

Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik der Umbilicariaceen.

Von Eduard Frey, Bern.

(Mit 9 Abbildungen im Text, gezeichnet vom Verfasser.)

In der vorliegenden Arbeit werden wir es zwar im wesentlichen mit der Gattung **Gyrophora** zu tun haben. Wenn ich trotzdem in Abweichung von Zahlbruckner (1926 und 1927) hier den Familiennamen *Umbilicariaceae* aufnehme, obschon ich mich mit der Gattung *Umbilicaria* nur nebenbei beschäftigen werde, so geschieht dies mit der bestimmten Absicht, den Familiennamen *Gyrophoraceae* zu ersetzen. Der Name *Umbilicariaceae* wurde allerdings vielleicht deshalb nicht gewählt, weil z. B. die lecanocarpe Gattung *Omphalodium* und die Untergattung *Entosthelia* der pyrenocarpen Gattung *Dermatocarpon* die gleiche genabelte Thallusform besitzen. Demgegenüber ist aber doch zu betonen, daß erstens der Gattungsname *Umbilicaria* älter ist als der Name *Gyrophora*, und daß zweitens nicht alle Gyrophoraceen Früchte mit gerillten Scheiben, also „gyrophore“ Früchte, besitzen. Alle Umbilicariaceen haben eine umbilicate Form, aber nicht einmal alle Arten der Gattung *Gyrophora* haben eine gyrophore Frucht. Zudem werden vielleicht nach gründlichen Untersuchungen die Gattungen *Umbilicaria* und *Gyrophora* wieder vereinigt werden müssen.

Seitdem Lindau und Bitter (1899), sowie Minks (1900) ihre Arbeiten über Umbilicariaceen veröffentlichten, sind keine morphologisch-anatomisch zusammenfassenden Arbeiten über diese so gut abgegrenzte Familie erschienen. Harmand (1909) und Hue (1900) haben allerdings in ihren Diagnosen sehr gute Beschreibungen der Form und der Anatomie der Arten geliefert, dabei aber den Fehler begangen, daß sie stets nur einzelne Thalli oder sogar nur einzelne Durchschnitte aus denselben und nicht die Arten in ihrer möglichen Variationsbreite beschrieben haben.

Lindau hat sich in seinen Untersuchungen nur auf wenige Gyrophoren beschränkt, Bitter behandelte nur die *Umbilicaria pustulata*, beide gaben keine anatomischen Einzelheiten. Die Arbeit von Minks, der sich seinen Ruf durch seine von blindem Eifer zeugenden Schriften contra Schwendener verdorben hat, scheint aus diesem Grunde wenig beachtet worden zu sein. In der Tat hat Minks in seiner „Analysis“, was die Anatomie anbetrifft, schlimme Beobachtungsfehler bloßgestellt. Dagegen enthalten seine sehr umständlichen Darstellungen gewisse beachtenswerte Gedanken, die zu weiteren Untersuchungen anregen.

I. Anatomie des Thallus.

Terminologie.

Lindau (1899, p. 28) hat den Begriff Plectenchym eingeführt. Darunter versteht er „alle diejenigen Gewebe, welche aus Fäden (Hyphen) zusammengesetzt sind.“ Er ist in der gleichen Arbeit weitergegangen und hat ein zelliges Gewebe je nach der isodiametrischen oder länglichen Form der Lumina als Paraplectenchym oder als Prosoplectenchym zu bezeichnen vorgeschlagen. Man hat diese sehr praktischen Benennungen allgemein aufgenommen, ist dabei aber leider oft recht ungenau und nicht im Sinne von Lindau vorgegangen. Leider hat auch Nienburg (1926) diese Begriffe nicht konsequent angewendet. Es ist schade, daß in diesem Handbuch nicht die genaueren Vorschläge befolgt worden sind, wie sie Lindau in seiner Kryptogamenflora für Anfänger (1913, 2. Aufl. 1923) gab. Er schreibt dort (p. [3]): „Von dem lockeren Plectenchym bis zum zelligen Gefüge der Hyphen finden sich alle Übergänge. Das lockere Gewebe, welches oft im Mark vorliegt, ist Schwammplectenchym; die Stränge, die oft das Mark durchziehen, ebenso der Zentralstrang von *Usnea*, ist Strangplectenchym; das Gefüge der Rinde aus parallelen, noch unterscheidbaren Fadenenden (...) kann man als Pallisadenplectenchym bezeichnen.“ Das ist doch klar. Nun spricht aber Nienburg (1926) von „plectenchymatischer Rinde“ (siehe S. 54 ff.) und meint damit eine zellige Rinde, wie aus seiner Darstellung klar hervorgeht. Ebenso braucht Harmand den Ausdruck „plectenchyme“ in irrthümlicher Weise kurzweg für ein zelliges Plectenchym. Der Name Plectenchym allein betont aber, wie Lindau

selber erklärt, „in prägnanter Weise die Entstehungsart“ und sagt noch nichts aus über die Form des Gewebes. Dessen muß man sich bewußt sein. Ich werde mich streng an die oben erklärten Termine halten und sie, wenn nötig, durch Vorschaltung von üblichen Adjektiven erweitern.

Technik.

Alle Schnitte machte ich mit freier Hand; wenn nötig, wurden die Stücke in Gummi arabicum (siehe Lindau 1923, S. [20]) eingebettet. Vor dem Schneiden wurden die Flechtenstücke einige Stunden im Wasser liegen gelassen, die Schnitte wurden meist mit Chloralhydrat aufgehellt. Kalilauge erzeugt oft zu starke Quellungen, Milchsäure eignet sich nach meinen Erfahrungen bloß für die Untersuchung des Hymeniums und der Pycniden bei altem Herbarmaterial. Bei sehr dünnen Schnitten bewirkt Jod, das man dem Chloralhydrat beigibt, eine deutlichere Abzeichnung, doch wirkt eine solche Beigabe nicht lange.

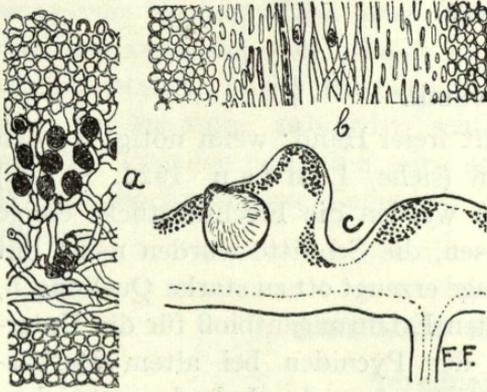
Rinde und Mark.

„Im allgemeinen versteht man unter Markgewebe bei den Flechten ein mehr oder weniger lockeres Plectenchym, von dem sich dann die dicht verflochtene und verleihte Rinde scharf absetzt. Bei *Gyrophora* kann man zweifelhaft sein, was man als Mark bezeichnen soll. Bei den im Innern mit lockerem Plectenchym versehenen Arten dürfte der Name seine berechnigte Anwendung finden, indessen würde auch bei diesen der untere Teil bereits paraplectenchymatisch sein. Bei den anderen (gemeint sind Arten mit einem durchgehend dichten Plectenchym) dagegen würde ein lockeres Mark ganz fehlen. Soll man nun die ganze hyaline Schicht, die allmählich in die untere Rinde übergeht, als Mark bezeichnen oder aber bereits zur Rinde rechnen?“ Lindau (1899, p. 31) läßt diese Frage offen. Jedenfalls verlangen wir von einer Rinde, daß sie sich anatomisch vom übrigen Gewebe, also in diesem Falle vom Mark, irgendwie unterscheidet.

Betrachten wir zunächst einige typische Fälle.

