download www.zobodat.at

Über das Verhältnis der Gonidien zum Flechtenpilz.

Von E. Bachmann.

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

Daß zwischen dem Flechtenpilz und den Gonidien ein Zustand mutualistischer Symbiose besteht, wird jetzt ziemlich allgemein anerkannt. Über das nähere Verhältnis zwischen beiden gehen jedoch die Meinungen auseinander; der eine bezeichnet es schlechthin als Sklaverei, so vieldeutig dieser Ausdruck ist, ein anderer als „wohlwollende Sklaverei" ein dritter als Helotismus, und diese Ansicht scheint die meisten Anhänger gefunden zu haben. Doch lassen sich auch immer wieder Stimmen hören, die im Lichenismus nichts als Endosaprophytismus oder gar Parasitismus sehen wollen.

Neue Tatsachen, die geeignet sind, Licht über dieses Verhältnis zu verbreiten, scheinen mir deshalb der Veröffentlichung wert zu sein.

Ihnen schicke ich eine Beobachtung über eine Pilzgalle auf *Cladonia fimbriata*, f. *simplex* (Weis.) Flot. voraus, die viel Ähnlichkeit mit gewissen Wachstumsvorgängen in unverpilzten Flechtenteilen aufweist. Am Rande und an der Außenseite des Bechers genannter Art erzeugt der Gallenpilz millimetergroße, kugelige Auswüchse von kompliziertem Bau. An der Innenwand des Bechers aber, die normalerweise mit einem grünlichweißen Soredienmehl bestäubt ist, kommen auch verpilzte Einzelsoredien vor, die als halbkugelige oder domförmige Hügel über den Soredienstaub heraustreten. Die größten einfachen Soredien (Abb. 1 a) erreichen 42 μ im Durchmesser und enthalten 10—12 Gonidien. Nach der Besiedelung durch den Gallenpilz ist daraus, wie Abb. 1 b zeigt, ein Gebilde von 135 μ Höhe und 224 μ Breitendurchmesser geworden. Es ist ziemlich genau halbkugelig und besitzt auf den Halbmesser 112 μ berechnet einen Inhalt von 3 991 220 μ^3, das ist rund 99 mal mehr als der Inhalt des größten Sorediums (40 459 μ^3). Dem entspricht

download www.zobodat.at

auch die Vermehrung der Gonidien; denn in dem gesunden Soredium zählt man 11, in dem Gallenquerschnitt 108 Algenzellen. Auffallend ist unter ihnen die große Anzahl von „Gruppenkugeln", wie ich der Kürze wegen die eng beisammenliegenden, meist kugelrunden Gruppen von Algenzellen nennen will, die aus ihrer Anordnung erkennen lassen, daß sie erst vor kurzem durch Teilung aus einer Mutterzelle entstanden sind. Sie treten in allen Zuständen auf: zuerst ist die begonnene Teilung nur an dem gekerbten Rand einer ungewöhnlich großen Gonidie ersichtlich; später treten schmale, helle Trennungslinien zwischen den Teilen auf, die noch später auseinanderrücken, zuletzt soweit, daß die Zwischenräume mit Umhüllungshyphen erfüllt werden können.

Diese bedeutende Vermehrung der Gonidien und das vorausgegangene Wachstum derselben ist nur erklärlich, wenn man annimmt, daß der Flechtenpilz seinem Symbionten ungewöhnlich viel Wasser mit Nährsalzen zugeführt hat. Umgekehrt hat die große Menge jugendkräftiger Gonidien von seinen organischen Assimilaten viel mehr an die Hyphen des Flechtenpilzes abgeben können, als im normalen Soredium. Diese haben sich infolgedessen außerordentlich vermehrt, ihre Wände sind dünner, ihre Protoplasten größer geworden, und zwar in dem Maße, daß sie mit den Gonidien zusammen ein lückenloses mosaikähnliches Gewebe bilden, bestehend aus großen und kleinen blauschwarzen Felderchen. Die großen gehören den Gonidien, die kleinen den Umhüllungszellen des Flechtenpilzes an. Dieses eigentümliche, neue Gewebe hat nur eine Mächtigkeit von 35—40 μ und geht nach innen allmählich in gonidienhaltiges Flechtengewebe von gewöhnlicher Beschaffenheit über: die weitläufig stehenden Gonidien sind nur einschichtig und nicht einmal allseitig von Umhüllungszellen bedeckt, deren Wände dicker und deren Protoplasten darum kleiner sind als in den gleichartigen Zellen des Mosaikgewebes. Um was für Unterschiede es sich hierbei handelt, wird erst klar, wenn man aus den Halbmessern der kugelförmig gedachten Umhüllungszellen ihr Volumen berechnet: bei 3 μ Durchmesser beträgt ihr Gesamtinhalt 14,13 μ^3. Ist der Protoplast 1 μ dick, so kommt auf seinen Inhalt 0,52 μ^3, auf die Wand also 13,61 μ^3.

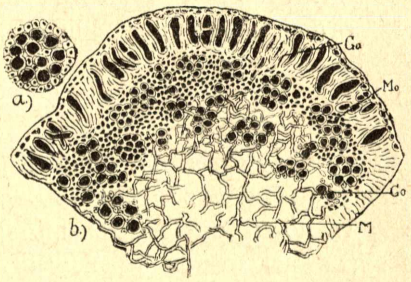

Abb. 1.

download www.zobodat.at

Ist der Protoplast aber 2 μ dick, so betragen die letzten beiden Größen 4,19 und 9,44 μ^3, und beträgt sein Durchmesser sogar 2,5 μ, so heißen sie 8,18 und 5,95 μ^3. Weil die beiden letzten Verhältnisse in dem mosaikartigen Gewebe vorherrschen, hebt es sich durch seine Dunkelheit von der tiefer gelegenen, bis 85 μ Tiefe hinabreichenden, hellen und lückenreichen Gonidienzone normaler Beschaffenheit auffallend ab. Jenes ist protoplasmareicher und hat darum viel mehr Hämatoxylin aufgespeichert als diese, die reicher an Zellwand ist und außerdem viele Lücken enthält. In beiden Regionen herrscht mutualistische Flechtensymbiose mit Austausch der unorganischen gegen organische Nährstoffe; aber in der äußeren, dunklen Hälfte ist sie viel intensiver als in der inneren, der Austausch viel lebhafter; er kann es sein, weil die Hyphenwände dünner sind, er muß es sein, weil die beiderlei Zellen zahlreicher sind und mehr Protoplasma enthalten. Die Entstehung des mosaikähnlichen Gewebes kann nur aus einem chemischen Reiz erklärt werden, der von dem darübergelagerten Gallenpilz ausgeht, aber nicht bis zu den innersten Gonidien und Hyphen dringt. Natürlich hat das Gallengewebe, auf dessen Beschaffenheit hier nicht näher eingegangen werden kann, davon den größten Vorteil: alles, was es zu seinem Aufbau gebraucht hat und noch braucht, hat ihm das mosaikartige Flechtengewebe, diese Stätte intensivster assimilatorischer und symbiontischer Tätigkeit geliefert und liefert es als schönes Beispiel fremddienstlicher Zweckmäßigkeit, die nicht wenig Gallen eigen ist, auch weiterhin.

Was hier infolge der Reizwirkung eines fremden Schmarotzers geschehen ist, das vermag der Flechtenpilz selbst auch hervorzubringen Vermehrung der Gonidien und der Umhüllungszellen bis zur Entstehung eines mosaikähnlichen Gewebes mit intensivster Symbiose.

