebene der Lappen gespaltenen Isidienbildungen, die man gelegentlich findet,

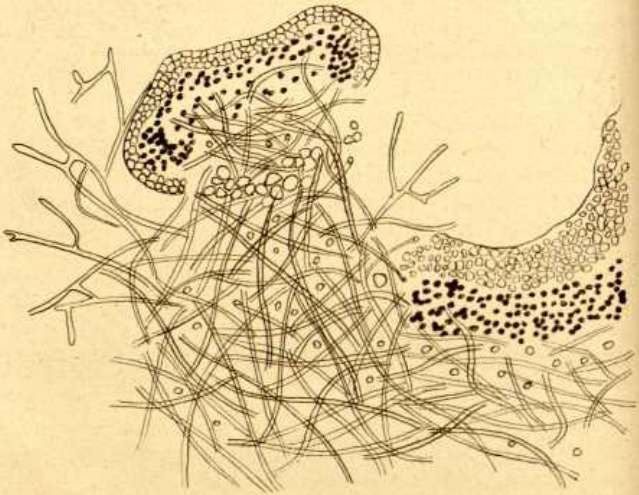


Abb. 9. Gestielte Isidien. Leitz Obj. 4, Oc. 3. 2. 12. 13.

gehen daher notwendig auf nachträgliche Spaltung vom Rande her und nicht etwa auf Verwachsung der Basis zurück.

Es bliebe noch der Fall, daß der Riß wesentlich tiefer als in den bisher betrachteten Fällen, nämlich noch bis in das Markgewebe hereinreicht. In diesem Fall beteiligt sich auch dieses an der Umbildung. Die verletzten Markhyphen wachsen anfangs mit nach oben, stellen aber bald ihr Wachstum ein. (Abb. 8.) In der Regel kommt es aber nicht einmal so weit. Meist ragen nur wenige Hyphen aus dem Mark neben den Isidien hervor, ohne eine gemeinsame

<sup>1)</sup> Ausnahmen scheint Elfving beobachtet zu haben. (Untersuchungen über die Flechtengonidien. Acta Soc. Scient. Fennicae XLIV, Nr. 2, Helsingfors 1913, S. 55 f. und vor allem Abb. 18 auf Tafel II, die aber wohl nur eine Skizze sein soll. Vgl. im übrigen über Elfving weiter unten! [S. 41].)



Bildung mit diesen zu erzeugen. In ganz frühen Stadien, noch ehe etwas von einer Isidienbildung zu sehen ist, wachsen sie selbständig aus dem Spalt heraus. Übrigens sind in der Natur so tiefe Rißbildungen selten. Dagegen wird in anderer Weise, auch ohne Verletzung, das Mark unter einem Isidienhaufen meist in späteren Stadien in Mitleidenschaft gezogen, in dem es zu nachträglichem Wachstum angeregt, die ganze Gonidienreihe unter gleichzeitigem Empordrücken der durch den Spalt gebildeten Ränder über die Thallusfläche emporhebt. (Abb. 9.) Die Isidien stehen also gewissermaßen auf einem sehr kurzen, dicken Stumpfe aus Markgewebe. In diesem Stumpf ist das Hyphengeflecht stark verändert: die Hyphen verlaufen mehr senkrecht zur Thallusfläche, sind dabei stärker verflochten und verklebt und kurzgliedriger als sonst im Mark, teilweise fast rindenartig ausgebildet.

Etwas anders ist die Entstehung der in Rosetten gestellten Isidien. Es ist leicht zu beobachten, daß zwischen den verschiedenen Teilen der Flechte eine Trennung (etwa bei Abtragen, Abschaben oder Reiben) am ehesten sich an der Grenze von Mark und Gonidien-schicht vollzieht. In der Natur kann man öfter gerade in dieser Zone erfolgte Trennungen sehen. Rinde und Gonidien-schicht lösen sich viel schwerer voneinander und krümmen sich bei gemeinsamer Ablösung vom Marke gemeinsam empor; es brechen derartige aus Rinde und Gonidienzone bestehende Schüppchen auch wohl gelegentlich ab. An solchen Stellen können ebenso wie an Rißstellen Isidien entstehen, und zwar am Rande der Wundstelle, sowie in der Mitte, wo wohl gelegentlich Gonidienkomplexe erhalten bleiben. Als Ursache derartiger Verletzungen kommt nicht selten Anbohrung und Fraß durch Tiere in Frage, die sich sowohl im Freien als auch in Kulturen, ja sogar in den Herbarien leicht beobachten läßt. Anscheinend sind es vielfach Poduriden, häufig auch verschiedene Milbenarten, die die *Peltigera* angreifen<sup>1)</sup>.

Allgemein wäre noch die Frage zu erörtern, ob sich bestimmte Teile des Thallus besonders zur Isidienbildung eignen, oder ob der ganze Thallus in gleicher Weise dazu befähigt ist. Tatsächlich finden sich Isidien in allen Teilen des Thallus vor. In einem Versuch wurde z. B. der Rand eines Thallus nach unten umgebogen und so befestigt, daß die Rinde auf die Erde zu liegen kam. An der Biegungsstelle entstanden Risse und an ihnen Isidien. Ebenso fand ich Isidien auch an den „Apothezienstielen“, und zwar bis dicht an die Apo-

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu Zopf a. a. O. Bei *Peltigera* scheinen gegen Tierfraß schützende Stoffe nicht vorhanden.