Gyrophora virginis (vgl. Fig. 1 und S. 248.) hat einen besonders übersichtlichen Thallusbau. Die obere und untere Rinde bestehen aus einem gleichmäßigen, hyalinen, isodiametrischen Paraplectenchym, von dem sich das Mark als ein recht lockeres Schwammplectenchym abhebt. Im oberen Teil des Markes sind die Gonidien zwischen den

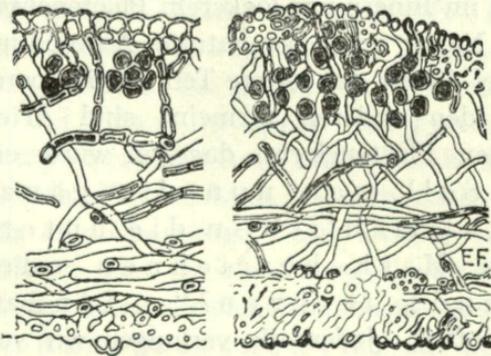
lockeren Hyphen aufgehängt, hier und da sind auch kleinere Gonidien-
gruppen im unteren Teil des Markes zu finden. Fig. 1 c zeigt uns,
daß die Gonidienzone allerdings in älteren Thallusteilen recht un-
regelmäßig verteilt sein kann.



Figur 1. *G. virginis*.

a: Schnitt durch den Thallus nahe dem Rand.
b: Längsschnitt durch eine Rhizine. a und b
190 mal vergr. c: Schematischer Schnitt durch
ein älteres Thallusstück, mit einer Pycnide und
einem Rhizinenansatz. 30 mal vergr.

fort, wo sich zwischen die beidseitige Rinde und das Strangplectenchym
im Innern der Rhizine zu beiden Seiten ein Prosoplectenchym
einschaltet, wohl um die Rhizine zu verstärken.



Figur 2.

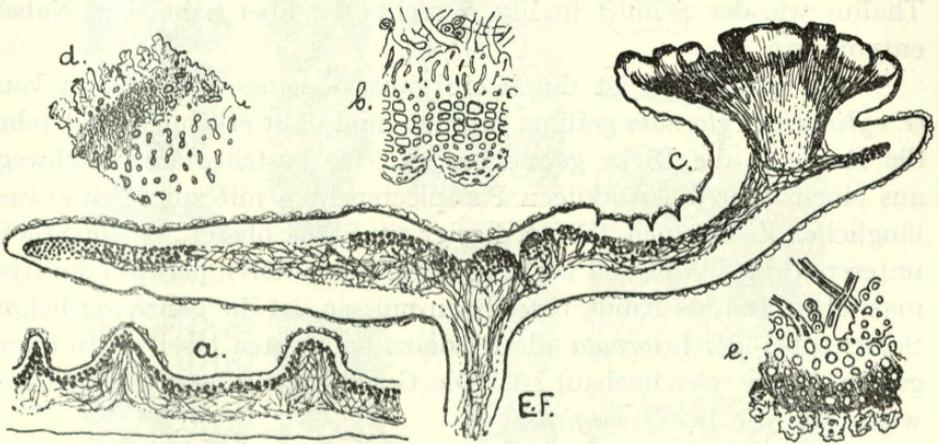
Links: *G. proboscidea*, rechts: *G. cylindrica*.
Schnitt durch junge Randstücke. 190 mal vergr.

Stellenweise setzt sie sogar
ganz aus. Ebenso ist die
Rinde oben und unten un-
gleichmäßig dick, die Go-
nidienzone kann bis
0,2 mm, die Rinde oben und
unten über 0,1 mm dick
werden. Dabei bleibt die
Rinde aber immer ziemlich
zart, so daß sie in dünnen
Schnitten nicht gebräunt er-
scheint wie sonst bei fast
allen Gyrophoren. Mit großer
Regelmäßigkeit setzt sich das
Paraplectenchym auch in der
Rinde der Rhizinen (Fig. 1 b)

In ähnlicher Weise sind
Gyrophora proboscidea und
G. cylindrica gebaut. *G. pro-
boscidea* (Fig. 2, links) hat
in der Randpartie eine höch-
stens zweischichtige untere
und obere Rinde. Das
Schwammplectenchym wird
nach unten etwas dichter
und nimmt stellenweise die
Beschaffenheit eines Strang-
plectenchyms an, kann auch
zu einem Prosoplectenchym
werden. Bei schwacher Ver-
größerung (Fig. 3 a) scheint

daher das ursprüngliche Paraplectenchym, welches selten mehr
als drei- bis vierschichtig wird, mit diesem unteren dichteren Teil
des Markes zusammenzufließen. Wir wollen aber diese Schicht
nicht als ganzes die untere Rinde nennen, sondern

nur jenen Teil, der ursprünglich isodiametrisch zellig war und es auch später bleibt, wobei allerdings die Zellwände sehr dick werden und das Gewebe sklerotisch wird. Auf dünnen Schnitten kann man aber immer noch das isodiametrische Rindengewebe vom länglich zelligen oder nur dicht verflochtenen Markgewebe unterscheiden. Die Gonidien sind bei *G. proboscidea* ähnlich wie bei *G. virginis* eingelagert, die Gonidienschicht zeigt eine größere Regelmäßigkeit (Fig. 3 a) als bei *G. virginis*, sie ist unter den Vertiefungen und Erhöhungen der oberen Rinde ungefähr gleich dick. *G. polyphylla* (L.) Funck, *G. deusta* (L.) Ach., *G. hyperborea* Ach. und *G. corrugata* (Hoff.) Flk. besitzen den gleichen Thallusbau



Figur 3.

a: *G. proboscidea* Ach., zentrales Thallusstück. 30 mal vergr. b: *G. cylindrica* Ach., untere Rinde. 190 mal vergr. c, d, e: *G. cylindrica* var. *tornata* (Ach.). (c: Schnitt durch kleinen Thallus, 30 mal vergr. d: Obere Rinde, e: Untere Rinde. 190 mal vergr.)

wie *G. proboscidea*. Immerhin kann es bei *G. deusta* und *G. polyphylla* vorkommen, daß einzelne Gonidien lebend im Paraplectenchym der oberen Rinde zu finden sind, in der Regel aber nimmt die Gonidienzone den oberen Teil des lockeren Markes ein und liegt unter der Rinde.

Gyrophora cylindrica Ach. ist schon weniger regelmäßig gebaut. Die Figur 2 rechts zeigt einen Schnitt aus dem Rand eines typischen einblättrigen Thallus von etwa 4 cm Breite. In der Mitte des Schnittes sehen wir die obere Rinde erst in Bildung begriffen. Einige vertikal nebeneinanderliegende Hyphen legen sich mit den abgerundeten Enden aneinander und schließen zwischen sich Gonidien ein. Zu beiden Seiten hat sich die obere Rinde verdickt und bildet nesterweise ein dickwandiges Para- oder Prosoplect-

enchym. Noch weniger organisiert ist die untere Rinde. Sie ist zur Hauptsache ein dichtgeflechtes, unregelmäßiges Gewebe mit kleinen zelligen Knäueln. Der Thallusrand ist ähnlich gebaut, wie wir es unten für die Anthracina-Gruppe kennen lernen werden. Bei allen vorerwähnten Arten dagegen geht am Rande das Paraplectenchym der oberen Rinde gleichmäßig in das der unteren über, wie es uns auch Fig. 7h von *G. vellea* Ach. zeigt.