Als erstes Beispiel seien hierfür die Lagerwarzen der *Anaptychia ciliaris*, v *verrucosa* Ach. von Eichenrinde aus dem Moorgebiet von Shodischki in Litauen angeführt: Im normalen Zustand ist das Lager 139,3 μ mächtig; davon kommen auf die Rinde 31—38,7 μ, auf die Gonidienzone bis 75, meist aber nicht über 42,6 μ, der Rest auf das Mark, in welches sich bisweilen einzelne Algenzellen verirren. Das Lager der warzigen Abart wurde 204,6 μ mächtig gefunden und die ihm aufsitzenden Warzen noch 228,4 μ hoch; es ist aber auch eine 346,4 μ hohe Warze auf einem 173 μ mächtigen Lager beobachtet worden. Auf dem Gipfel der Warzen ist die Rinde in einzelne Schollen aufgelöst. Darunter befindet sich eine Anhäufung von Gonidien, die an Mächtigkeit und Schichtenzahl die normale Gonidienzone

download www.zobodat.at

mindestens um das Dreifache übertrifft, mehr aber noch durch ihre Dichte auffällt; denn meist sind die Algenzellen von einer 1—3-schichtigen Lage dünnwandiger, durch gegenseitigen Druck eckig gewordener, sehr plasmareicher, bis 4, ausnahmsweise 5 μ großer Umhüllungszellen bedeckt und bilden mit diesen zusammen ein durch große Dunkelheit auffallendes, echtes Mosaikgewebe. Es bildet aber nicht, wie unter der oben beschriebenen Sorediumgalle eine zusammenhängende Hohlkugel, sondern besteht aus mehreren radial gerichteten, durch schlotartige Spalten voneinander getrennten Gruppen. Diese Anordnung, wie auch die schon erwähnte Beschaffenheit der Rinde lassen deutlich erkennen, daß wir es hier mit Durchlüftungswarzen zu tun haben, die zuerst von Z u k a l[1]) für *Parmelia aspidota* Ach. richtig erkannt und von R o s e n d a h l[2]) genauer beschrieben und abgebildet worden sind. Sie enthalten in der oberen Hügelhälfte gar keine Gonidien und ähneln darum den Lentizellen höherer Pflanzen tatsächlich, viel mehr als die von *Anaptychia ciliaris*. Diese unterscheiden sich durch ihren Reichtum an lebenskräftigen Gonidien und Umhüllungshyphen bis in den höchsten Punkt der Hügel von Lentizellen viel mehr, als sie ihnen durch ihr Spaltensystem ähneln. Sie sind darum erst in zweiter Linie Durchlüftungswerkzeuge, in erster Assimilationsorgane.

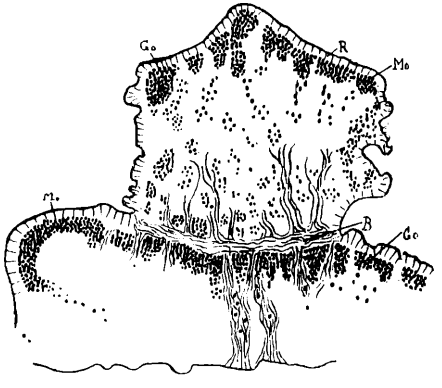

Abb. 2.

Dafür spricht meines Erachtens auch der Umstand, daß die Warzen meist gegen den Lagerlappen, der sie trägt, durch Rindenwucherungen blendenartig abgeschlossen sind. Allerdings breiten sich diese Wucherungen fast immer einseitig oder von den gegenüber liegenden Seiten sehr ungleichmäßig aus, bewirken jedoch in jedem Falle eine Verengerung des Eingangs zur Warze. In einer Serie von Querschnitten durch eine größere Warze folgen demnach auf einen Schnitt mit weitestem Eingang, dem Medianschnitt,

[1]) Z u k a l Hugo, Untersuchungen über die Flechten. Abhandlung II, S. 55. Wien 1895.

[2]) R o s e n d a h l Friedrich Untersuchungen üb. d. braunen Parmelien, S. 13; Tfl. I, Abb. 1. Halle 1907.

download www.zobodat.at

solche mit immer enger werdendem Eingang, zuletzt solche mit durchgehender Scheidewand. Diesen Fall veranschaulicht Abb. 2, der Querschnitt durch eine 346,4 μ hohe und 377,9 μ breite Warze auf einem 173 μ mächtigen Lager. Von der Scheidewand gehen sowohl nach unten, in das Mark des Thallus, als nach oben, in die Warze mehrere Hyphenstränge aus, bestehend aus einem Gemenge von langgliederigen Pilzhyphen und kreisrunden Pilzzellen. Ihre farblose Wand ist bis 1,5 μ dick, ihr plasmaerfülltes Lumen bis 1 μ weit. Wahrscheinlich sind diese Stränge, die bis über die Mitte der Warze und bis an die untere Grenze des Lagers reichen können, Leitungsbahnen für die in den Gonidien gebildeten Assimilate.

Gonidien finden sich in sehr dichter, dunkler, an Umhüllungszellen reicher Schicht zunächst unmittelbar unter der Scheidewand und stellen hier die einfache Fortsetzung der Gonidienzone des Lagerlappens dar, vor allem aber über der Scheidewand, in der Warze, wo sie als Einzelzellen oder in weitläufigen Reihen oder wenigzelligen Gruppen im grobporigen Hyphenfilz verstreut, größtenteils aber in dichter Ansammlung unmittelbar unter den Rindenschollen liegen. Hier sind sie reichlich mit Umhüllungszellen gemischt, zum Teil so innig, daß das Gewebe mosaikähnliche Beschaffenheit annimmt. Die Rinde ist hier selten über 12 μ dick, d. h. 2—3 mal dünner als im Lager der normalen *A. ciliaris*.

Bemerkenswert ist, daß die *A. ciliaris*, f. *verrucosa* schon in der Jugend durch Gonidienreichtum ausgezeichnet ist, wie folgende Zahlen beweisen: die bandartig breiten Astspitzen der normalen *A. ciliaris* von einer alten Eiche im Park zu Eichstätt in Oberbayern sind bei durchfallendem Lichte betrachtet durchscheinend, an den Grenzlinien zwischen den Gonidienfeldern sogar durchsichtig und besitzen bei 178 μ Gesamtmächtigkeit eine durchschnittlich 48 μ mächtige, 4,5 schichtige Gonidienzone unter einer 37,1 μ mächtigen Rinde. Für die Form *verrucosa* sind folgende Zahlen, in gleicher Reihenfolge aufgeführt, gefunden worden: 206 μ; 66,6 μ; 7,4 μ; 30,0 μ. Die Höchstzahl der Gonidienschichten war 16, gegen 7 in der oberbayerischen Flechte. Der hohen Schichtenzahl entspricht eine größere Häufigkeit der durch lebhafteste Teilungstätigkeit entstandenen Gruppenkugeln und der plasmareichen Umhüllungszellen. Kurz, die durch Umbiegung ihrer Seitenränder verschmälerten, rinnenförmig gewordenen Zweigspitzen der f. *verrucosa* sind schon vor der Anlage von Warzen mit einem zu intensiverer Symbiose befähigten Gewebe begabt.

Dieser litauischen Form sieht auf den ersten Blick eine *A. ciliata* von der Insel Rügen sehr ähnlich, die auf einer alten Linde im Julius-

download www.zobodat.at

park bei Breege gesammelt worden war, ihre höckerige Oberflächenbeschaffenheit aber zahlreichen Pykniden verdankt. An der kraterförmigen bei 10facher Lupenvergrößerung deutlich erkennbaren Vertiefung älterer Warzen kann man jedoch diese Form von der echten f. *verrucosa*, für die auch Acharius[1]) keine Pykniden angibt, sicher unterscheiden. — Als eine fast genau 3 mm lange Astspitze in Längsschnitte zerlegt worden war, zeigte sie in dem 1,3 mm langen äußersten Ende normalen Bau mit folgenden Zahlenverhältnissen: Gesamtmächtigkeit 197 μ, mittlere Mächtigkeit der Rinde 37,1 μ, der Gonidienzone 44 μ, deren Schichtenzahl 5,7, Höchstzahl 8. Daran schloß sich ein pyknidenfreier Hügel, *a* in Abb. 3, mit der Gesamtmächtigkeit 299 μ, Rinde: 33,3 μ, Gonidienschicht:

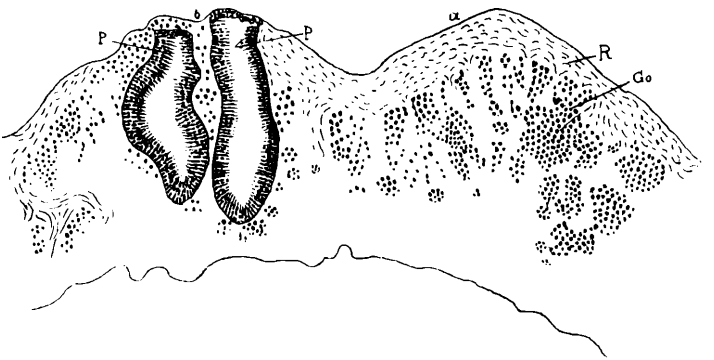

Abb.