thezien heran. Wenn die Isidien in den älteren Teilen häufig besonders dicht stehen, so dürfte das seinen Grund erstens darin haben, daß dort die meisten Risse älteren Datums sind als am Rande, ferner aber auch ihre Zahl an den älteren Teilen größer wird als an den jüngeren, weil an den letzteren das Mark weniger geschützt ist und beim Eintrocknen geringere Feuchtigkeitsunterschiede vorliegen, sich andererseits an den älteren Teilen infolge der Anheftung an der Unterlage weniger Möglichkeit zur Einkrümmung bietet<sup>1)</sup>. Vielleicht kommt auch noch in Frage, daß die ältere Rinde deshalb leichter einreißt, weil sie mehr tote Elemente enthält. Hierzu müßte man über die leider noch wenig bekannten Unterschiede der verschiedenen Flechtenteile bei der Wasseraufnahme gründlicher unterrichtet sein. Ob verschiedene Exemplare der *Peltigera* vom gleichen Standort verschieden starke Neigung zur Isidienbildung haben, lasse ich dahingestellt. Doch bestehen sicher starke Verschiedenheiten zwischen den Exemplaren verschiedener Standorte, wie solche sich ja auch sonst im Bau des Thallus ausprägen können. Ich habe gelegentlich stark durchlöchernte Thalli oder Rindenteile gefunden, an denen keine wesentliche Reaktion in Gestalt von Isidienbildung festzustellen war. Unter Umständen konnte die einzige Reaktion letzten Endes in der Bildung der oben besprochenen weißen Ränder bestehen.

Es darf nicht unerwähnt bleiben, daß sich im natürlichen Vorkommen die *Thallusränder undulat* ausbilden können, ohne daß sie verletzt werden<sup>2)</sup>. Statt des typischen Wachstums tritt bei diesen ein Dünnerwerden der Rinde, Verlagerung der Hyphen mehr senkrecht zur Oberfläche und sichtliche Veränderung im Aussehen der Markhyphen ein. Die letzteren werden sehr kurzgliedrig und verkleben häufig fast lückenlos. Sind mehrere Lagen von Hyphen vorhanden, so beteiligen sich die unteren hier lebhafter als die oberen. Auf diese Weise entstehende Lappchen bekommen viel schneller den typischen Thallusbau, als wie das der Fall ist bei den aus Verletzung hervorgehenden Isidien.

Wichtig ist endlich noch der Versuch zur Erzeugung von Isidien ohne Verletzung des Thallus, wobei zugleich ein wertvolles Licht

<sup>1)</sup> Da Isidien im allgemeinen an älteren Thallusteilen häufiger sind als am Rande, könnte man auch an eine Art Korrelation denken: Speicherstoffe, wenn wir solche annehmen, werden am Rande durch das Fortwachsen dauernd verbraucht, begünstigen aber in ihrer Anhäufung die Isidienbildung an älteren Teilen.

<sup>2)</sup> Vgl. oben Bitters Bemerkungen zu Nilson (Anm. S. 23). So würde sich möglicherweise Bitters *P. lepidophora* von der *f. undulata* an *P. canina* im Verhalten wesentlich unterscheiden.

auf die Wachstumsfähigkeit der Rinde fällt. Auf gut wachsende Thalli wurden lose Gonidiennmassen aus einer Kultur, in der sie infolge großer Feuchtigkeit reichlich isoliert vorlagen, aufgestrichen. Es bildeten sich in diesem Falle schon nach einigen Wochen reichlich Isidien aus, an denen sich die Rindenhypphen umfließend stark beteiligten. (Vgl. Abb. 10.) Die späteren Bilder werden den normal entstehenden Isidien durchaus ähnlich, das Wesentliche an der Er-

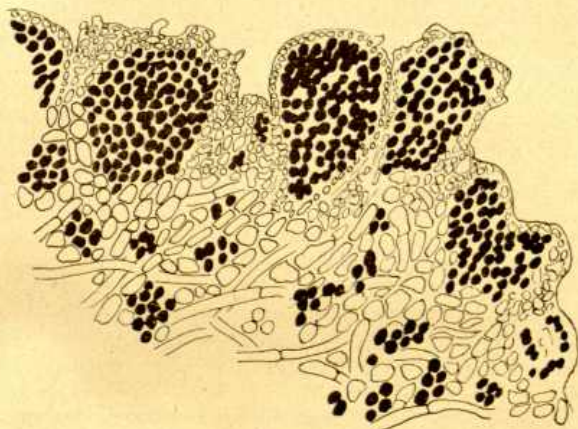


Abb. 10. Künstlich erzeugte Isidien.

Leitz Obj. 7, Oc. 1. 10. 7. 14.

scheinung ist der durch die Anwesenheit der Algen auf die Rinde ausgeübte Reiz zur Isidienbildung.

Weiteres Wachstum der Isidien. Im allgemeinen gelten die Isidien als Verbreitungsmittel der Flechte<sup>1)</sup>. Es wurde daher der Versuch gemacht, sie auf Erde auszusäen und im weiteren Wachstum zu verfolgen. Ein Wachstum tritt zunächst aus der Bruchstelle und den basalen Teilen der morphologischen Unterseite des Läppchens ein. Zahlreiche Hypphen sprossen ohne

<sup>1)</sup> Vgl. Nilson a. a. O., S. 18, und besonders für unsere Flechte auch Reinke, S. 454. — Deichmann Branth stellt allerdings Isidien als sich nicht ablösend im Gegensatz zu Soredien. (Soredium, Lepra, Isidium. Botan. Tidsskrift, Band 29. 1909. S. 169.)