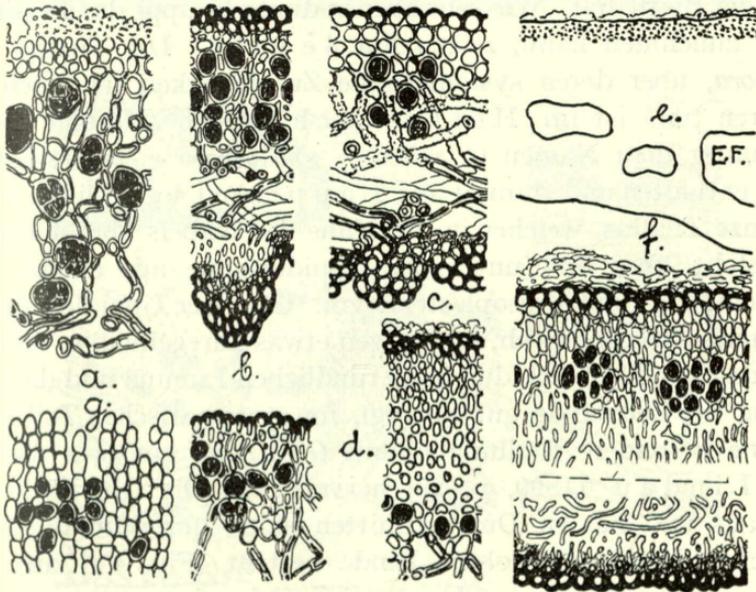
Wie sehr nun aber die anatomischen Verhältnisse bei *G. cylindrica* sich ändern können, zeigen uns die Figuren 3 b, c, d, e. Zunächst sehen wir, daß bei der normalen Thallusform die obere und untere Rinde deutlich und ziemlich regelmäßig isodiametrisch zellig werden können. Das Stück untere Rinde 3 b entstammt dem gleichen Thallus wie der Schnitt in Fig. 2 rechts, ist aber nahe dem Nabel entnommen.

Der Schnitt 3 c ist durch ein ganzes kleines Individuum von *G. cylindrica* f. *tornata* geführt worden und läßt erkennen, wie sehr die Rinde in die Dicke gewachsen ist. Sie besteht fast durchweg aus einem sehr dickwandigen Paraplectenchym mit zum Teil etwas länglichen Zellräumen. Fig. 3 d zeigt ein Stück oberer, 3 e ein Stück unterer Rinde. Während wir bei 3 b nur den unteren paraplectenchymatischen Teil als Rinde bezeichnen müssen, ist die ganze verdickte Schicht bei der f. *tornata* als Rinde zu betrachten, weil sie in ihrer ganzen Dicke gleichgebaut ist. Die Gonidienzone setzt hier stellenweise aus wie bei *G. virginis*.

In der Gruppe **Gyrophora vellea-spodochroa** finden wir einen allmählichen Übergang zu einem sehr dichten anatomischen Bau. Die *G. vellea* und *G. mammulata* (vgl. S. 241) zeichnen sich ja sofort durch ihren starren, steifen Thallus aus. Auch wenn sie feucht sind, lassen sie sich nicht leicht glattdrücken oder biegen. Diese Starrheit wird erstens dadurch erreicht, daß die paraplectenchymatische Rinde nach unten sich ausdehnt und auch die Gonidienzone einschließt, und zweitens dadurch, daß, oft gleichzeitig, das dichte Strangplectenchym, wie wir es schon bei *G. deusta* über der unteren Rinde angedeutet fanden, bis zur Gonidienzone hinaufreicht. Dies ist z. B. bei *G. vellea* fast immer so. Nur stellenweise finden sich unter der Gonidienzone kleinere Interstitien, die das sonst dichtgeschlossene Plectenchym durchsetzen. *G. vellea* ist nämlich nicht durchweg dicker als andere verwandte Arten, wie es in den meisten Bestimmungswerken heißt und womit die Starrheit des Thallus erklärt sein soll. Harmand (1909, p. 692) gibt eine gute Beschreibung des Thallus, er hebt auch, wie dies auch Lindau (1899, p. 30—31) tut, die Inkrustation der Hyphen unter der Gonidien-

zone hervor, die besonders den Gyrophoren der *velleaspodochroa*-Gruppe eigen ist. Wir finden sie bei *G. hirsuta*, *G. grisea*, *G. esculenta*, *G. crustulosa*, *G. Caroliniana*.

Die Fig. 4 c zeigt zunächst ein Stück von *G. esculenta* Myoshi aus dem Thallusrand. Die Gonidien sind noch nicht alle im Paraplectenchym eingeschlossen, zum Teil hängen sie zwischen den inkrustierten Hyphen unter der paraplectenchymatischen Rinde. In der Mitte des alten Thallus hat sich das zellige Rindengewebe



Figur 4.

a: *G. mammulata*, Rinde und Gonidienzone, 360 mal vergr. b: *G. spodochoera* (Ach.). c: *G. esculenta* Myoshi. d: *Gyrophora Rübeliana* DR. et Frey, Rinde und Gonidienzone. b—e 190 mal vergr. e—f: *G. mammulata*. (e: Schnitt nahe dem Nabel, 30 mal vergr., f: oberster und unterster Teil des Schnittes, 240 mal vergr.). g: *G. hirsuta* Ach., obere Rinde und ein Teil der Gonidienzone, 300 mal vergr.

erhalten, ist allerdings dicker geworden, 6—8 und mehr Zellschichten liegen über den obersten Gonidien, und auch diese sind mehr als in Fig. 4 c vom Zellgewebe eingeschlossen. Dabei sind die Zellen der unteren Rinde in ähnlicher Weise vertikal aufgereiht, wie es bei der typischen *G. cylindrica* in Fig. 3 b zu sehen ist. Die typische *G. spodochoera* (siehe S. 242) hat wie *G. vellea* eine paraplectenchymatische Gonidienzone (Fig. 4 b). *G. mammulata* (siehe S. 241 und Fig. 4 a) dagegen hat in den meisten Fällen ein ziemlich lockeres Schwammplectenchym um die Gonidien herum, bei anderen Individuen nähert sich der anatomische Bau dieser Schicht etwas mehr

dem zellig verwachsenen Gewebe, aber immer finden sich da und dort deutliche Interstitien zwischen den vertikal nebeneinander geordneten Hyphen. Wir kommen auf diese zwei Arten im systematischen Teil zurück.

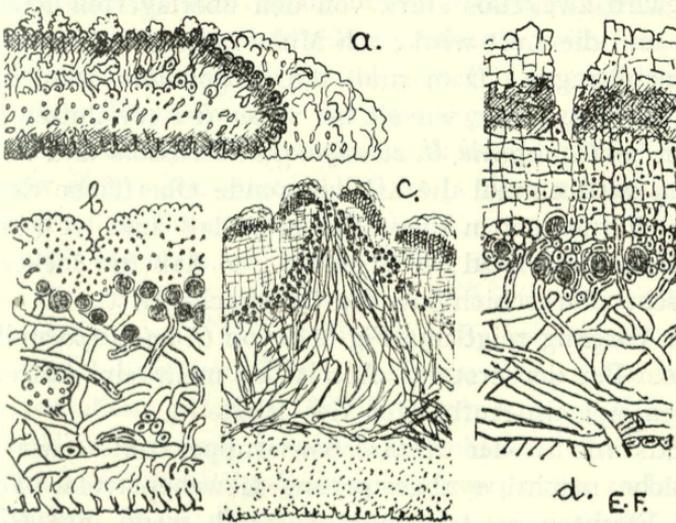
Gyrophora Ruebeliana (vgl. S. 244) hat die Gonidien fast ausschließlich im Rindenparaplectenchym eingebettet, die Fig. 4d zeigt, wie erheblich auch bei dieser Art das Dickenwachstum der Rinde sein kann. Der Schnitt links stammt aus dem Rande, der Schnitt rechts aus der Mitte desselben Thallus, der insgesamt nur etwa 2 cm Breite hat. Wie sehr aber in dieser Gruppe das Festigungsgewebe zunehmen kann, zeigen Fig. 4e und f. Der Thallus dieser *Gyrophora*, über deren systematische Zugehörigkeit ich noch nicht im klaren bin, ist im Herbar. Schaeerer (Herbier Boissier, Genf) unter dem Namen *G. vellea* γ . *spodochroa* e. *cinereorufescens* Schaeer. enthalten und stammt aus Lappland leg. Hübner. 1840. Der ganze Thallus, welcher in der Nähe des Nabels über 1 mm dick ist, besteht über und unter der Gonidienzone aus einem durchgehenden Para- und Prosoplectenchym. Über der Gonidienzone sind die Lumina isodiametrisch, im übrigen etwas unregelmäßig, die untere Rinde dagegen hebt sich durch die rundlichen Lumina und die dunkle Färbung der Zellwände gut ab (vgl. im systematischen Teil S. 244).