154,8 μ; deren Schichtenzahl: 21,8, deren Höchstzahl: 32. Mit der Vermehrung der Gonidien hat die der Umhüllungszellen gleichen Schritt gehalten: bei rundlicher Form besitzen letztere 3—4 μ Durchmesser, wovon wenigstens die Hälfte auf den dunkelblauen Protoplast kommt. Selten und nur inmitten der Gonidiengruppen haben sie eckige Umrisse, sind noch dünnwandiger und können dann für kleine Gebiete das Aussehen mosaikartigen Gewebes hervorbringen. Auch diese Gonidienzone ist durch ihren Reichtum an Gruppenkugeln ausgezeichnet; darunter war eine 7zellige von nur 12 μ Durchmesser, so daß auf 1 Gonidie bloß 4 μ kommen, einschließlich der Wand. — Das alles läßt auf ganz ungewöhnliche Wachstums- und Teilungstätigkeit schließen und beweist, daß der Hügel, der in 23 Schnitten noch nicht einmal Pyknidenprimordien erkennen ließ, eine Stätte intensivster Symbiose ist, als der Vorbereitung für die künftige Anlage von einer oder mehreren Pykniden. Wenn erst

[1]) Acharius, Erik Lichenographia universalis, S. 497. Gottingae 1810.

download www.zobodat.at

deren Primordien entstanden sind, werden von ihnen die Gonidien teils verdrängt, teils resorbiert, so daß diese die zum Bau der Konidienfrüchte nötigen stickstoffreichen Baustoffe nicht allein während ihres Lebens, sondern auch noch im Tode liefern. — Auf den Gonidienhügel folgt ein zweiter, *b* in Abb. 3, von gleicher Grundfläche und Höhe, aber mit 2 Pykniden, von denen jedoch keine genau median getroffen worden ist; über ihre ganze Oberfläche sind Gonidien verteilt, die Reste der vielen, die früher den ganzen Hügel erfüllt hatten.

Die Vermehrung der Gonidien und ihrer Umhüllungshyphen ist zum Besten der zu entwickelnden Konidienfrüchte geschehen; die Anregung dazu kann also nur von dem Flechtenpilz ausgegangen sein, der gleich einem guten Haushalter vor Inangriffnahme eines größeren Unternehmens erst die nötigen Vorbereitungen trifft, Vorräte ansammelt, Kapitalien bereitstellt usw.

Damit scheint es im Widerspruch zu stehen, daß die echte v *verrucosa* aus Litauen überhaupt keine Vermehrungsorgane besitzt. Ihre starke Vermehrung der Gonidien, begleitet von einer ebenso starken Zunahme der Pilzhyphen, stellt nur einen Höhepunkt der v e g e t a t i v e n Entwickelung von *A. ciliaris* dar, und das ist ein Gegensatz, der sich bei Flechten, diesen Doppelwesen, sehr häufig findet. Ich erinnere bloß an gewisse *Cladonia*-Formen mit ihren sterilen, blätterreichen und fruchtenden, aber blattlosen Podetien. Da die beiden oben beschriebenen *Anaptychia*-Formen unter gleichen Bedingungen gewachsen sind, sehr großer Boden- und Luftfeuchtigkeit, sowie beschränktem Lichtzutritt, könnte man auf den Gedanken kommen, daß der Anstoß zu ihrer lebhaften Vermehrung von den Gonidien selbst ausgegangen sei, da ein Überschuß von Feuchtigkeit das Wachstum der Algen begünstigt. Dem widerspricht jedoch, daß die große Mehrzahl der an beiden Orten gewachsenen Individuen durchaus normale Beschaffenheit aufwies, und daß sowohl das einzige Exemplar höchster vegetativer Ausbildung in Litauen, wie auch das reichlichster Fruchtentwickelung auf Rügen einige Lagerlappen von normaler Beschaffenheit besitzt. Es wäre nicht zu verstehen, warum unter diesen dem Algenwachstum so günstigen Bedingungen so wenig Exemplare und diese nicht einmal an ihrem ganzen Lager das geschilderte Maximum der Entwickelung angenommen hätten, wenn man nicht annehmen wollte, daß der betreffende Flechtenpilz, dafür disponiert gewesen wäre, dazu den Anstoß gegeben hätte.

Noch augenfälliger als in den bisher beschriebenen Fällen ist die Reizwirkung des Flechtenpilzes auf die eigenen Gonidien als

download www.zobodat.at

Vorbereitung zur Bildung von Pykniden oder wenigstens als Begleiterscheinung bei ihr bei *Cladonia pycnotheliza* (Nyl.) Wain., einer Form von *Cl. fimbriata* (L.) Fr. zutage getreten. An Oldenburger Exemplaren, die ich der Güte des Herrn Heinrich Sandstede in Zwischenahn verdanke, sind gewöhnlich die Lagerstiele mit ungewöhnlich viel Pykniden besetzt, nicht selten aber auch die Lager- und Stengelblätter. Wenden diese Blättchen ihre Unterseite aus irgendeinem Grunde dauernd nach oben, so kann der Ausnahmefall auftreten, daß die Pykniden auf dieser Seite entstehen: Ist das Lager schwach entwickelt und gonidienarm, wie in Abb. 4 a, so verdickt sich das Mark von 176 auf 193 μ und bildet an seiner kaum stielartig zu nennenden Emporwölbung eine schüsselförmige Pyknide von 143,8 μ Breite. Gleichzeitig hat das Blatt von seiner Oberseite her eine schwach muldenförmige Durchbiegung erfahren, wodurch die Pyknide noch um einen kleinen Betrag weiter emporgehoben worden ist, als es durch die Verdickung des Markes allein geschehen wäre. Die Gonidienschicht ist unterhalb der Pyknide 17,6 μ mächtig und 2schichtig, links davon bei 9,6 μ Mächtigkeit nur 1schichtig; rechts davon fehlt sie ganz.

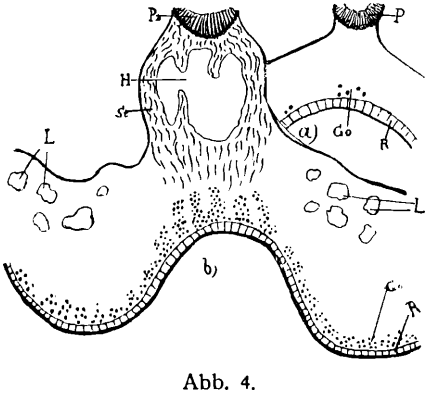

Abb. 4.

Diesem Zustande steht ein anderer durch Abb. 4 b veranschaulichter gegenüber: hier beträgt die tief grübchenartige Durchbiegung der Blattoberseite 164 μ. Der von dem Mark der Blattunterseite gebildete weit vorspringende Stiel ist 334,4 μ hoch. Beides zusammen bewirkt eine Erhebung der Konidienfrucht um 498 μ. Das Mark des Pyknidenträgers hat sich aus einem lockeren Hyphenfilz zu einem lückenlosen Prosoplektenchym verdichtet, dessen Fasern mit der Längsachse des Stiels parallel laufen. Dieses feste Gewebe reicht bis zur Gonidienzone hinab und enthält eine Höhlung von ungefähr 220 μ Durchmesser: bei größter Materialersparnis ist ein nach den Prinzipien der Mechanik festester Träger für die gipfelständige Pyknide hergestellt worden. In dem Mark des rechten und linken Flügels, das seine locker filzartige Beschaffenheit behält, treten später, wenn seine Dicke auf das Doppelte von dem des normalen Lagers gestiegen ist, in der dem Lichte zugewendeten Hälfte

download www.zobodat.at

zahlreiche Lücken auf, wie aus Abb. 4 b ersichtlich ist. Die Gonidienschicht ist in den Flügeln ausnahmsweise mehr als 3-, stellenweise auch nur 2 schichtig, aber am Fuß des Pyknidenträgers wird sie 8—10 schichtig, und ihre Mächtigkeit steigt von 35,7 auf 102,8 μ, d. h. um das Dreifache. Außerdem sind diese Gonidien allseitig, wenn auch meist bloß 1 schichtig, von dünnwandigen, plasmareichen Umhüllungszellen bedeckt. Beide Elemente bilden zusammen wiederum eine Stätte intensiverer Symbiose, wo die Nährstoffe hergestellt worden sind, nicht sowohl zur Bildung der Pyknide, sondern vielmehr ihres Stieles. — Die Anhäufung der Gonidien beginnt bereits vor der Anlage der Pykniden. Denn der früheste Jugendzustand zeigt in der Gonidienzone nur eine Vermehrung der Schichtenzahl von 3 auf 5 und im Mark eine Verdickung von 123,2 auf 173,6 μ. Gleichzeitig hat eine flache Einbuchtung von der Rindenseite her eingesetzt und, was das bemerkenswerteste ist, die flache Emporwölbung des Marks über der mächtiger gewordenen Gonidienzone ist zu einem dichten, plasmareicheren Paraplektenchym geworden, womit die Entstehung der Pyknide vorbereitet ist. Alle diese Änderungen können nur als Lebensäußerungen des Flechtenpilzes angesehen werden, d. h. auf dessen Anregung entstanden sein.