bestimmte Richtung hervor, legen sich aber bald zu kleinen rhizinenartigen Bündeln zusammen, und heften sich an der Unterlage fest. Auch wenn die Läppchen mit ihrer Spitze die Unterlage berühren, treten, nachdem zuerst ein Hervorsprossen und eine Befestigung der Spitze an der Unterlage erfolgt ist, nachträglich viel reichlicher Hyphenbündel aus der basalen Zone aus. Bei genügender Feuchtigkeit (z. B. unter einer Glasglocke) wachsen auch die Spitzen der Isidien, die noch dem Thallus aufsitzen, an aufgelegten Rindenstückchen schnell und kräftig fest. Die nachträglich aus den umgekehrt eingepflanzten Läppchen hervorgehenden basalen Hyphenstränge biegen sich oft bogenförmig der Unterlage zu. In diesen Fällen bleiben seitliche Partien des Läppchens, in den anderen die natürliche Spitzenregion zur Fortsetzung des schon auf dem Mutterthallus begonnenen Flächenwachtums frei und führen schnell die typische Ausbildung des erwachsenen Thallus herbei. Kamen die ausgesäten Läppchen flach auf die Oberseite zu liegen, so zeigte sich nach der wie vorher erfolgten Anheftung der Basis sehr schnell an den weiterwachsenden Teilen eine Umkehrung in der am Isidium schon angedeuteten Lagerung der verschiedenen Schichten. Sie wurde dadurch deutlich, daß an dem neuen Zuwachs die dunklere Seite nunmehr wie normal nach oben gekehrt erschien. Übrigens ließen sich die Isidien nicht sehr lange in Kultur erhalten. Nach  $1\frac{1}{2}$  bis 2 Monaten waren sie meist abgestorben. Es bedürfte noch der Erklärung, warum die Isidien auf dem Mutterthallus sich nicht über ein gewisses Größenmaß hinaus entwickeln. Es geschieht das keineswegs deshalb, weil sie etwa regelmäßig und frühzeitig von diesem abgetrennt zu werden pflegten. Vielmehr liegt offenbar eine natürliche Hemmung für die Weiterentwicklung von seiten des Mutterthallus vor. Dafür spricht unter anderm ein gelegentlicher Fund folgender Art: Auf einem älteren Thallus fanden sich einige fast zentimetergroße und bis zur typischen Ausbildung erwachsener Thalli gelangte Isidien. Sie hatten auf der Unterseite sogar Rhizinen zum Mutterthallus hin und auf die Unterlage ausgebildet. In diesen Fällen war aber sichtlich der Zustand des Mutterthallus nicht mehr normal. Er besaß entweder bereits absterbende (weiße) Ränder, oder war durch Überwucherung mit Moos stark im Wachstum behindert. Gerade an den oben erwähnten Peltigeren von Lörrach, die in der Kultur abzusterben begannen, entwickelten sich in diesen Zuständen die Isidien kräftiger weiter. Der Einfluß der Wachstumshemmung am Mutterthallus macht sich in Gestalt der geförderten Ausbildung der Isidien auf recht beträchtliche Entfernungen (bis zu 10 cm) geltend.

## II. Regenerationsversuche.

Nach genauerer Einsicht in die Vorgänge der Isidienbildung lag es nahe, in Versuchen das Verhalten von durch Schnitte abgetrennten verschiedenartigen Bruchstücken des Thallus zu verfolgen. Die Abtrennung geschah in den meisten Fällen zur besseren Einstellung der Schnitte mit einem scharfen Messer unter dem Präparier-Mikroskop<sup>1)</sup>. An einem durch einen senkrecht zur Fläche verlaufenden Schnitt abgetrennten Thallusstückchen ist in der Kultur nach 2—3 Tagen bereits ein Aussprossen eines weißen Filzes aus der Markzone deutlich zu beobachten, dagegen selbst nach 3 Wochen noch keine Reaktion an Rinde oder Gonidienschicht wahrzunehmen. In etwa 2 Wochen erreicht dieser Filz die Länge von gut 2 mm. Es beteiligen sich keineswegs alle Markhyphen, die sich beteiligenden aber alle gleich stark. Die Schnelligkeit und Stärke des Auswachsens hängt ab von der Einstellung des Schnittes; das Wachstum ist am kräftigsten, wenn der Schnitt parallel zum Rande des Thallus erfolgt, nicht viel geringer, wenn er senkrecht zum Rande ausgeführt wird, zugleich kräftiger nah dem Rande und innerhalb der Schnittfläche am apikalen Ende. Hieraus ergibt sich ohne weiteres, daß, falls man nicht kleine Randleppen abschneidet, sondern rechteckige Thallusstücke herausschneidet, deren Kanten teils parallel teils senkrecht zum Rande verlaufen, das Mark der vorderen Kante am stärksten reagiert, und daß die Reaktion von da an den Seitenkanten bis zur basalen Kante hin abnimmt. Es erhebt sich die Frage, ob für diese an sich so einfache Erscheinung eine innenwohnende Polarität oder nur das Alter (und die Richtung) der regenerierenden Teile maßgebend ist. Zur Beantwortung dieser Frage wurden rechteckige Thallusstücke, deren längere Kanten senkrecht zum Thallusrand verliefen, in mehrere Stücke zerschnitten. Im Falle einer Polarität müßte man erwarten, daß von den schmäleren Teilstücken, deren längere Kanten nunmehr parallel zum Rande gerichtet waren, jeweils die eine, ursprünglich dem Thallusrand nähere, stärker aussprossen würde. Dies traf keineswegs zu, ebenso wenig auch, wenn statt der zweiten Durchschneidung nur verletzende Risse angebracht wurden. Wohl aber sproßten ursprünglich

<sup>1)</sup> Zu solchen Versuchen regt mit Recht bei der Undeutlichkeit eines Einzelbefundes gerade für *Peltigera* auch Elfvig (S. 56) an. Im Grunde hat Baranetzky solche schon durch Abschaben von Oberflächenstückchen mit dem Rasiermesser vorgenommen. Er kultivierte sie in feuchter Luft weiter, erzielte aber nur ein Wachstum der Algen und verzeichnet sogar ausdrücklich das Zugrundegehen der anhaftenden Hyphenteilchen aus Rinde und Marksicht. (Beitrag zur Kenntnis des selbständigen Lebens der Flechtengonidien. Jahrb. f. wiss. Bot. VII, 1869/70 S. 10.)

zusammenhängende Kanten, die vordere bzw. hintere von 2 Stücken geworden waren, annähernd gleich stark aus.