Eine besondere Stellung nimmt *G. hirsuta* ein, wie dies auch schon Lindau (1899, p. 29) hervorhebt. Die Oberfläche sieht leprös aus und hat in Durchschnitten einen unregelmäßigen, ausgefressenen Rand. Die obere Rinde besteht (Fig. 4g) aus einem richtigen Pallisadenplectenchym, wie es in der ganzen Gattung nirgends so deutlich auftritt. Und doch konnte ich an Schattenexemplaren der *G. vellea* feststellen, daß diese Flechte auch die Fähigkeit hat, ein solches Pallisadengeflecht zu erzeugen. Nicht selten sieht man auf den *vellea*-Thalli rötliche Flecken, welche von einem parasitischen Pilz herrühren, der mit seinen rötlichbraunen, torulösen Hyphen die Rinde zerstört, vor allem, indem er sie lockert. Unter dem Einfluß dieses Parasiten wird die *Vellea*-Rinde genau wie diejenige von *G. hirsuta*. Die gleiche Erscheinung konnte ich an Gallen feststellen, die auf *G. vellea* auch nicht selten sind.

Wir haben ja bis jetzt schon mehrfach beobachtet, daß die einzelnen Gewebeteile eines Flechtenthallus nicht durchweg gleichgeartet sind. Die **Anthracina-Gruppe** zeigt vor allem starke Unregelmäßigkeiten bei ein und derselben Art und bei den einzelnen Individuen.

Zunächst fallen bei allen *Anthracina*-Arten die Hyphen durch ihre Grobheit und Derbheit auf. Sehr oft kann man auf den feinsten

Schnitten keine Lumina erkennen. Die deutliche zellige Verschmelzung ist selten, sie kann in jungen Randteilen eher auftreten, als in den dicken zentralen Teilen des Thallus. Alle Arten sind am äußersten Rand, oft zwei und mehr Millimeter weit einwärts, ohne Gonidien. Deshalb haben ja die Ränder dieser Flechten im feuchten Zustand stets ein hyalines Aussehen, mit Ausnahme freilich von *G. microphylla* Laur., welche Art sehr stark verhornte Ränder hat. Fig. 5 a zeigt den Thallusrand einer *G. subglabra* Nyl. Die dunkel schraffierte Zone bedeutet die lebende Rinde. Das hyaline Gewebe außerhalb derselben ist abgestorbenes Geflecht. Zwischen der unteren



Figur 5.

a: *Gyrophora subglabra*, Randpartie ohne Gonidien. b: *G. leiocarpa*, Randpartie mit Gonidien, etwas weiter einwärts. c: *G. decussata*, zentralere Thalluspartie. d: *G. leiocarpa*, zentralere Partie in der Rinde und Gonidienzone. a, b, d: 160 mal, c: 50 mal vergr.

und oberen Rinde hat sich eine schmale lockere Schwammschicht gebildet, welche einmal die Gonidien enthalten wird. Die Rinde zeigt unten bei allen *Anthracina*-Arten stets eckig abgeplattete Hyphenenden. Dadurch entsteht die glatte Unterseite, welche bei diesen Arten, mit Ausnahme von *G. rigida* DR., ein gutes Merkmal ist. Selten kommt es zu einer so dicken paraplectenchymatischen oberen Rinde, wie sie Fig. 5 b aus dem Randgebiet einer *G. leiocarpa* Steud. zeigt. Doch sehen wir auch hier eine gleiche untere Rinde, und zudem deutet uns dieser Schnitt eine Eigenschaft an, die für alle *Anthracina*-Arten ebenfalls gilt: das zufällige Auftreten paraplectenchymatischer Hyphengruppen irgendwo in der Rinde oder im Mark.

Sehr rasch nimmt die Rinde nach oben ein fast amorphoides Aussehen an. Die Gewebeteile spalten wagrecht und senkrecht auf, es bildet sich eine zunächst unten noch hyaline und weiter oben bräunlich verhornte Schicht, die der Rinde entsprechen dürfte. Über der bräunlichen Zone, die in den Figuren immer irgendwie dunkel schraffiert ist, liegen die hyalinen Fetzen abgestorbenen Gewebes. Besonders bei *G. leiocarpa* und *G. decussata* können die Rinden ganz enorm dick entwickelt sein, wie aus meinen Zeichnungen ersichtlich ist.

Es ist nun ohne weiteres klar, daß unter einer solch dicken Rinde die Gonidien in sehr ungünstigen Verhältnissen leben müssen. Das Licht wird zweifellos stark von den überlagerten Rindenteilen absorbiert, und die Luft wird auch Mühe haben, durch diese dicken Gewebe einzudringen. Dem muß nun abgeholfen werden. Durch die wulstigen Vorsprünge, wie sie bei vielen der erwähnten Flechten, so vor allem bei *G. virginis*, *G. corrugata*, *G. decussata* und *G. leiocarpa* vorkommen, wird einmal die assimilierende Oberfläche des Thallus vergrößert. Ferner geben diese Falten Anlaß zum **Aufreißen und Aufbersten der Rinde**, so daß die lockere, plectenchymatische Markschicht an die Oberfläche tritt.

Diesen Vorgang zeigt uns Fig. 5 d von *G. leiocarpa* und 5 c von *G. decussata*. Bei der ersteren Art ist es mehr ein Aufreißen, bei der letzteren Art ein Aufbersten der Rinde.

Nirgends wie in der *Anthracina*-Gruppe treffen wir auf dem Thallus solche mächtige abgestorbene Gewebepplatten. Diese verleihen den Flechten im trockenen Zustand, wenn ihre Hohlräume mit Luft gefüllt sind, das helle, oft weißlich-graue Aussehen. Da je nach Standortsverhältnissen diese abgestorbenen Gewebeschuppen vom Windschliff entfernt werden können, ergibt sich von selbst, daß man sich bei Bestimmungen auf eine hellere oder dunklere Färbung eines Thallus oft recht wenig verlassen kann.

Zusammenfassung.

Wenn wir die durch und durch paraplectenchymatischen oder fast ganz dicht plectenchymatischen Formen berücksichtigen, so leuchtet ohne weiteres ein, daß man nicht allgemein die paraplectenchymatischen Teile des Thallus als Rinde und die nur geflochtenen Teile des Thallus als Mark bezeichnen kann. Sonst müßte konsequenterweise der ganze Thallus von *G. mammulata forma* (S. 244) als Rinde bezeichnet werden. Im einen Falle wird eben die obere Rinde eine wenig hoch differenzierte Ausbildung haben und nur

geflochten sein, wie bei *G. cylindrica* zum Teil, bei den *Anthracina*-Arten meistens und zudem bei *G. polyrhiza* Körb., ferner bei der ebenfalls noch nicht erwähnten Art *G. cinerascens* Arn. und bei einigen Gyrophoren der *Vellea*-Gruppe.

Im andern Fall ist nicht nur die Rinde über der Gonidienzone zellig ausgebildet, sondern das Paraplectenchym greift nach unten auf diese Zone über wie bei *G. vellea*, *G. spodochoa*, *G. Ruebeliana*. Wir tun wohl gut, wenn wir trotzdem die obere Rinde nur soweit als Rinde bezeichnen, als sie keine lebendigen Gonidien einschließt. Daß die Rinde von unten nach oben wächst, ist klar, das hat schon Sch w e n d e n e r für *Umbilicaria* (vgl. auch N i e n b u r g 1926, S. 61) festgestellt. Auch in den über der lebenden Rinde liegenden Detritusschichten kann man nicht selten größere Lumina unterscheiden, die deutlich verraten, daß sie einmal Gonidien eingeschlossen haben.

Als untere Rinde werden wir jeweilig die unterste irgendwie differenzierte Gewebepartie bezeichnen, ob sie nun paraplectenchymatisch ist oder nicht. Der letztere Fall ist ja zwar nicht häufig, einzig bei der *Anthracina*-Gruppe vorherrschend.