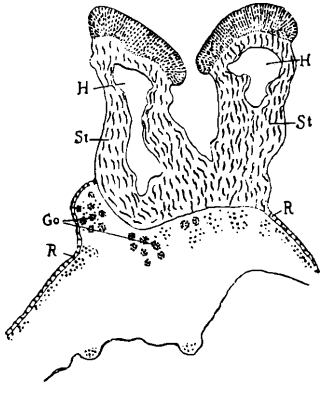

Abb. 5.

Was *Cladonia pycnotheliza* bei der Anlage von Pykniden an der Blatt-unterseite leistet, das tut sie in erhöhtem Grade bei der gehäuften Hervorbringung von Früchten aus der Oberseite der Blätter: ein Blättchen von 3,12 mm Länge und 2,5 mm Breite war nahe seinem Vorderrand zu einem nierenförmigen Schildchen von 520 μ Breite verdickt und trug auf diesem nicht weniger als 9 meist dicht aneinander gedrängte Köpfchen. In der Umgebung des Schildchens befand sich außerdem noch eine Gruppe von 4, eine von 3 und zwei mit je 2 gestielten Köpfchen, endlich mehr basiswärts noch eine Vereinigung von 7 unzweifelhaften Pykniden. — Die Beschaffenheit der schildständigen Früchtchen und ihre Beziehungen zu ihrer Umgebung ist aus Abb. 5 ersichtlich: auf einer gemeinsamen Basis von 450 μ Breite erheben sich zwei hohle Stielchen, die gleich jener aus längsfaserigem Prosoplektenchym bestehen und radialstrahlige Köpfchen von 285 μ Breite tragen. Die

download www.zobodat.at

normale Dicke des Blattes beträgt 112,3 μ; davon kommen auf die Rinde und die 2—4 schichtige Gonidienzone je 27,1 μ, auf das locker-filzige Mark 58,1 μ. Unterhalb der Fruchtstiele erreicht das Blatt 212,1 μ Mächtigkeit und da, wo das Gewebe am linken Stiel manschettenartig emporsteigt, sogar 281 μ. Dagegen geht sie an dem spornartig herabgedrückten Blattrande bis auf 41 μ herab. Am bemerkenswertesten ist das Verhalten der Gonidienzone auf der Strecke unterhalb der gestielten Früchte. Sie ist 2—3 mal, an einem Punkte sogar 4 mal mächtiger als im normalen Blattabschnitt, außerdem durch ihren Reichtum an Gruppenkugeln ausgezeichnet, die jenem gänzlich fehlen. Dadurch wächst die Schichtenzahl auf 12—14. In demselben Maße wie die Gonidien haben sich auch die Umhüllungszellen des Flechtenpilzes vermehrt und sich außerdem in der charakteristischen Weise verändert, aus der zu erkennen ist, daß die ganze Fläche unterhalb der beiden Fruchtstiele ein Gebiet intensiver Symbiose ist. — Auch hier besteht wieder Gleichgewicht in der Entwickelung der beiden Flechtenkomponenten kann nur der Pilz die Anregung zu der Vermehrung der Algenzellen gegeben haben, dient diese Steigerung der Hervorbringung von gestielten Flechtenfrüchten. Kurz, der Flechtenpilz kann eine im höchsten Grade fördernde Wirkung auf die Gonidien ausüben, um ihre assimilatorische Tätigkeit im eigenen Interesse auszunützen.

Am auffälligsten äußert sich diese fördernde Wirkung bei einigen Krustenflechten, deren schlauchfruchttragendes Lager hypophloeodisch ist, aber epiphloeodisch und mächtiger wird, wenn es Pykniden hervorbringt. Dieser Gegensatz ist mir zuerst an *Catillaria synothea* (Ach.) Krbr. aufgestoßen: An den noch nicht zu stark vermoderten Fichtenstümpfen des Erzgebirges ist die apotheziumführende Form sehr verbreitet; die reinpyknidenführende habe ich nur einmal bei Zinnwald gefunden: im trockenen Zustand bildet das Lager einen schwarzen, feinkörnigen Überzug, der angefeuchtet, etwas hellere Färbung annimmt und grobkörnig wird. In Mikrotomschnitten durch pyknidenferne Strecken bildet das Lager, wie Abb. 6 a zeigt, ein lückenarmes, bis 120 μ mächtiges Gewebe von 3 Schichten; zu äußerst befindet sich eine 4—8 μ mächtige, bräunliche Epinekralschicht, ihr folgt eine 5, meist aber 8—12 schichtige Gonidienzone, deren Zellen durch Größe und Plasmareichtum ausgezeichnet sind, darum blauschwarz

download www.zobodat.at

aussehen und mit rundlichen, 3—4 μ großen Umhüllungszellen des Flechtenpilzes bedeckt sind. Darunter liegt ein großporiger Hyphenfilz von 20—30 μ Mächtigkeit; er setzt sich auch in 1—3 Schichten des Periderms fort, kleidet dessen Zellwände teilweise aus und verändert sie bis in 75 μ Tiefe chemisch derart, daß sie kein Hämatoxylin speichern und darum gleich den Flechtenpilzhyphen farblos bleiben, während in den tieferen Peridermteilen die Mittellamelle schwarz, die Innenlamelle hell schiefergrau gefärbt wird. Ausnahmsweise findet man auch einzelne Gonidien in der obersten Peridermschicht; trotzdem bleibt der hypophloeodische Teil des Lagers verschwindend klein gegenüber dem epiphloeodischen, der aber auch unterrindig angelegt worden ist, wie daraus hervorgeht, daß dann und wann kleine Peridermstreifchen auf der Epinekralschicht beobachtet

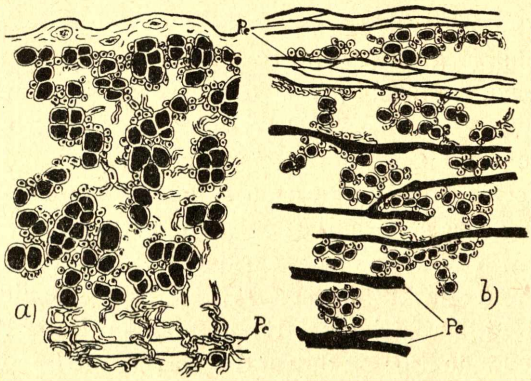

Abb. 6.

werden. — Das Lager der schlauchfruchtführenden Form ist, wie Abb. 6 b zeigt, ausgesprochen unterrindig und zerfällt in 5 niedrige, sehr lückenreiche Ausbreitungen von kleinen Gonidien mit ihren Umhüllungszellen, sowie langgliederigen Verbindungshyphen. Sie sind zwischen Peridermplatten eingebettet, so daß auch nicht eine Spur des Flechtenthallus zutage tritt. Addiert man die Mächtigkeit der 5 Thallusschichten, ohne die Peridermplatten mit zu messen, so ergibt sich rund 60 μ als Gesamtmächtigkeit. Die Zahl der Gonidienschichten schwankt zwischen 4 und 8 und steigt ausnahmsweise auf 11. Bedenkt man jedoch, daß die Algenzellen durchschnittlich kleiner und plasmaärmer sind, daß das unterrindige Lager meist bloß aus 2 Stockwerken besteht, nicht aus 5, wie Abb. 6 b zeigt, daß das oberrindige Lager in der Nähe von Pykniden noch mächtiger und schichtenreicher wird als aus Abb. 6 a hervorgeht, so ist die Bevorzugung des Pyknidenlagers bezüglich der Aus-

download www.zobodat.at

stattung mit Gonidien evident. Der Anstoß zu dieser Vermehrung und Vergrößerung der Gonidien sowie ihrer Umhüllungszellen kann bloß von dem Flechtenpilz ausgegangen sein; er ist folglich imstande, die Entwickelung und Vermehrung der Gonidien sowohl zu hemmen — bei der Hervorbringung von Apothezien —, als auch zu fördern, wenn es zur Bildung von Pykniden kommen soll. Ob die Entscheidung durch äußere Einflüsse beeinflußt wird, läßt sich aus diesem einzigen Fall nicht erschließen. Als wichtige Tatsache muß jedoch hervorgehoben werden, daß der Baumstumpf mit dem Pyknidenlager bis oben hin mit Heidelbeergesträuch umwachsen war, während die schlauchfruchtführenden Thalli an frei stehenden Baumstümpfen gefunden worden sind. Möglich, daß durch die Beschattung das Wachstum der Algenzellen begünstigt und dadurch dem Flechtenpilz die Hervorbringung der Pyknidenform erleichtert wird.