Durch Abschneiden von Randpartien in Streifenform wurde ferner die Frage zu beantworten gesucht, ob die Einkerbungen, an denen, wie oben erwähnt, das Wachstum eingestellt war, und die ihnen benachbarten langsamer wachsenden Teile sich bezüglich der Regenerationsfähigkeit anders verhielten, als die schneller wachsenden läppchenbildenden Teile. Das war nicht zu beobachten. Eine Ausnahme bildete der Fall, daß die Verletzung dabei die oben erwähnten Wülste an den Ecken selbst betraf. In diesem Falle konnte an jenen Stellen auch nach eingestelltem Wachstum durch die Verletzung ein wenn auch spärliches Auswachsen erzielt werden. Sehr schwach in der Fähigkeit der Regeneration erwiesen sich die meisten Apothezienstiele, wenigstens die älteren.

Bei allen Verletzungen am Rande fällt es sofort ins Auge, daß in kleinen Abständen voneinander stets büschelartige, an Rhizinen erinnernde Hyphenbündel die Gleichmäßigkeit der Aussprossung unterbrechen. Diese Stellen erweisen sich bei näherem Zusehen als die Enden der Aderhyphen des Markes. Und im allgemeinen sind es sichtlich auch diese Partien, die in Verbindung mit den Rhizinen die erste Anheftung jedes Bruchstückes an der Unterlage übernehmen. Daß man die Adern als wasserleitende Stränge des Thallus ansehen kann, liegt um so näher, je sicherer den Rhizinen eine wasser-aufnehmende Fähigkeit zuzuschreiben ist<sup>1)</sup>.

Von einem Einfluß der Schwerkraft auf die Größe oder Schnelligkeit des Wachstums habe ich bei den Regenerationsversuchen nichts beobachten können. Möglichst gleiche Stücke aus dem Thallus, rechteckig mit längeren parallel zum Rande verlaufenden Kanten, wurden zum Teil mit der Markseite auf die Unterlage gelegt, zum Teil vertikal durch Glasstäbchen gestützt aufgestellt. Unterschiede in der Art der Regeneration waren nicht zu bemerken. Ebenso wenig war das der Fall bei schiefer Aufstellung, wobei die verschiedensten Stellungsmöglichkeiten nebeneinander versucht wurden.

Um den Einfluß des Lichtes auf das Aussprossen der Hyphen festzustellen, wurden möglichst gleichartige Stücke teils im Licht, teils verdunkelt unter sonst gleichen Bedingungen kultiviert. Nach anfänglich gleichem Verhalten hörte natürlich das Wachstum der Hyphen im Dunkeln früher auf als im Licht. Auch

<sup>1)</sup> Sievers, Fr., Über die Wasserversorgung der Flechten (Wissenschaftl. Beilage z. 38. Jahresber. d. landwirtsch. Schule zu Helmstedt 1908), erwähnt S. 18 f.: „die wie Dochte wirkenden Rhizinen“ von *Peltigera canina*.

sonst erweist sich nachträgliche Verdunklung für bereits begonnene Regeneration als unbedingter Nachteil. Zweifellos ist eben für das gesamte Wachstum jedes Thallusteils die unverminderte **L e b e n s t ä t i g k e i t** der Gonidien eine Grundbedingung. Thallusstücke, die längere Zeit im Dunkeln gelegen hatten, regenerierten im Dunkeln überhaupt nicht und, wieder ans Licht gebracht, wesentlich schwächer. Da übrigens kräftig wachsende Thallusstücke, die gleichzeitig mit der Verletzung verdunkelt wurden, doch noch ein gewisses Maß von Regeneration aufzuweisen vermochten, so hätten wir hier zugleich den deutlichen Beweis dafür, daß der Flechtenpilz auch Speicherprodukte der Gonidien (oder diese selbst?) zu verbrauchen vermag. Es bliebe noch zu bemerken, daß die Art und Weise des Regenerates sich in gewissem Maße von der stattgefundenen oder stattfindenden Assimilation abhängig erweist: aussprossende Hyphen aus vor der Verletzung verdunkelten Teilen sind dünner, als andere<sup>1)</sup>.

Daß die **F e u c h t i g k e i t** einen Einfluß wie auf das ganze Wachstum, so auch auf die Regeneration des Thallus hat, bedarf kaum mehr der Ausführung. Die Tatsache wird besonders drastisch erkennbar durch die Abhängigkeit der Regenerationserscheinungen von der Unterlage und deren Fähigkeit, Feuchtigkeit zu speichern. Die Regeneration aus dem Mark erfolgt beispielsweise nicht unter einer feuchten Glocke, wenn als Unterlage statt Erde oder feuchten Tonscherben Glimmerplättchen geboten werden, kann aber wohl noch eintreten, wenn eine Übertragung auf andere Unterlage erfolgt.

Von einer Beziehung zwischen der **G r ö ß e** der regenerierenden Stücke und dem Grade der Regeneration ist wenig wahrzunehmen. Aus gleichliegenden Stellen des Thallus herausgeschnittene Stücke verschiedener Größe verhalten sich in der Regeneration gleichartig. Auch in Form eines gleichschenkligen Dreiecks geschnittene Stücke, in denen die die Basis des Dreiecks bildende Kante gleich alte Teile begrenzte, zeigten längs dieser Kante gleichstarke Aussprossung. Nur die äußersten Spitzen zeigten keinerlei Wachstum. Damit ist zugleich gezeigt, daß eine gewisse lokale Beziehung zu dem in der Thallusfläche radial rückwärts gelegenen Teilen hinsichtlich der Stoffzuleitung besteht.