Fragen wir uns noch, wie weit wir die anatomischen Merkmale systematisch diagnostisch verwenden können: Da sehen wir z. B. bei einigen Arten eine ziemliche Variabilität und Variationsbreite der anatomischen Verhältnisse, vor allem gilt dies für die polymorphe *G. cylindrica*, die ihren alten Namen *G. polymorpha* sehr wohl verdiente. Umgekehrt sind z. B. die Arten der *Polyphylla-hyberborea*-Gruppe recht konstant. Ich untersuchte Thalli dieser Arten aus verschiedenen Teilen der Erde. So fand ich z. B. bei Individuen der *G. polyphylla* aus den Alpen, aus Skandinavien und von den Falklandsinseln die Thalli bis in die kleinsten Einzelheiten gleich beschaffen, nicht nur die einzelnen Gewebeschichten hatten die gleiche Verteilung, sondern die einzelnen Zellen und Hyphenteile hatten die gleichen Maße. Wichtig sind vor allem die anatomischen Unterschiede für die Bestimmung steriler Exemplare. Doch muß man sich hierbei nicht auf die engen Zahlengrenzen einlassen, wie sie H a r m a n d (1909) gibt. Es soll einer späteren Arbeit vorbehalten bleiben, diese anatomischen Merkmale präzise zu fassen und diagnostisch zu verwerten.

Vergleichen wir die Gyrophoren mit anderen Blattflechten, so sehen wir, daß sie auch anatomisch eine recht eigene Stelle einnehmen. Immerhin ist bei den ersterwähnten Arten die Ähnlichkeit des Paraplectenchyms mit gewissen *Peltigera*-Arten auffallend, umgekehrt erinnern die Formen mit nur geflochtener Rinde an gewisse Parmelien. Dies aber nur, soweit die anatomische Gliederung im großen berück-

sichtigt wird; eine so derbe Verflechtung und zellige Durchbildung wie bei *G. vellea* und gewissen *Spodochroa*-Verwandten findet man nicht häufig. Die Mächtigkeit der Rindenentwicklung erinnert an Ramalineen.

Es verwundert uns nicht, daß die Gyrophoren so derb gebaut sind, und daß bei ihnen das Mark so weitgehend als Festigungsgewebe neben der Rinde funktioniert. Sind doch diese Nabelflechten im allgemeinen die Pioniere der Vegetation an den äußersten Grenzen pflanzlichen Lebens. Die höchsten Gipfel der Gebirge und die entlegensten Nunataker der Arktis und Antarktis tragen diese widerstandsfähigen Gebilde. Eigentümlich ist dabei, daß gerade *G. virginis*, die in den Alpen am höchsten steigt, ein so zartes Rindengewebe und ein so lockeres Mark hat.

Sie fällt in feuchtem Zustande durch ihre Schmiegsamkeit gegenüber anderen hochalpinen Arten auf. Wie ich bis jetzt für die Alpen feststellen konnte, bewohnt sie aber stets windgeschützte Nischen und Klüfte und meidet die windgepeitschten Grate.

Die aufberstenden Rippen der *G. decussata*, *G. proboscidea*, die klaffenden Risse der *G. leiocarpa*, *G. vellea* und *G. grisea* usw. crinnern uns an die Aufgabe, welche die Pseudocyphellen besorgen, wie sie bei *Stictina*-Arten von Moreau oder als Durchlüftungswarzen bei *Parmelia aspidota* von Rosendahl beschrieben wurden (vgl. Nienburg 1926, S. 84). Sie lassen sich gewissermaßen mit den Lentizellen der Holzpflanzen vergleichen und würden, ebenso wie die isidiösen Durchlüftungswarzen der Parmelien, den Namen Pseudolentizellen wohl verdienen.

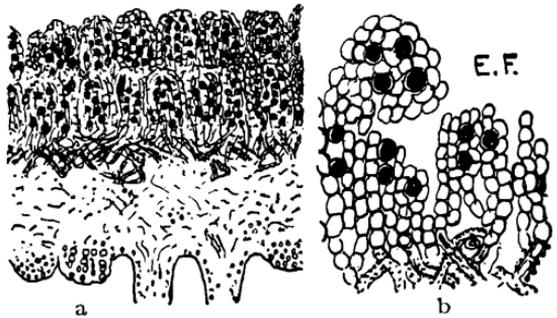
II. Die vegetative Vermehrung der Umbilicariaceen.

Wenn Minks in seiner Analysis (1900, p. 14) behauptete, daß die Umbilicariaceen nirgends zur Ausbildung eines „Pseudoparenchyms“ gelangten, so hat er entweder selber gar keine Querschnitte durch verschiedene Arten zu machen versucht oder aber überhaupt wenig histologische Kenntnisse gehabt. Um so eigentümlicher sind seine Ansichten über die Vermehrung der Gyrophoren durch „Zerteilung“, die er in Zerschlitzung (Dilaceratio), Ausstoßung (Perforatio) und Ablösung (Desquamatio) trennt und der Sprossung (Blastesis) nebenordnet. Leider unterstützt er all seine weitläufigen Ausführungen über diese Fortpflanzungsarten nicht mit anatomischen Angaben, so daß man sich von seinen Meinungen keine genaue Vorstellung machen kann. Man merkt eben seinen Ausführungen wohl an, daß er die Arbeiten von

de Bary und Schwendener nur mit Widerwillen und vorgefaßter Unaufmerksamkeit gelesen hat.

Wie schon erwähnt, stecken aber beachtenswerte Anregungen in seiner Amalysis. So sagt er zum Teil mit Recht: „Das Fehlen jeglicher soredialen Bildung in der ganzen Gattung *Umbilicaria* (Hoffm.) muß um so mehr auffallen, als mehrere Formen sich sowohl durch Häufigkeit des Vorkommens und Ausbreitung an den Wuchsorten, als auch durch Seltenheit der Apothezien auszeichnen. Bisher hat man sich einfach nicht angeregt gefühlt zu der Frage, wie für die massenhafte Vermehrung aller solcher Flechten, also nicht bloß der Umbilicarien, wenn eben mit Seltenheit der Apothezien (und der Clinosporangien) Mangel der Soredien sich vereinigt, gesorgt werden könnte.“

1. Die Ablösung haben wir in ihren kleinen Anfängen schon kennengelernt. Es ist die Abschuppung der absterbenden und aus dem Mark immer wieder nachwachsenden Rinde (vgl. die hyalinen Ablösungen, welche bald schuppen-, bald fransenförmig zerschlitzt sind, in den Figuren 3 a—e; 4 a, d, e, f; 5 a, c, d). Dieser Vorgang ist also zur Hauptsache ein in das normale Wachstum hineingehörender. Die epithallinische Ablösung ist besonders stark bei *G. grisea*, *G. vellea* und *G. hirsuta*, vor allem bei letzterer. Hier kann, besonders bei Schattenformen, die ganze Thallusoberfläche vom Rand her sorediös aufbrechen, wie es Fig. 6 a und b zeigen. Die Fig. 4 g hat schon auf den losen Charakter der oberen Rinde von *G. hirsuta* aufmerksam gemacht. Das Pallisadenplectenchym, welches die Gonidien einschließt, hat von vornherein die Neigung, sich aufzulösen. Bei Schattenformen werden, wie auch bei vielen anderen Flechten, die Gonidien kräftig sich vermehren und zur rascheren Auflösung beitragen, ähnlich wie es gallenbildende Parasiten bei anderen Flechten, so auch bei *G. vellea*, bewirken können. Die Flechte, aus deren Rand der Schnitt 6 a stammt, wuchs in einer Balm an der Grimsel, also an einem schattigen, luftfeuchten Orte. Doch habe ich auch schon an weniger schattigen Orten die gleiche



Figur 6. *G. hirsuta*.

a: Schnitt durch die Randpartie mit sorediös aufbrechendem Pallisadenplectenchym. 120 mal vergr.
b: Teil aus a. 300 mal vergr.