Nicht ganz so groß wie zwischen der reinen Apothezium- und Pyknidenform des Erzgebirges sind die Gegensätze an Lagern von Zaunlatten aus Poholt und Donneschen in Oldenburg, weil sie beiderlei Früchte nebeneinander enthalten. Doch findet man auch hier die dicksten, epiphloeodischen Lagerteile immer in der Nähe von Pykniden, dagegen in der Umgebung von Apothezien dünne und fast immer von Holzteilchen bedeckte. Hier ist das Lager nur 40 μ mächtig und enthält höchstens 7, meist 3—4 Gonidienschichten, kann aber die äußerste Holzplatte abgestoßen haben, dort ist das Lager bis 200 μ mächtig; ist davon die Hälfte unterrindig, so kommt doch fast der ganze Gonidienreichtum auf den epiphloeodischen Abschnitt.

Was bei *Catillaria synothea* Ausnahme ist, ist bei *C. Ehrhartiana* (Ach.) Th. Fr. Regel: die reine Pyknidenform ist bei uns viel verbreiteter als die Lager mit Schlauchfrüchten. An einem im Hochwalde von Immelborn in Thüringen an Eiche gefundenen Exemplar ist die Oberrindigkeit des grobkörnigen Lagers schon bei Lupenvergrößerung erkennbar. In Mikrotomschnitten untersucht, erweist es sich aus dicht beisammenstehenden Höckern von 126—236 μ Höhe zusammengesetzt, deren Gonidienzone von einer 11,6—20 μ dicken Epinekralschicht bedeckt ist und alle Rindenplatten abgestoßen hat bis auf geringe dem Lagergrund beigemengte Reste. Ausnahmsweise besteht das Lager aus 3 stockwerkartig übereinander liegenden flachen Polstern von 488 μ Gesamtmächtigkeit und mit größtem Gonidienreichtum besonders in den beiden oberen Stockwerken, die ringsum berindet sind, aber keine Spur von Peridermplatten zeigen.

download www.zobodat.at

Körnig erscheint bei Lupenbetrachtung auch das apotheziumführende Lager der gleichen Art, das in Schweden auf Birke gewachsen war. In Mikrotomschnitten erkannte man aber, daß das Lager aus lauter flach-hügelartigen, bis 8 schichtigen und bis 69 μ mächtigen Gewebemassen besteht, die sich 200—400 μ weit über einer ebenen, weitzelligen Peridermschicht ausbreiten und von einer schildartig emporgewölbten Peridermlage bedeckt werden, deren Zellen allesamt eng zusammengepreßt sind.

An einem Lager aus dem Sandstedeschen Herbar auf dunkler, nicht näher bezeichneter Rinde sind Pykniden und Apothezien entwickelt: in einer bestimmten Schnittserie, die nur Pykniden enthielt, stieg die Lagermächtigkeit bis zur Höhe jener empor, nämlich bis 408 μ, um in weiter Entfernung von den Konidienfrüchten auf 126 μ herabzusinken. Dort ist das Gewebe meist mit Epinekralschicht bedeckt, hier mit Rindenresten. Wenn Lagerhöcker von 174 μ Höhe in der Nachbarschaft von Apothezien auftreten und mit Epinekralschicht statt mit Peridermresten überzogen sind, dann finden sich sicher Pykniden in der Nähe, meist schon im nächsten Schnitt, wenn der vorhergehende auch nur Apothezien enthielt. Im allgemeinen gilt auch hier der Satz: in der Umgebung von Apothezien ist das Lager häutig und hypophloeodisch, in der von Pykniden höckerig, oberrindig und mit Epinekralschicht bedeckt.

Genau so verhalten sich die chroolepusführenden Flechten *Opegrapha hapaleoides* Nyl. und *Lecanactis abietina* (Ach.) Krbr. — Bei ersterer verhält sich die Mächtigkeit der beiderlei Lager wie 46,4—58 μ zu 127,8 μ; dort ist die Gonidienzone 2—3 schichtig, hier meist 8 schichtig; außerdem sind bei der Pyknidenform die zahlreicheren Gonidien reichlicher von Umhüllungszellen bedeckt, so daß das Gewebe in seiner Gesamtheit einen viel dunkleren Eindruck macht als das unterrindige Lager.

Bei *Lecanactis abietina* auf Birke von Gristede in Oldenburg ist das Lager der Apotheziumform unterrindig und breitet sich oft in 2 Stockwerken aus; das untere ist 11—53 μ mächtig und enthält ausschließlich Hyphen, das obere, von jenem durch eine arg zusammengedrückte Peridermlage getrennt, ist 77,4—89 μ mächtig und führt bei sehr großlückigem Bau Gonidien in 2—5 Schichten. Das Pyknidenlager ist oft 236 μ mächtig, kann auf 267,6 μ steigen, beides in der Umgebung von Pykniden, sinkt allmählich nach beiden Seiten bis auf 78,7 μ herab, bleibt aber auch hier oberrindig. Die Zahl der Gonidienschichten beträgt dort 11, an den weniger mächtigen Stellen bis 5. — Auch auf Birke aus dem Samlande ist das

download www.zobodat.at

Pyknidenlager nur oberrindig gefunden worden; seine Mächtigkeit kann bis auf 299 μ steigen, hält sich aber meist auf 200 μ und sinkt in größerer Entfernung von den Pykniden auf 120 μ herab. — Ein anderes Lager auf Tanne aus dem Schwarzwald hat beiderlei Früchte hervorgebracht und enthält Stellen, wo die Mächtigkeit des durchaus unterrindigen Lagers 42,6 μ, die Gonidienschichtenzahl 3 nicht übersteigt, was an dem Pyknidenlager aus dem Samland nicht vorkommt. Andererseits zeigt das Schwarzwälder Lager aber auch Stellen, wo das Lager, das unter dem Apothezium 46 μ mächtig wird, neben diesem die Tannenrinde bis zu 236 μ Mächtigkeit fächerartig auseinanderspreizt, weiterhin sich oberrindig ausbreitet und hier eine Pyknide trägt.

Alle diese und andere Beispiele, die durch genaue Detailzeichnungen bei 320facher und schematische Skizzen bei 78facher Vergrößerung festgehalten worden sind, zeigen, daß der Pilzkomponent gewisser Flechten, wenn er Pykniden hervorbringen will, eine solche Vermehrung der Gonidien veranlaßt und diese mit soviel Umhüllungszellen bedeckt, daß die überlagernden Rindenschichten gesprengt und abgeworfen werden, worauf sich das oberrindig gewordene Flechtenlager nach außen hin durch eine dichte Epinekralschicht abschließt. Der Flechtenpilz ist zu diesen Wachstumsvorgängen genötigt, wenn die Ausstreuung der Konidien möglichst erfolgreich sein soll, weil die Pykniden nicht gleich den Apothezien auf die Oberfläche des Lagers und über die äußersten Peridermplatten emporgehoben werden, sondern im Lager eingesenkt bleiben und nur mit ihrer Mündung bis an seine Oberfläche gelangen; denn sie gehören dem ersten unter den 4 Pyknidentypen an, die Glück[1]) unterscheidet. Bei der Entstehung dieser oberrindigen Thalli herrscht wieder vollständiges Gleichgewicht zwischen den beiden Flechtenkomponenten, was zur Annahme mutualistischer Symbiose zwischen ihnen zwingt: Der Flechtenpilz versorgt wahrscheinlich unter der Gunst äußerer Verhältnisse die Gonidien reichlicher mit nährsalzhaltigem Wasser und empfängt dafür mehr organische Assimilate.

Diesem Ergebnis scheint es zu widersprechen, daß viele Gonidien nach einiger Zeit unter Einbuße ihres Plasmas getötet werden, wobei nur ihre Zellwände übrig bleiben. Ziemlich allgemein ist diese Erscheinung bei epilithischen Kieselflechten und endigt mit der Entstehung mächtiger Hyponekral- und weniger mächtiger Epinekralschichten.