Über ein gewisses Maß hinaus vermag das **W a c h s t u m** der **M a r k h y p h e n** an den Regeneraten nicht fortzuschreiten, sofern sich nicht nachträglich auch ein Wachstum der Gonidienzone einstellt. Es mag damit zusammenhängen, daß in den meisten Fällen

<sup>1)</sup> Schon Reinke (l. c. S. 453) erklärt den Körper der *Peltigera* gerade in hervorragender Weise der Assimilation der Kohlensäure angepaßt.

und namentlich dann, wenn die Gonidienzone sich nicht beteiligt, die aussprossenden Hyphen bei der Regeneration zartwandiger und wohl auch geringer im Durchmesser, als die ursprünglichen Markhyphen sind. Es kommen übrigens dabei infolge der Verletzung auch Bilder vor, wie sie für die Rhizoiden von Lebermoosen bekannt sind, d. h. es treten die aussprossenden Hyphen aus den sie kragenartig umhüllenden abgeschnittenen Markhyphen heraus. Meist brechen sie aber aus der verletzten Hyphe seitlich hinter einer Querwand hervor, bisweilen an diesen Stellen bis zu dritt. Gleichzeitig

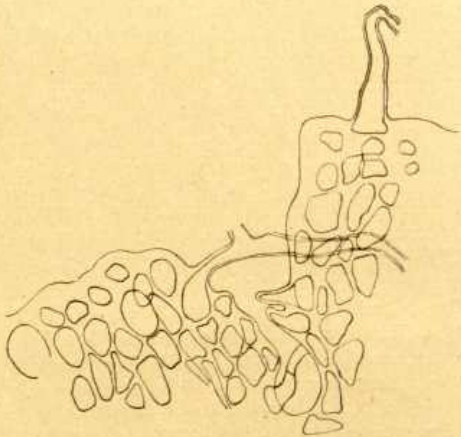


Abb. 11. Aussprossende Rindenzellen.

Zeiß Obj. F, Oc. 3. 28. 11. 13, um  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

erfolgt nicht selten eine teilweise oder vorübergehende Zerstörung der nächsten zurückliegenden Querwand. Die Einzelheiten dieser Vorgänge lassen sich in den verschiedensten Stufen schon zwölf bis 36 Stunden nach der Verletzung beobachten. Nicht ohne Interesse ist auch die Tatsache, daß in den abgeschnittenen Hyphenzellen ein Restteil des Plasmaschlauchs erhalten bleiben und vor weiterem Auswachsen sich mit neuer Wandkuppe versehen kann. In dem aussprossenden Schlauch ist ein Dichterwerden des körnigen Inhalts zu bemerken.

Rinde. Bei Schnitten oder abgetrennten Stücken ist von einer Reaktion der Rinde auf die Verwundung meist wenig zu



schen<sup>1)</sup>. Am ehesten ist es der Fall an den untersten Schichten. Doch setzt auch hier die Reaktion bedeutend später ein als beim Mark. Die Regenerate gleichen natürlich nicht den Ursprungszellen, vielmehr sprossen diese zu schlankeren Hyphen aus, die bemerkenswerterweise auch später keinerlei Neigung zur Bildung eines rindenartigen Pseudoparenchyms zeigen. Sie ähneln weiterhin den ausgesproßten Markhyphen. (Abb. 11.) Allerdings verlaufen sie nicht in der überwiegenden Mehrheit parallel der Thallusfläche, wie es bei den Markhyphen der Fall war. Es scheint sogar, als ob Zellen, deren obere oder untere Nachbarn verletzt waren, leichter aussproßten, als solche, bei denen nur die seitliche Nachbarfläche angeschnitten war. Zur

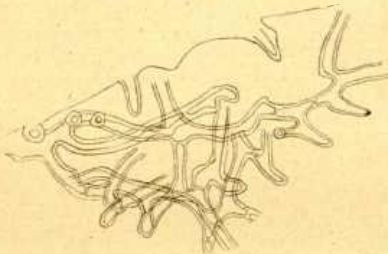


Abb. 12. Aussprossungen aus der Oberseite mit Knäuelbildung.

Leitz Obj. 7, Oc. 3. 23. 12. 13, um  $\frac{1}{4}$  verkleinert.

Prüfung dieser Annahme wurden Schnitte unter einer Neigung von etwa  $45^\circ$  gegen die Thallusfläche geführt. Dabei zeigte sich, daß nach oben bzw. nach unten zahlreichere Hyphen wuchsen als in wagerechter Richtung.

Nun nimmt offenbar die in eine angrenzende verletzte Zelle austreibende Hyphe nicht gleich deren ganzen Hohlraum ein. Es wird daher die Hyphe nicht immer auf die Öffnung in dieser Zelle zuwachsen. So kommt es, daß die gegen eine Zellwand stoßende Hyphe bei weiterem Wachstum gelegentlich eine Art Knäuel hervorbringt. (Abb. 12.) Sie löst also in diesem Falle die Wand, auf die sie trifft, nicht auf und durchbricht sie nicht. Es kamen auch Fälle vor, in denen an der Zelle, in die eine Hyphe hineinwuchs, keinerlei Verletzung zu erkennen war.

<sup>1)</sup> Vgl. Baranetzky oben l. c. und ferner meine kurze Angabe über das Verhalten isidienartiger Teile von *Cladonia*. (Tobler, F., Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. II. Jahrb. f. wiss. Bot. Band 49. 1911, S. 413.)

Etwas anders wie die normale Rinde verhält sich bei Verletzungen der ihr aufsitzende Filzüberzug. (Vgl. oben S. 16.) Teils durch Abschaben, teils durch senkrechte Schnitte, die bis in die Rinde geführt wurden, wurden die Hyphen des weißen Überzuges angeschnitten. In keinem Falle trat irgendwelche Reaktion ein. Wenn man bedenkt, daß das oberseitige Filzgewebe vom Thallus in späteren Stadien abgeworfen wird, ohne wieder ersetzt zu werden, so ist das verständlich. Würden die von der Rinde abgerissenen Hyphen durch neue Aussprossungen wieder ersetzt, so müßte ja auch an den älteren Thallusteilen sich der weiße Überzug vorfinden, was aber niemals der Fall ist. Grade bei den zu diesen Versuchen benutzten Exemplaren, die sich durch starken Filzüberzug auszeichnen (Standort bei Steinheim) waren die obersten Lagen der Rindenzellen keineswegs abgestorben, auch niemals wie sonst so oft mit Luft gefüllt. Dieses war auch bei den Hyphen des Überzuges



Abb. 13.