Beobachtung, wenn auch nicht in so starkem Maße, machen können. Man sieht an unserem Schnitt, wie die ganze Rinde in Auflösung begriffen ist, die Gonidienzone zerfällt bis auf die Zone der inkrustierten Hyphen in paketförmige Gebilde, die wir ohne weiteres als Soredien bezeichnen können; nach der Klassifizierung von Du Rietz (1924, p. 377) würden wir dies als ein „soredium diffusum“ bezeichnen müssen. Die nahe verwandte *G. grisea* zeigt auch nicht selten diese Erscheinung, doch schreitet sie nicht in dieser regelmäßigen Weise vom Rand des Thallus aus einwärts, sondern kann irgendwo auf der Oberfläche beginnen.

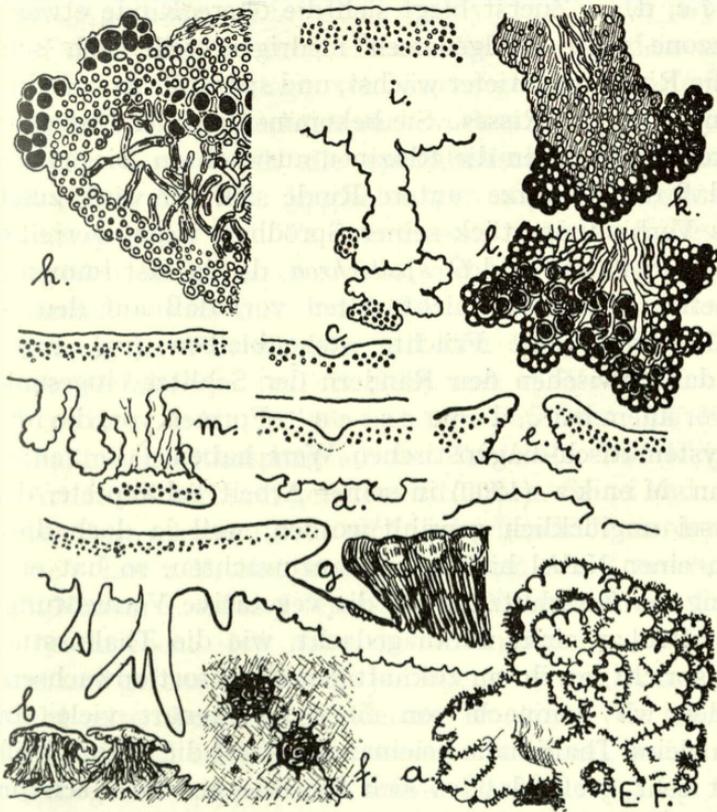
M i n k s (1900) hat sich die Bedeutung der Ablösung aber viel zu groß vorgestellt. Weil er eben noch an die Einheit des Flechtenkörpers glaubte, dachte er sich, daß ein jedes losgelöstes Thallusstück zur Reproduktion fähig wäre, ob es nun Gonidien enthält oder nicht. Es ist freilich nicht ganz von der Hand zu weisen, daß die kleinen, rundlichen Körner, welche jeweilen aus einigen abgerundeten Zellen bestehen und sich hauptsächlich von den mit Rhizinen bewachsenen Flechten absondern, zu neuen Thalli auswachsen können, indem sie zufällig mit den zusagenden Algen zusammentreffen. Doch ist diese Ablösung meistens hypothallinisch (vgl. Fig. 8 e, f). Kulturversuche können hier einzig die Antwort geben: in der Natur können diese Gebilde, weil zu klein, in ihrer Entwicklung nicht verfolgt werden. Wird einmal ihre Fähigkeit, auszuwachsen und mit einer Gonidialalge die Synthese einzugehen, durch den Versuch bestätigt, so dürften sie den Namen *Bruttkörner* verdienen.

Eine andere Art *epithalliner* Ablösung stellt zweifellos das Aufbersten der Rinde bei *G. leiocarpa*, *G. decussata*, *G. proboscidea* usw. dar. Wie Fig. 5 c zeigt, können wohl bei mehrmaligem Wechsel von Trockenheit und Feuchtigkeit kleine Partien der entblößten Gonidienzone frei werden. Gerade für die selten fruchtende *G. decussata* und *G. leiocarpa* kann man sich sonst nicht recht eine andere Vermehrungsart vorstellen, da ja fast nie Apothezien und auch nicht häufig Pycniden gebildet werden.

Im übrigen ist die Ablösung von abgestorbenem Gewebe auf der Oberseite der Anthracina-Arten recht kräftig (vgl. auch S. 228).

2. Die Zerschlitzung (*Dilaceratio* nach M i n k s) und die **Ausstoßung** (*Perforatio* nach M i n k s) sind eine einheitliche Erscheinung. Wir können sie vor allem schön bei den *Gyrophoren* der *Vellea*-Gruppe verfolgen, doch ist sie auch bei der Gruppe *spodochroa—crustulosa* nicht selten. Sie dürfte besonders dort am meisten Erfolg haben, wo die Unterseite mit Rhizinen besetzt ist. Fig. 7 a zeigt uns zunächst einen Lappen eines *Vellea*-

Thallus, der sehr stark crenuliert-gelappt ist. Von den Einkerbungen zwischen den Lappen verlaufen ins Innere des Thallus nach allen Seiten eine Menge von Einrissen, die immer von Anfang an auch schon crenuliert sind, mit ihrem schwarzen Rand sich sehr bald auf dem oft hellen Thallus abheben und zur Abtrennung ganzer



Figur 7.

a: *G. vellea*. Lappen eines Thallus in starker Zerschlitzung begriffen. Nat. Gr. b: 2 junge Thalli von *G. mammulata*. Nat. Gr. c, d, e: Zerschlitzung bei *G. vellea* oder *G. spodochoa*. f und g: Zerschlitzung bei *G. crustulosa*. c—e, g: 30 mal vergr.; f: Thallusoberfläche, Ausschnitt, 2 mal vergr. h: Thallusrand von *G. vellea*. 240 mal vergr. i—m: *G. mammulata* (i und m: Rhizidenknospen, ca. 60 mal vergr.; k und l: Enden von Rhiziden im Längsschnitt. 200 mal vergr.)

Thallusstücke führen. Da jedes solche Stück auf der Unterseite mit Rhizinen behaftet ist, so kann es mit einer derselben an der Unterlage festwachsen und zu einem selbständigen Thallus werden. Das Anwachsen solcher Bruchstücke konnte ich in den Alpen häufiger für die *G. mammulata* feststellen (Fig. 7 b). Diese Art sieht man oft auf größeren Flächen in einer Riesenmenge von kleinsten Individuen von weniger als 0,5 cm Breite beieinander. Immer sind die

Thalli mit mehr als einer Rhizine angewachsen; die dicken, schwarzen, klumpigen Haftfasern verteilen sich auf der kristallinen Unterlage in feinste, schwarze, dendritisch ausstrahlende Protohallusfasern. Es sind diese *microphyllen* Rasen von Gyrophoren oft als besondere Formen beschrieben worden.

Wie sich die Zerschlitung des Thallus entwickelt, zeigen die Figuren 7 c, d, e. Zuerst biegt sich die obere Rinde etwas ein, die Gonidienzone wird infolgedessen niedriger, teilt sich schließlich, worauf die Rinde noch tiefer wächst, und später lösen sich die Ränder zu beiden Seiten des Risses. Sie bekommen auf der Unterseite schon die Buckel, aus welchen die Rhizinen auswachsen, biegen sich etwas auf, so daß die schwarze untere Rinde sichtbar wird, zuletzt wird wohl das Verbindungsstück seiner Sprödigkeit wegen zerreißen.

Bei *G. crustulosa* und *G. spodochoea*, die ja fast immer reichlich fruktifizieren, kommt es nicht selten vor, daß auf den isolierten Hypothallusstreifen die Früchte stehenbleiben (vgl. Fig. 7 f, g), sie sind dann zwischen den Rändern der Schlitze eingesenkt. Dies kommt vor allem bei „depressen“ Formen vor, die im übrigen keinen systematisch-diagnostischen Wert haben.