---

[1]) Glück, Hugo, Vergleichende Morphologie der Flechten-Spermogonien. Heidelberg 1899. S. 21, Fig. 1.

download www.zobodat.at

Bis zu welcher Mächtigkeit jene ansteigen können, sei an einigen Beispielen erläutert: bei *Bacidia inundata* (Fr.) Krbr. auf erzgebirgischem Gneis ist die Hyponekralschicht ungefähr ebenso dick wie die sehr mächtige Gonidienzone, wird aber von einer mindestens gleichdicken Schicht braunen, halbvermoderten Gewebes unterlagert, in dem Zinkchlorid-Jodlösung keine bemerkbare Reaktion hervorbringt. Das 2—4 fache von der Mächtigkeit der Gonidienzone beträgt je nach dem Standorte die Hyponekralschicht bei *Lecidea grisella* Flrk. (Basalt Nordböhmens und Ziegel der Umgebung Münchens) und *L. albocaerulescens* (Wulf.) Schaer., f. *alpina* Schaer. auf Porphyr von Ratzes, das 3 fache bei *Lecidea fuscocinerea* Nyl. (Granit, Rügen) und *Lecanora badia* (Basalt, Erzgeb.), das 6 fache bei *Rhizocarpon grande* (Flrk.) Arn. auf Granit, Litauen, das 12—23 fache bei *Diploschistes scruposus* (L.) Ach. Zahlbr. (Porphyr, Thüringer Wald). Die geringste beobachtete Mächtigkeit war 80 μ, die höchste 780 μ. Diese Verhältnisse und Maße sind an Mikrotomschnitten durch Thallusfelderchen ermittelt worden, nachdem diese in aufgeweichtem Zustand mittels des Skalpells abgehoben worden waren. Selbstverständlich reichen diese Querschnitte nicht bis zur äußersten Tiefe der Thallusausbreitung, weil die Flechtenteile so hoch über der Gesteinsoberfläche abgehoben werden müssen, daß sie keine Gesteinspartikelchen in sich einschließen, weil sonst das Messer schon beim ersten Schnitt verdorben werden könnte. Die obigen Zahlen sind demnach Mindestmaße.

Entleerte Gonidienhüllen außerhalb der Gonidienzone finden sich z. B. bei *Lecanora badia* (Porphyr, Predazzo), *Lecidea albocaerulescens* f. *alpina* u. a. In natürlicher Weite liegen sie 6 bis 9 schichtig inmitten einer dichten, paraplektenchymatischen Rinde von 32—47 μ Mächtigkeit, deren isodiametrische Zellen 3,2 μ dick sind und einen 1 μ messenden dunklen Protoplasten führen. Die einzigen Lücken in dieser sonst nur aus lebenden Zellen aufgebauten Rinde bilden die leeren Gonidienhäute; dadurch unterscheidet sie sich wesentlich von den Hyponekralschichten, deren leere Gonidienhüllen einem mehr oder weniger grobporigen, toten, d. h. plasmafreien Hyphenfilz eingebettet sind. Die Rinde von *Lecanora badia* (Tirol) wird außerdem noch von einem homogenen „Häutchen" überlagert, das an den Seiten der gewölbten Thallusfelder mit 8 μ Mächtigkeit beginnt, in der Mitte aber bis auf 30 μ steigt. Auch bei 780 facher Vergrößerung und mit Ölimmersion (Zeiß, $^1/_{12}$) betrachtet, ist keine Spur von Zellstruktur erkennbar; erst nach Behandlung mit Quellungsmitteln tritt wenigstens in der inneren Hälfte eine tangentiale Schichtung auf von Wänden, die durch Zinkchlorid-

download www.zobodat.at

Jodlösung rotviolett gefärbt werden, also Zellwände ehemaliger Gonidien darstellen. Vor der Anwendung von Quellungsmitteln waren sie bis zum völligen Verschwinden des Lumens zusammengepreßt, ebenso wie der Teil des Häutchens, der durch obige Jodlösung nicht gerötet wird und aus abgestorbenen, gleichfalls starkzusammengepreßten Rindenhyphen besteht. Dieses „Häutchen" ist die eigentliche, sie ist eine vollkommene Epinekralschicht, während die Rinde nur als unvollkommene angesehen werden darf. Quellbar ist weder die eine noch die andere; diese Tatsache und ihr anatomischer Bau lassen erkennen, daß ihre biologische Bedeutung darin liegt, die Abgabe des Wassers zu verlangsamen, das von den Hyponekralschichten oder, wo diese fehlen, von dem Mark aufgesogen worden ist.

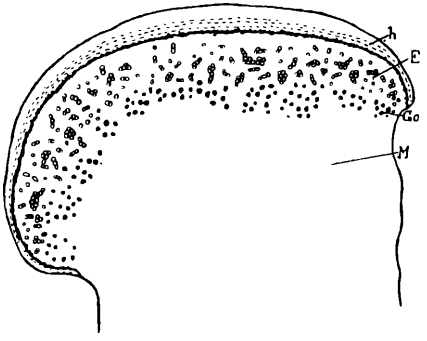

Abb. 7.

Die Hyponekralschichten, zu denen man streng genommen auch abgestorbenes Mark, selbst wenn es keine leeren Gonidienhüllen enthält, rechnen muß, haben die Aufgabe, atmosphärische Flüssigkeit reichlich aufzunehmen und den lebenden Teil der Flechte, die Gonidienzone, mit ihm zu versorgen, sie sind Speicherkissen für Wasser. Umfassende Versuche, die im vergangenen Sommer von mir ausgeführt worden sind und über die an anderer Stelle[1]) ausführlich berichtet worden ist, haben bewiesen, daß z. B. *Lecanora badia* (Tirol) in einer klaren Augustnacht bei starkem Taufall rund 3 mal mehr Wasser aufnimmt als *Verrucaria calciseda*, obgleich der Kalk von dieser endolithischen Flechte bis in eine gewisse Tiefe schwammartig durchlöchert worden ist. Nach starkem und andauerndem Regen betrug die höchste Wasseraufnahme durch *Lecanora badia*[2]) 197 cg, durch *Verrucaria calciseda* 51 cg. — Die Krustenflechten können aber auch dampfförmiges Wasser aufnehmen, z. B. in bewölkten Nächten. Selbst wenn am Morgen nach einer solchen Nacht keine Spur von Tau an den Pflanzen des Gartens bemerkbar ist, in dem beiderlei Flechten nachtsüber gelegen hatten, zeigen sie eine kleine Gewichtszunahme. Aber auch hier ist die

[1]) Bachmann, E., Zur Physiologie der Krustenflechten. Zeitschr. f. Botanik, 14. Jhrg. S. 194—233. Jena, 1922.

[2]) Beide Flechtenlager waren etwa 30 Quadratzentimeter groß.

download www.zobodat.at

der Kieselflechte meist über 3 mal größer als die der Kalkflechte, wie durch Wägungen mit einer chemischen Analysenwage einwandfrei festgestellt werden konnte.

Daß ein durchfeuchtetes Flechtenlager gegen Verdunstung geschützt wird, wenn es eine Epinekralschicht besitzt, hat eine Versuchsreihe mit der Tiroler und der erzgebirgischen *Lecanora badia* gezeigt. Letztere hat zwar eine ziemlich mächtige Hyponekralschicht und nimmt darum trotz der geringen Gesamtmächtigkeit ihres Lagers verhältnismäßig mehr Wasser auf als die Tiroler Pflanze, die im Mark nur stellenweise einige leere Gonidienhüllen aufweist. Aber die Abgabe des neuaufgenommenen Wassers erfolgt seitens der erzgebirgischen Flechte schneller, die des Wasservorrats gründlicher als bei der durch die oben beschriebenen Epinekralschichten geschützten Tiroler, was durch eine Kurventafel, die hier nicht dargestellt werden kann, deutlich veranschaulicht worden ist.

Wie wichtig beides, reichliche Wasseraufnahme und Verlangsamung der Wasserabgabe, für die Krustenflechten ist, geht aus folgender Betrachtung hervor: Man darf wohl annehmen, daß der lufttrockene Zustand, in den eine solche Flechte nach mehrtägigem Liegen in einem Südzimmer gerät, für sie den Eintritt in die Trockenstarre bedeutet, daß beide Komponenten ihre normalen Lebenstätigkeiten erst wieder aufnehmen, nachdem ihnen Wasser zugeführt worden ist, und daß sie nach dessen Verdunstung von neuem in den Trockenschlaf versinken. Bedenkt man nun, daß die untersuchten Flechten das nächtlicherweile aufgenommene Wasser an heißen Sommertagen bei direkter Bestrahlung in 2, bei Beschattung schon in 4 Stunden verlieren können, und daß sie in den darauf folgenden Stunden von dem kleinen Wasservorrat abgeben, den sie vorher besessen hatten, daß aber für die beiden obigen Eigenschaften je nach dem Bau des Lagers große Unterschiede zwischen verschiedenen Arten bestehen, so wird ohne weiteres klar, daß die Kieselflechte mit der kürzesten Trockenschlafzeit vor allen anderen bevorzugt ist, das aber kann nur die mit mächtigster Hyponekral- und womöglich auch Epinekralschicht sein.