Rinde eines umspinnenen  
Gonidienhäufchens.

Leitz <sup>1)</sup>, Oelimmersion, Oc. 1.  
14. 7. 14.

nicht der Fall. Dagegen führten sie ebenso wie die Rindenzellen dichteren Inhalt als andere Teile. Daß sie aber durchaus nicht auf Verletzung reagierten, ist deshalb doppelt verwunderlich.

**Gonidienschicht.** Es erübrigt noch die Darlegung der Verhältnisse bei der Gonidienschicht, der die Hauptrolle für die Regeneration und bei der Verletzung durch Abschneiden, Abbrechen oder Tierfraß zufällt. Wie erwähnt, beginnt erst nach 3—4 Wochen ein Wachstum dieser Zone äußerlich sichtbar zu werden. Mitunter allerdings sterben die freigelegten Algen auf eine längere Strecke hin ab und dann entwickeln sich auch die darunter liegenden lebenden Algen und die Pilzhyphen an dieser Stelle nicht weiter. Im andern Falle aber wächst die Gonidienzone meist nicht als einheitliches Ganzes weiter, sondern einzelne kleine Partien davon wölben sich selbständig vor. Jede derartige Vorwölbung ist der Anfang eines neuen Netzes. Diese sind, ebenso wie Isidien, ehe sie zu selbständigen Thalli werden, auf allen Seiten berindet. Die Rinde entsteht auch hier durch Aneinanderlegen und Verzweigen der Hyphen parallel zur Oberfläche, so daß auch hier die erwähnten Verzahnungen der Rindenzellen zustande kommen. (Vgl. S. 14 und Abb. 13.) Die Außenwandungen dieser Zellen sind kräftiger als die Seiten- und Innenwände. Über das Innere der Läppchen ist dasselbe zu sagen wie über die Isidien. Der Pilzanteil dieser Läppchen ist zum Teil wie beim Mark durch Aussprossung aus der Schnitt-

stelle der Hyphen in der Gonidienschicht entstanden. Zum anderen größeren Teil wird er aber aus in der Nähe der Schnittstelle befindlichen Hyphenenden oder Verzweigungen seitlicher Aussprossungen gebildet. Jedenfalls sind verglichen mit dem Mark, hier sehr wenig junge Hyphen zu sehen, die aus alten hervortreten, auch in sehr frühen Stadien, in denen die Austrittsstelle aus der Mutterhyphe noch wohl zu erkennen sein müßte, wie das beim Mark meist noch nach vielen Wochen möglich war.

Beim Aussprossen der Markhyphen hatten wir gesehen, daß die Sprossungen im allgemeinen die geradlinige Verlängerung der Ursprungshyphen bildeten. Bei den Hyphen der Gonidien trifft das nicht zu, vielmehr schmiegen sie sich dicht den Algenhaufen an, über denen sie so durch reichliche Verzweigung parallel der Oberfläche eine lückenlose Zellschicht bilden. Nur hin und wieder wachsen einzelne ohne sichtliche Beziehung zu Algen frei in den Raum hinein. Wahrscheinlich sind das meistens solche, die sich nicht mehr an die Algen anzulegen vermögen, weil sich über ihnen die Rinde schon vollständig geschlossen hat. In einzelnen Fällen können allerdings Hyphen auch aus einer unberindeten Stelle eines Algenhaufens herauswachsen. Was über das weitere Wachstum zu sagen wäre, deckt sich mit dem über die Isidien Gesagten. Das gilt auch für die Beeinflussung durch den natürlichen Thallusrand, wie das ja eigentlich selbstverständlich ist. Es muß hier nur noch angeführt werden, daß eine Beeinflussung vielleicht auch durch Nahrungszufuhr oder Mangel möglich sein kann, und vielleicht auch hier zutrifft. Wurden Thallusstücke größtenteils mit der Rinde auf die Unterlage gelegt, so daß nur einzelne Teile der Fläche assimilieren konnten, so dauerte die Entwicklung der Lappchen beträchtlich länger, obgleich diese selbst dem normal belichteten Teil angehörten. Lag die ganze morphologische Oberseite eines Thallusstückes der Unterlage auf, so starb dieser selbstverständlich ganz ab. Auch die durch den Schnitt freigelegten Algen vermochten sich unter der ihnen so zuteil werdenden seitlichen Beleuchtung nicht weiter zu entwickeln. — Eine Abhängigkeit der Regenerationserscheinungen vom Alter des betreffenden Teiles habe ich nicht feststellen können.

Es seien noch einige nur gelegentliche, zum Teil hiervon abweichende Beobachtungen erwähnt. So wuchs bei Exemplaren von Steinheim die freigelegte Gonidienschicht oft auf längere Strecken auch als einheitliches Ganzes weiter. (Neben dem gewöhnlichen Verhalten an einzelnen anderen Stellen derselben Schnittkante.) Gleichzeitig wuchsen hier die rindenbildenden Hyphen an der Schnittfläche der alten Rinde empor bis zu deren oberer Kante und bildeten,