Wenn Minks (1900) in seiner Arbeit behauptete, der Name Rhizine sei unglücklich gewählt worden, weil ja doch die Umbilicariaceen einen Nabel hätten, um anzuwachsen, so hat er, der die Bedeutung der Zerschlitung für die vegetative Vermehrung so sehr betonte, offenbar nicht daran gedacht, wie die Thallusstücke, von denen er spricht, an ihrem zukünftigen Wuchsort anwachsen sollten.

Finden wir demnach von einer Flechtenart viele einheitlich geformte kleine Thalli nahe beieinander, so ist die Wahrscheinlichkeit recht oft sehr groß, daß es sich hierbei um die Nachkömmlinge einiger alter Individuen handelt, die durch Zerschlitung eingegangen sind und sich vermehrt haben. Ob z. B. die var. *tornata* der *G. cylindrica* am Ende auch nichts anderes ist als eine solche Jugendform, muß durch genaue Beobachtungen im Freien noch untersucht werden. Unwahrscheinlich ist es nicht. Weniger wahrscheinlich ist es, daß etwa die *G. microphylla* Laur. eine solche Form der *G. laevis* oder *G. subglabra* sei, wie es Arnold vermutet hat.

Ob die Zerschlitung, welche bei der Anthracina-Gruppe so häufig ist, auch dort im gleichen Sinne wie bei der Vellea-Gruppe und der Spodochoea-Gruppe zur vegetativen Vermehrung dient, ist nicht so ganz klar. Da bei den Anthracina-Arten Rhizinen durchweg fehlen, kann man sich nicht recht vorstellen, wie die gelösten Thallusstücke irgendwo anwachsen sollten. Ich vermute eher, daß hier die Zerschlitung ähnlich wirkt wie das Aufreißen und Aufbersten

des Thallus. Die Bruchstücke, welche sich abtrennen, sind jedenfalls nicht groß, werden vielleicht durch den Transport noch verkleinert und wirken dann ähnlich wie die durch epithallinische Ablösung entstandenen soredialen Gebilde der Vellea-Gruppe.

Auf einige Einzelheiten kommen wir im systematischen Teil zurück.

3. Die Knospung. Die Polyphyllie vieler Gyrophoren beruht auf dieser Erscheinung. Risse, die aus irgendeinem Grunde auftreten, führen zur Anlage von regenerativen Knospungen, wie das bei vielen anderen Flechten auch vorkommt.

So sind denn auch **die epithallinischen Knospungen** der *Gyrophora deusta* ähnliche Erscheinungen wie diejenigen etwa der *Parmelia exasperatula* Nyl. Es ist interessant, wie auch diese Gebilde gleichzeitig den Aufgaben des Stoffwechsels wie der Vermehrung dienen, ähnlich wie es mit den früher (S. 230) erwähnten Durchlüftungswarzen der Fall ist oder mit den Rippen und Rissen der *G. decussata*, *G. leiocarpa* (vgl. S. 228) und anderer Arten.

Schaeerer (1823, p. 96) hat das Verdienst, als Erster auf **die hypothallinische Knospung** an den Thalli der mit Rhizinen bewehrten Arten aufmerksam gemacht zu haben. Seine und Minks' weitere Angaben scheinen aber nicht sehr beachtet worden zu sein. Schaeerer hat z. B. eine knospende Form der *G. crustulosa* Ach. unter dem Namen *G. vellea* β *depressa* f. *prolifera* in seiner Enumeration beschrieben. Ich habe das Exemplar in seinem Herbar untersucht und gefunden, daß die Knospen voll mit Pycniden besetzt sind. Nicht selten besitzen die kleinen Knospen (Minks hat sie Thallyllen genannt) schon einige weitere Rhizinen, auf einem nach oben umgebogenen Lappen sind solche Thallyllen 1,2 cm breit und mit Apothezien besetzt.

Branth (1888, p. 491) hat von Knospungen aus dem Nabel der *G. virginis* berichtet. In den Alpen konnte ich die gleiche Erscheinung an derselben Art ebenfalls feststellen. Schließlich ist überhaupt anzunehmen, daß die polyphyllen Formen von anderen Arten auch durch solche nachträgliche Knospungen aus dem Nabel entstehen können, vor allem dürfte dies bei *G. cylindrica* möglich sein.

Da diese Knospung von niemand näher untersucht und beschrieben worden ist, habe ich bei *G. crustulosa*, *G. mammulata* und vor allem bei *G. vellea* sehr viele Schnitte durch solche möglichst junge Thallyllen ausgeführt. Leider gelang es mir nie, alle ersten Stadien zu erwischen, bei denen das erste Eindringen einiger weniger Gonidien zu sehen war. Die allerkleinsten, mit der 10fachen Lupe wahrnehmbaren Knospen schließen schon mehrere

oder viele Gonidien ein und zeigen schon eine ziemlich weitgehende Differenzierung der Gewebe. Eine ähnliche Knospung konnte dagegen auf der Oberseite einer *G. vellea* von der Grimsel beobachtet werden. Fig. 7 h zeigt einen Schnitt aus dem Thallusrand dieser Flechte. Die Rinde, welche von der Unterseite gleichmäßig auf die Oberseite übergreift, hat zu Knospen vermocht und dabei einige Algen eingeschlossen. Da das Paraplectenchym dieser winzigen Knospen dem des mütterlichen Thallus recht ähnlich ist und die Gonidien in Größe und Inhaltsform auch übereinstimmen, so ist anzunehmen, daß es zum mindesten Algen sind, die den Gonidien von *G. vellea* nahe verwandt sind. Es ist mehr als wahrscheinlich, daß die Rinde des *Vellea*-Thallus erst auf den Reiz der Gonidien hin das Paraplectenchym ausgebildet hat. So dürfen wir uns den Vorgang vielleicht auch in den folgenden Fällen denken.

Der Thallus von *G. mammulata* hat keulenförmige oder nur warzige Rhizinen, wie es die Figuren 7 i, k, l und m zeigen, im Gegensatz zu Fig. 7 g, welche ungefähr die Rhizine darstellt, wie sie *G. vellea* und *G. hirsuta*, *G. crustulosa* und *G. spodochroa* besitzen. Die Rhizinen sind am Ende selten abgerundet, meistens haben sie eine etwas aufgelöste, zerfetzte Rinde, in der sich Gonidialalgen leicht fangen können. Die Rhizine 7 k ist noch ganz ohne Gonidien, 7 i dagegen hat an zwei Lappen einige aufgenommen; die Fig. 7 l zeigt das Detail des unteren Lappens. Die Rinde ist besonders links etwas desorganisiert, dort mögen die Algenzellen eingedrungen sein. Fig. 7 m zeigt einen Thallyllus, der schon schildförmig gewachsen ist, und durch dessen Rinde die Gonidien durchscheinen. Die Knospe hat auch schon mehr als eine Rhizine. Es ist möglich, daß solche kleine Thalli, wie sie Fig. 7 b darstellt und wir sie oben (vgl. S. 233) schon erwähnt haben, auch aus solchen Knospen hervorgegangen sind.

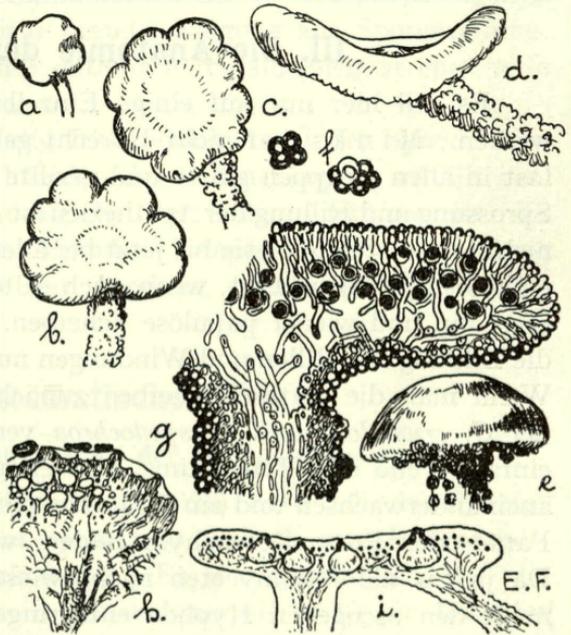
Die Figuren 8 a—e zeigen uns, wie solche Thallyllen bei *G. vellea* sich entwickeln. Sie stehen oft seitlich an einer Rhizine angewachsen, ähnlich wie ein Blättchen an seinem Stiel, oft aber mahnen sie in ihrer Form ganz an einen kleinen Hutpilz. Es ist bemerkenswert, wie diese Knospen fast immer reichlich mit abgerundeten und sich lösenden Rindenknospen (Brutkörner? vgl. S. 232) bedeckt sind (Fig. 8 f).