Das Absterben der Gonidien und etwas später das der umgebenden Hyphen hat darum für den lebenstätigen Teil der Flechte, für die Gonidienzone, eine ähnliche Bedeutung, wie der alljährliche Tod zahlloser Zellen im Stamm unserer höheren Holzgewächse. Wie es dadurch der Pflanze ermöglicht wird, ihre Assimilationsorgane, die Blätter, in eine möglichst günstige Stellung zum Sonnenlicht zu bringen, so erleiden jährlich viele Gonidien unserer Krustenflechten den Tod, um den übriggebliebenen Algenzellen bessere

download www.zobodat.at

Lebensbedingungen zu schaffen. Das tritt auch durch lebhafte Vermehrung der Gonidien und ihrer Umhüllungszellen in Erscheinung. So ist in den Hügeln a, b des in Abb. 8 dargestellten Lagers von *Diploschistes scruposus* die Gonidienzone bis 100 μ mächtig und bis 10 schichtig, während an ruhenden Stellen des normalen Lagers die durchschnittliche Mächtigkeit 34,2 μ, die Schichtenzahl 3 beträgt. Noch wichtiger sind folgende Veränderungen: viele Gonidien sind radial gestreckt, im äußersten Falle bis zum Vierfachen ihrer Dicke. Der Streckung folgen Teilungen rechtwinklig zum Radius auf dem Fuße, was zu 2—4 zelligen, sporenähnlichen Reihen führt. Manchmal treten auch radial gerichtete Wände auf: dann liegen 2 Radialreihen unmittelbar nebeneinander. Infolge dieses durch radiale Streckung und tangentiale Teilungen charakterisierten

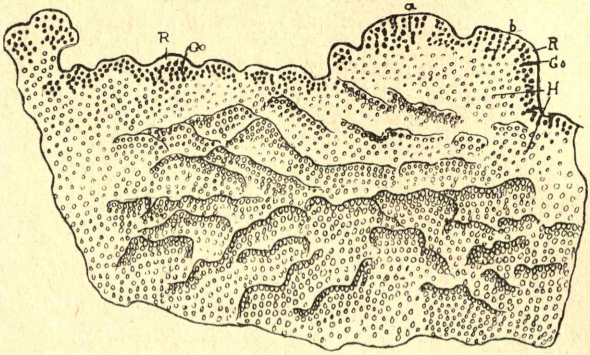

Abb. 8.

Wachstums sind die Gonidien bis an den Außenrand der Rinde vorgedrungen, haben sie an einem Punkte sogar schon durchbrochen, werden allmählich an allen Punkten über sie hinauswachsen und auf ihr eine neue Gonidienschicht mit neuer Rinde bilden, während die alten in der Tiefe absterben und dabei ihren Inhalt an die jugendlichen der vordersten Reihen abgeben. — Wie oft dieser Vorgang in dem gezeichneten Lagerquerschnitt vor sich gegangen ist, läßt sich aus den jahresringähnlichen, mit der Oberfläche ziemlich genau parallel laufenden Streifen genau erkennen. Endlich fällt in den beiden Hügeln die große Zahl plasmareicher Umhüllungszellen auf, die mit den Gonidien zusammen wenigstens in der äußeren Hälfte ein lückenloses Mosaik bilden.

Der Tod der alten Gonidien und Umhüllungszellen hat demnach erhöhte Lebenstätigkeit der lebengebliebenen beiden Flechtenkomponenten zur Folge, und zwar beider in gleichem Maße. Man kann deshalb, wie E l e n k i n es tut, bei diesen Flechten mit Rück-

download www.zobodat.at

sicht auf die Vorgänge, die im Innern ihres Lagers stattfinden, wohl von Endosaprophytismus sprechen, aber es wäre grundfalsch, zu behaupten, daß Lichenismus gleichbedeutend mit Parasitismus wäre. Der Tod der inneren Flechtenteile fällt unter die im Pflanzenreich auch sonst weit verbreitete Erscheinung, die von Doflein[1]) als Stoffwechsel-Partialtod bezeichnet wird und von dem er auf S. 111 seines vortrefflichen Werkchens sagt: „bei den Zellen, welche im Partialtod eines natürlichen Todes sterben, sehen wir, daß sie im Interesse der Erhaltung des Lebens des Gesamtorganismus geopfert werden; indem sie sterben, starb nicht der Gesamtorganismus. Im Gegenteil, sie erhalten sein Leben durch ihren Tod.

Für diese Auffassung sprechen auch noch 2 andere Tatsachen 1. daß allen endolithischen Kalkflechten die Hyponekralschicht fehlt; sie wird von ihnen nicht entbehrt, weil sie in ihrem schwammartig ausgehöhlten Substrat einen Wasserspeicher besitzen, 2. daß die sogenannten Wasserflechten (*Verrucaria hydrela, V chlorotica* usw.) weder Hyponekral- noch Epinekralschicht besitzen, weil sie an ihrem Standort keine von beiden brauchen.

Auch bei der Anlage von Flechtenfrüchten können Gonidien zugrunde gehen, wie u. a. Krabbe[2]) für *Sphyridium fungiforme* Schr. und *Gyrophora vellea* L., Mezger[3]) für *Solorina saccata* (L.) Ach. nachgewiesen hat. In diesen Fällen handelt es sich nur um die in der Umgebung der Apothezien befindlichen Gonidien, deren Veränderungen darin bestehen, daß sie entweder blasser werden oder ihren Inhalt gänzlich verlieren. Bei *Gyrophora cirrhosa* (Hoffm.) kann sich ebenso wie bei der nahe verwandten *G. vellea* L. diese Einflußzone bis 300 μ weit erstrecken, so daß ein sehr heller 2—300 μ breiter Ringhof um das Apothezium herumgeht und sich scharf gegen die dunkelbraunschwarze Schlauchfrucht in der Mitte und gegen die ebensodunkle blauschwarze Gonidienzone an der Peripherie abhebt. In ihm liegen stets etliche stark in der Richtung senkrecht zur Thallusausbreitung gestreckte Algenzellen, was nur aus dem Druck erklärt werden kann, den die sich erweiternde Frucht auf ihre Umgebung ausgeübt hat. Was aber ist aus den vielen Gonidien geworden, die früher dort lagen, wo jetzt das eingesenkte Apothezium sitzt? Denn vorher dehnte sich die Gonidienschicht als zusammen-

[1]) Doflein, Franz, Das Problem des Todes und der Unsterblichkeit bei Pflanzen und Tieren. Jena 1919.

[2]) Krabbe, G., Entwickelung, Sprossung und Teilung einiger Flechtenapothezien. Botan. Zeitung, Jhrg. 40, Sp. 69 u. 137. Leipzig 1882.

[3]) Mezger, Otto, Untersuchungen üb. d. Entwickelung der Flechtenfrucht. Stuttgart 1906. S. 114 ff.

download www.zobodat.at

hängendes, grünes Band unter der ganzen Rinde gleichmäßig aus. — Auch *Lecidea fuscocinerea* Nyl. besitzt eingesenkte Früchte und unter ihnen noch einen fast ebenso mächtigen braunen Hyphenfilz. Es ist unmöglich, daß die vielen Gonidien, die ursprünglich an dieser Stelle saßen, einfach beiseite gedrängt worden sind, das müßte in der Umgebung erkennbar sein. Man sieht aber nichts davon, sieht auch keine leeren Gonidienhüllen in dem braunen Gewebe unter der Schlauchfrucht. Es bleibt demnach nichts anderes übrig, als anzunehmen, daß diese Gonidien beim Wachstum der Frucht vollständig resorbiert worden sind, nicht allein ihr Inhalt, sondern auch ihre Wand.

Was ich für Schlauchfrüchte nur vermutungsweise aussprechen kann, darf ich für Pykniden bestimmt behaupten. Unter den Hunderten von Schnittserien durch pyknidenbesetzte Flechtenteile, besonders von den *Cladonia*-Formen *pleurocarpa* Sandst. und *pycnotheliza* Nyl., habe ich nicht wenig Schnitte gefunden, wo die Pykniden in ihrem ersten Entwickelungszustand mehrere Gonidien enthielten, während sie im vorgerückten oder gar reifen Zustand stets gonidienfrei gefunden worden sind. Auch Glück[1]) bildet in Fig. 21 und 23, Tfl. II von *Parmelia physodes*, Fig. 33, Tfl. III von *Anaptychia ciliaris* jugendliche Pykniden mit eingeschlossenen Gonidien ab, nie ältere. Sie können ebenfalls nur von dem mit lebhaftester Wachstumsenergie ausgestatteten Pyknidengewebe resorbiert worden sein, und das ist gleichfalls ein Stoffwechsel-Partialtod, ein Opfertod zum Besten der Fruchtentwickelung des Flechtenhügels. Diesem scheinbar parasitischen Vorgang ist ein Zustand intensivster mutualistischer Symbiose vorangegangen, wie in dem Hügel *a* (Abb. 3) des Lagers der Rügenschen *Anaptychia ciliaris*; er setzt sich während der Pyknidenreife in der Nachbarschaft fort und wird später weiter randwärts neu eingeleitet. Dieser Partialtod ist, um nur ein Beispiel aus der Entwickelung höherer Pflanzen anzuführen, nichts anderes als die Resorption des 4—5 schichtigen Integuments bei der Entwickelung des muschelförmigen Samens von *Veronica hederifolia* L., die bekanntlich in so hohem Grade erfolgt, daß diese Samen von den älteren Forschern für nackt ausgegeben worden sind.