mit der alten Rinde verklebend, und unter Verkürzung ihrer Glieder sofort eine mehrschichtige Rinde in unmittelbarer Fortsetzung der Rinde des alten Thallus. Dann war äußerlich schon in ganz frühen Stadien überhaupt nichts mehr davon zu sehen, daß an dieser Stelle der Thallus einmal verletzt war. Querschnitte zeigten, daß an einigen wenigen Stellen auf ganz kurze Strecken (den Bruchteil eines Millimeter) die neue Rinde nicht mit der alten verwachsen war, vielmehr blieb zwischen beiden ein kleiner Spalt offen. Die oberen und unteren Begrenzungsflächen der beiden Rinden fielen aber trotzdem in eine Linie. Auch ein normales Mark bildeten die Lappen sofort aus, allerdings größtenteils nicht aus den abgeschnittenen Hyphen, sondern aus der Gonidienschicht. Daher ließ sich auf Schnitten ganz gut das Ende des alten und der Anfang des neuen Markes erkennen. — Exemplare von einem andern Standort zeigten etwa entstandene Risse meist weiß umsäumt. Das kam daher, daß das verletzte Mark seitlich weiter gewachsen war. Auch hier wuchsen dann seine Hyphen nach oben bis zur Höhe der benachbarten Rindenoberfläche. An diese anschließend bildeten sie eine anfangs lockere und unregelmäßige, später aber ganz dicht werdende Rinde. So war die freigelegte Gonidienpartie wieder allseitig abgeschlossen, teils von einer derben Rinde (schräg nach oben), teils von dichten Marke (schräg nach unten). Daher kam es jedenfalls, daß hier bei Einreißen des Thallus die so entstehenden Ränder meist nicht weiter wuchsen. Isidien traten auf diesen Exemplaren nie auf. Nur selten wuchs der ganze Thallus an der Verletzungsstelle weiter. Die Rinde wurde dann so wie eben gebildet, nur zog sie sich meist noch etwas weiter über den Rand des Markes hinweg, das selbst dann noch das Mark der regenerierten Teile lieferte. Rindenbildung an der Unterseite fand nicht statt.

Die Dorsiventralität der jungen Läppchen war, wie schon erwähnt, gering, die der etwas älteren kaum größer. Schien schon darnach die Dorsiventralität keine innewohnende zu sein, so ergaben im übrigen auch Versuche eine gewisse Umkehrbarkeit. Es wurden regenerierende Thallusstücke umgekehrt der Unterlage aufgelegt, jedoch dafür gesorgt, daß genügend Thallusfläche für den nötigen Lichtgenuß und die Erhaltung nach oben umgekehrt war. Die in Bildung begriffenen Läppchen wuchsen äußerst langsam, in einem halben Jahre nicht mehr als 2 mm. Aber sie erschienen bald auf der jetzt nach unten liegenden Seite heller als oben und bekamen dann sogar auf der allmählich markausbildenden Unterseite Rhizinen.

Damit hatte das Läppchen eine neue seiner anfänglich entgegengesetzte Dorsiventralität erhalten. Wenn das regenerierende

Thallusstück senkrecht zur Unterlage gestellt war, so war bei den an den senkrechten Kanten entstehenden Läppchen deren Fläche um 90° gegen die des regenerierenden Stückes gedreht. An dem der Unterlage parallel verlaufenden wuchsen die zunächst auftretenden Höcker meist einseitig in Läppchen aus.

In mehreren Fällen ist es mir gelungen, auch die Dorsiventralität eines mit natürlichem Rande weiterwachsenden Lappens in diesen Teilen umzukehren. Der Rand wurde dann zunächst bei einer der obigen Versuchsanstellung „undulat“, also oben und unten schwach berindet. (Vgl. S. 22.) Das Weiterwachsen geschah dann in derselben Weise wie bei den Läppchen eines undulaten Thallus oder bei denen, die an einem Schnitttrand entstanden. Das Mark wurde an der der Unterlage zugekehrten Seite gebildet, also umgekehrt wie bei dem alten Stück.

Es fragt sich noch, welche Reize die Dorsiventralität veranlassen.

Zur Beantwortung wurden folgende Versuche angestellt:

1. Thallusstücke wurden mit paraffinierten Zwirnfäden an der unteren Seite eines feucht gehaltenen und von unten beleuchteten Ziegelsteins festgebunden, und zwar teils mit der Rinden-, teils mit der Markseite dem Stein zugekehrt, jedoch so, daß die Ränder nicht allzu fest anlagen. Die mit der Markseite dem Stein zugekehrten Stücke behielten ihre Lage und ihren Bau. Die mit der Rinde dem Stein zugekehrten starben zum größten Teil ab, einige blieben erhalten und krümmten nach einiger Zeit ihre Ränder nach unten um. (Kultur in nicht feuchtem Raum.)
2. Thallusstücke wurden zwischen 2 feuchtgehaltene, aufeinander gelegte Steine geklemmt, so daß sie zum großen Teil seitlich herausahen. Sie wurden von unten beleuchtet. Es sollte bei dieser Versuchsanstellung erreicht werden, daß die Feuchtigkeit auf beiden Seiten der Thallusfläche die gleiche blieb, die Wasseraufnahme geschah bei diesen nicht in feuchtem Raume angestellten Versuchen im wesentlichen durch die eingeklemmte Basis des Thallus. In allen Fällen, gleichviel ob die Rinde nach oben oder nach unten gekehrt war, trat keine Krümmung ein. Das gleiche war der Fall bei den Versuchen, in denen unter sonst gleicher Anstellung die Beleuchtung in der Hauptsache von oben erfolgte.
3. Thalli wurden mit der Rindenseite der Unterlage aufgelegt. Die Ränder krümmten sich nach oben um, unverletzte Ränder begannen mit der Aufkrümmung ganz am Rande und ließen

sie bis zur Basis hin schreiten. War diese befestigt, so konnte die Krümmung soweit fortschreiten, daß nur noch die angeheftete Stelle die erzwungene Lage des Versuchs beibehielt, im übrigen aber der Thallus seine normale Lage wieder einnahm. (Versuche in feuchter Kammer.)

4. Wie im zweiten Versuch, wurden Thallusstücke eingeklemmt, aber nicht von unten beleuchtet. Vielmehr wurde entweder eine geschwärzte Glimmerplatte, als nicht wasserleitender Lichtschirm darunter angebracht. Diese wurde in Vergleichsversuchen durch eine feuchte Tonscherbe ersetzt. Aufkrümmen der Thalli war nicht zu beobachten. Wohl aber trat es ein, wenn statt der Glimmerplatte oder Tonscherbe ein Glasplättchen gewählt wurde.

Die Ergebnisse dieser Versuche lassen keine einseitige Deutung für Licht oder Feuchtigkeit als Ursachen der Krümmung oder Entstehung der Dorsiventralität zu. Beide Umstände bewirken, anscheinend gemeinsam, daß die Rindenseite sich von den Stellen größter Feuchtigkeit (Unterlage) zum Lichte hinkrümmt. Während immerhin bei den Versuchen mit ganzen, im wesentlichen unverletzten Thalli die Bedeutung der unterseits zugeführten Feuchtigkeit größer zu sein scheint, ist bei den Regenerationserscheinungen andererseits die Einwirkung des Lichtes auf die Lagerung der Gonidien und damit die Dorsiventralität junger Teile nicht zu verkennen. Man muß dabei bedenken, daß trotz der bezeichnenden Schichtenfolge im normalen Thallus Wesen und Wechsel der Natur dieser einzelnen Schichten doch noch recht verschiebbar sind. Nicht die Dorsiventralität selbst ist das Kennzeichen auch morphologisch so sicher ausgeprägter Flechtenformen, sondern die Wiederherstellungsmöglichkeit des durch besondere Umstände verschobenen Gleichgewichts zwischen Pilz und Alge zeichnet diese Formen voreinfacher gebauten aus.

### Zusammenfassung.

(Tobler.)

(Hinsichtlich der normalen Morphologie muß auf die Arbeit selbst verwiesen werden.)

Das Wachstum des Thallus von *Peltigera canina* ist Randwachstum. Die Bildung der welligen (undulaten) Ränder und die der Isidien sind nach ihrer Entstehung und Entwicklung spezifisch

nicht trennbar. Nur sind die ersteren im wesentlichen auf den Rand beschränkte, die letzteren meist der Flächen aufsitzende Wucherungen. Auf der Fläche entstehen sie vielfach infolge von Verletzungen, sind aber außerdem auch durch Aufstrich von Algen erzielbar. Auch bei den Verletzungen und nachfolgender Isidienbildung sind die Gonidien das formative und treibende Element. Ihre reihenweise Bildung hängt mit der Entstehung an Rissen zusammen. Die Isidien können zur Vermehrung der Flechte dienen. Auf dem Thallus entwickeln sie sich unter normalen Bedingungen nicht über eine bestimmte Größe hinaus.

Abgetrennte kleine Thallusstücke sind auch sonst zur Regeneration stark befähigt. Diese geht zunächst von den Markhyphen aus; doch muß deren Wachstum nach einiger Zeit durch ein solches der Gonidienzone ergänzt werden, falls ein lebenskräftiger normaler Thallus entstehen soll. Die Beteiligung der Rinde an der Regeneration ist nur schwach; der etwa an ihr vorhandene Filzüberzug beteiligt sich auffallenderweise gar nicht.

Ebensowenig wie die Dorsiventralität des Thallus eine innewohnende ist, kann von einer Polarität zerschnittener Thallusstücke gesprochen werden. Ein Einfluß der Schwerkraft ist bei den Regenerationsversuchen nicht festzustellen. Dagegen ist das Licht, bzw. die unverminderte Lebenstätigkeit der Gonidien eine Grundbedingung für die Regeneration. Der fördernde Einfluß der Feuchtigkeit ergibt sich aus der Abhängigkeit der Regeneration von der wasserleitenden Fähigkeit der Unterlage.

Es erscheint angebracht, zum Schluß noch kurz zurückzukommen auf die schon anlässlich der Fragestellung (S. 13) berührte Stellungnahme zu der Anschauung *Elfvings*. Die vorstehenden Untersuchungen ergeben in besonderem Grade die Bedeutung der Gonidien-schicht für die Wachstumserscheinungen am Thallus der *Peltigera*. Sind die Gonidien, wie *Elfvig* will, an den Hyphen entstandene Bildungen, so wird die gesamte Deutung gerade der vorliegenden Erscheinungen außerordentlich erschwert, wenn nicht unmöglich. Man müßte denn annehmen, daß die Gonidienzone derartig differenziert ist, daß nur eben sie allein imstande ist, jene grünen Körper zu erzeugen, ohne die sich hier der Thallus nicht wachstumsfähig erweist. Einer solchen Ansicht widersprechen aber gerade die auch hier dargelegten Befunde über den Zusammenhang und Übergang der Hyphen aus einer Schicht in die andere, vor allem aber die der

auffallenden, den ganzen Thallus durchquerenden. Daß Elfving das vorliegende Objekt selbst in seine Untersuchungen mit hereingezogen hat, wurde erwähnt (S. 26). Er gibt allerdings zu, daß gerade an diesem Objekt seine Beobachtungen lückenhaft sind. Wenn er aber bei seiner zufällig grade auch eine Regeneration betreffenden Beobachtung auf die Hormogonien-artige Form der in der auswachsenden Gonidienzone zu findenden grünlichen Zellen verweist, so könnte ich da mir doch leicht ein ähnliches Bild vorstellen, wie es bei der Isidienbildung und in ähnlichen Fällen durch das reihenweise Wachstum und die starke Streckung des Nostoc häufig zustande kommt.

Münster i. W., Botanisches Institut, Juli 1919.



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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [63 1922](#)

Autor(en)/Author(s): Strato Clemens

Artikel/Article: [Über Wachstum und Regeneration des Thallus von Peltigera canina. 11-42](#)