Aus alledem ist ersichtlich, daß der Flechtenpilz das Wachstum seiner Gonidien erheblich fördern kann ob durch Abscheidung eines Hormons, wie in den Soredial-

[1]) Glück, Hugo, Vergleichende Morphologie der Flechten-Spermogonien. Heidelberg 1899.

download www.zobodat.at

gallen von *Cladonia fimbriata*, f. *simplex*, oder einfach durch Zuführung größerer Mengen nährsalzreichen Wassers muß unentschieden bleiben. Dieser Förderung folgt eine Vermehrung plasmareicherer Umhüllungszellen des Flechtenpilzes auf dem Fuße, die im äußersten Falle zur Bildung eines mosaikähnlichen Gewebes, der Stätte intensivster mutualistischer Symbiose, führt. Sie ist festgestellt worden an den Durchlüftungs-Assimilationswarzen einer litauischen *Anaptychia ciliaris*, f. *verrucosa*, an den Pyknidenwarzen einer Rügenschen *Anaptychia ciliaris*, an den gestielten Früchtchen der Lagerblätter von *Cladonia fimbriata*, f. *pycnotheliza*, endlich ganz auffallend auch bei der Verlegung des unterrindigen Lagers mehrerer Krustenflechten über das Periderm, nachdem dessen oberste Lagen gesprengt worden sind. Aber auch die Schaffung mächtiger Nekralschichten kann die Entwickelung der Gonidienschicht sehr fördern und führt bei *Diploschistes scruposus* sogar stellenweise zur Entstehung mosaikartigen Gewebes. — Der Fall, daß bei der Fruchtentwickelung Gonidien gänzlich resorbiert werden, ist kein Anzeichen von Parasitismus, sondern ein „Opfertod" zum Besten des Flechtenpilzes, für den die Erhaltung der Art höchste Lebensaufgabe ist.

Ob und inwieweit die Förderung der Gonidienentwickelung von äußeren Umständen bedingt wird, das wird sich meines Erachtens an den Lagerblättern von *Cladonia pycnotheliza* experimentell am leichtesten feststellen lassen.

Aus dem Gesagten geht zum Schluß hervor, daß das Verhältnis zwischen dem Flechtenpilz und den Gonidien nicht schlechthin als Sklaverei bezeichnet werden darf, weil der Ausdruck zu unbestimmt ist. Denn Zuständen von der Entsetzlichkeit, wie sie nach der Schriftstellerin Beecher-Stowe in den Vereinigten Staaten geherrscht haben, steht die humane, hausväterliche Behandlung gegenüber, die den Sklaven bei anderen Völkern zuteil wird. Der Ausdruck Helotismus scheint zutreffender zu sein, weil die Heloten nicht Privateigentum, sondern Staatssklaven waren, deren Aufgabe darin bestand, der Minderzahl von Kriegern jährlich eine bestimmte Menge Getreide, Öl und Wein abzuliefern. Allein nach Paulys Real-Enzyklopädie der klassischen Altertumswissenschaften, neue Bearbeitung (15. Halbband, Stuttg. 1912, S. 205), war die Behandlung der Heloten

download www.zobodat.at

so grausam, daß diese sich in vielen Aufständen zu befreien versuchten. „Um die Herrschaft der kleinen Minderzahl über die numerisch weit überlegenen Heloten aufrecht zu erhalten, scheuten die Spartaner vor keinem Mittel zurück. Die Ephoren erklärten den Heloten jährlich den Krieg, um sie ohne Blutschuld töten zu können." — Bei Tieren kommt das tatsächlich vor; denn Doflein[1]) sagt in dem Kapitel über Symbiose zwischen Tierzellen und Algen: „Bei einigen Arten hat man beobachtet, daß, wenn sich die Algenzellen im Übermaß vermehren, die von ihnen bewohnten Zellen ihres Wirtes immer eine Anzahl von ihnen abtötet und verdaut. So kann die Symbiose nur dadurch aufrecht erhalten werden, daß die Vermehrungsfähigkeit der Algen und die Verdauungskraft des Tieres sich gegenseitig die Wage halten." Bei Flechten jedoch ist meines Wissens etwas Ähnliches nicht bekannt geworden. Deshalb würde auf sie der Ausdruck „wohlwollende Sklaverei viel besser anwendbar sein, wenn die Gonidien durch den Flechtenpilz nicht an der geschlechtlichen Vermehrung gehindert würden. Aber auch diese Klippe wird umschifft, wenn man die Gonidien mit kastrierten Haustieren vergleicht die von ihrem Herrn, dem Flechtenpilz, als wertvollstes Besitztum geschätzt und dementsprechend behandelt werden. Oder, um den Vergleich mit menschlichen Verhältnissen ganz zu umgehen, kann man das Ergebnis in den Satz zusammenfassen: die Flechte, obwohl kein Individuum, ist eine physiologische Einheit von erstaunlicher Solidarität ihrer beiden Bestandteile.

Erklärung der Abbildungen.

Abb. 1. *Cladonia fimbriata*, f. *simplex* (Weis.) Flot. a) Größtes Soredium aus dem Inneren des Bechers. b) Verpilztes Soredium ebendaher: *Ga* = Gallengewebe, *Mo* = Mosaikartiges Gewebe der Gonidienschicht, *Go* = normale Gonidienschicht, *Ma* = Markhyphen. 175/1.

Abb. 2. *Anaptychia ciliaris*, f. *verrucosa* Ach. Durchlüftungs-Assimilationswarze im nicht medianen Querschnitt. *Go* = Gonidienzone: Gonidien mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates möglichst genau eingezeichnet, Umhüllungshyphen weggelassen. *Mo* = mosaikartiges Gonidiengewebe, *R* = Rinde. *B* = Blendenartige Überbrückung des Warzengrundes, mit strangartigen Fortsätzen nach oben und unten. 78/1.

[1]) Doflein, Franz, Das Tier als Glied des Naturganzen; II. Bd. von Tierbau und Tierleben. Berlin u. Leipzig 1914. S. 263.

download www.zobodat.at

Abb. 3. *Anaptychia ciliaris* Krbr. Zwei Hügel unweit des Lagerrandes, *a* mit stark vermehrten Gonidien (*Go*) und nicht mit eingezeichneten Umhüllungshyphen, *b* mit 2 Pykniden an Stelle der größtenteils verdrängten und resorbierten Gonidien, *R* = Rinde. 78/1.

Abb. 4. *Cladonia fimbriata*, f. *pycnotheliza* Nyl. a) Kaum gestielte Pyknide über einer nicht nennenswert vermehrten Gonidienzone. b) Gestielte Pyknide über stark vermehrter Gonidienschicht. *Go* = Gonidien, *H* = Höhlung des Stiels, *L* = Lücken des Markes, *P* = Pykniden, *R* = Rinde, *St* = Stiel. 44/1.

Abb. 5. *Cladonia fimbriata*, f. *pycnotheliza* Nyl. Blattrand mit 2 oberseitigen Früchtchen; Bezeichnung wie oben. 35/1.

Abb. 6. *Catillaria synothea* (Ach.) Krbr. a) Oberrindiges Lager der Pyknidenform über einer Peridermplatte (*Pe*), bedeckt von einer Epinekralschicht (*E*). b) Unterrindiges Lager der Apothezienform zwischen Peridermplatten zerstreut. 320/1.

Abb. 7. *Lecanora badia* (Pers.) von Predazzo. Oberstes Drittel eines Lagerfeldes. *E* = Epinekralschicht, *Go* = Gonidienzone, *h* = dichtes Häutchen, *M* = Mark.

Abb. 8. *Diploschistes scruposus* (L.) A. Zahlbr. Die 2 Hügel *a*, *b* mit mosaikartigem Gewebe. *H* = Hyponekralschicht mit leeren Gonidienhüllen, durch Ringe bezeichnet, während die lebenden Gonidien als Punkte dargestellt sind. Übrige Bezeichnungen wie oben. 44/1.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Hedwigia

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: 64_1923

Autor(en)/Author(s): Bachmann Ew.

Artikel/Article: Über das Verhältnis der Gonidien zum Flechtenpilz 233-255