Die Anatomie einer solchen Knospe (Fig. 8 g) ist lehrreich. Wir erkennen, wie die Rinde der Rhizine an der Unterseite des Thallyllus sich fortsetzt, die obere Rinde desselben ist dagegen vorläufig noch wenig differenziert. Bedenken wir, daß *G. vellea* im entwickelten Zustande eine paraplectenchymatische Rinde und Gonidienzone hat, so sehen wir, daß also in diesem Zustand

der Thallus erst in Organisation begriffen ist. Schneiden wir solche Thallyllen und selbständige Thalli von zunehmender Größe, so können wir durch Vergleich sehen, wie sich allmählich das Paraplectenchym aus dem Pallisadenplectenchym entwickelt. Fig. 8 h zeigt uns die Unterseite von einem Thalluslappen der *G. crustulosa* „f. *prolifera* Schaer.“. Die vom stark befaserten Thallus sich abhebenden Knospen sind ungefähr so groß wie die Früchte, welche auf den umgebogenen Lappen der Thallusoberseite sichtbar sind.

Es ist auffällig, daß solche Thallyllen, wo sie vorkommen, immer in ziemlicher Menge beieinander stehen. Sehr wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, daß an solchen Stellen sehr viele Gonidien ausgestreut waren. Wo solche herkommen, läßt sich leicht denken. Meist sind die Thalli, die solche Knospungen zeigen, alt, oder es sind alte in der Nachbarschaft vorhanden. Durch Auflösung solcher alter Flechten werden die Gonidien frei, das Wasser schwemmt sie unter andere Thalli, wo die Vereinigung mit den „suchenden“ Rhizinspitzen stattfinden kann.

Überblicken wir die Häufigkeit dieser vegetativen Vermehrung bei den Gyrophoren, so fällt auf, daß im allgemeinen die Arten, welche wenig fruchten, um so häufiger sich vegetativ vermehren. Bei *G. vellea* und *G. hirsuta* sind Apothezien äußerst selten, Pycniden allerdings um so häufiger. Vielleicht können aber die Pycnoconidien auch nicht keimen. Nun hat aber *G. hirsuta* das Mittel der sorediösen Vermehrung, auch *G. vellea*, die letztere dürfte besonders häufig hypothallinisch knospen. Dazu kommt bei beiden Arten, wie auch bei der fast immer sterilen *G. mammulata*, die Vermehrung durch Zerschlitung. Bei der



Figur 8.

a—e: Knospen von *G. vellea*, 60 mal vergr. f: Rindknospen von *G. vellea* oder Verwandte. g: Längsschnitt durch eine Knospe von *G. vellea*. (f und g: 200 mal vergr.) h und i: *G. crustulosa* (h: Thalluslappen von unten mit Knospen, 2 mal vergr.; i: Knospe im Längsschnitt mit Pycniden, 30 mal vergr.)

Anthracina-Gruppe wiederum ist es auffällig, daß gerade *G. laevis*, die den glattesten Thallus hat, der am wenigsten zu einer vegetativen Vermehrung geeignet scheint, am häufigsten fruchtet. Die Asci sind fast immer mit reichlichen, gut entwickelten Sporen angefüllt, der agyrophore Diskus gewährt vielen Asci Platz zur Entwicklung. Dieser Zusammenhang zwischen Fruktifikation und vegetativer Vermehrung ist ja eine Erscheinung, die bei Flechten wie bei allen Pflanzen als eine Kompensationserscheinung auffällt.

III. Die Anatomie der Früchte.

Es soll hier nur auf einige Einzelheiten aufmerksam gemacht werden. M i n k s hat nicht Unrecht gehabt, wenn er betonte, daß fast in allen Gruppen glatte und gerillte Scheiben vorkommen. Die Sprossung und Rillung der Apothezien ist auch bei den „Agyrophoren“ nicht selten. Ich habe sie bis jetzt bei allen alpinen Arten der Anthracina-Gruppe beobachtet, wenn auch selten, auch *Gyrophora virginis* zeigt hin und wieder papulöse Scheiben. Mir scheint, man hat sich die Bildung der Rillen und Windungen nur zu kompliziert vorgestellt. Wenn man die glatten Scheiben zunächst mit den wenig gerillten der *G. crustulosa* und *G. spodochoa* vergleicht, so sieht man, wie einfach Teile des Hymeniums, also einige Paraphysen, stellenweise aneinanderwachsen und ein Pallisadenplectenchym oder ein richtiges Para- oder Prosoplectenchym bilden, welches sehr bald verhornt. Da ja für die Ascomyceten nachgewiesen ist, daß die Paraphysen nicht den ascogenen Hyphen entspringen, sondern rein vegetative Hyphen sind, so ist ja leicht zu verstehen, wenn das Überhandnehmen der vegetativen Zone im Hymenium eine Verdrängung der Fruchtschläuche zur Folge hat, besonders wenn der vegetative Teil die feste Konsistenz eines zelligen, sklerenchymatischen Gewebes annimmt. Die Paraplectenchymbildung ist in der Nähe der Frucht sehr häufig, vor allem aber sehen wir in den Früchten selber Gewebe, die ganz dem Parenchym höherer Gewächse ähnlich sind.

Suchen wir nach ähnlichen Fruchtformen, so werden wir allerdings auf die Graphideen verwiesen, man vergleiche nur etwa den Fruchtquerschnitt einer *Placographa* mit einem solchen von irgendeiner stark gerillten Gyrophorenfrucht.

Doch sind wohl die Gyrophoren kaum in die nächste Verwandtschaft der Graphidaceen zu stellen, sondern Z a h l b r u c k n e r dürfte ganz im Recht sein, wenn er die Umbilicariaceen als blättriges Endglied der *Lecideales* auffaßt. Und tatsächlich tritt ja die Aufspaltung des Diskus schon bei der Gattung *Lecidea*

auf. Wir brauchen nur das Apothezium einer *Lecidea umbonata* Hepp. zu schneiden, so erhalten wir ein ganz ähnliches Bild wie bei einem Schnitt durch die Frucht etwa von *G. spodochoa* oder *G. crustulosa*. Es ist, wie ich glaube, auf diese Ähnlichkeit noch nirgends verwiesen worden. Der Nabel in der Mitte des Diskus ist in beiden Fällen der Anfang von Aufspaltung und Rillung. Indem die paraplectenchymatischen Gewebeteile kräftiger wachsen, bleiben die fruchtbaren Hymeniumteile zurück, sie sinken ein und bilden die Rillen. Je stärker das vegetative Gewebe überhandnimmt, um so komplizierter wird der Fruchtbau, um so weniger besteht Neigung zur Sporenreife. Junge, wenig gerillte Früchte enthalten im allgemeinen eher reife Sporen.

Vergleichen wir die häufig fruchtenden Arten der Spodochoa-Gruppe mit den selten fruchtenden der Vellea-Gruppe, so fällt auf, daß die **Lirellenbildung** bei der ersteren häufiger ist. Es scheint wirklich, als ob, wie Minks betonte, die Lirellenbildung ungefähr parallel läuft mit der Tendenz, überhaupt die Fruchtbildung zu unterdrücken.

IV. Systematischer Teil.

a) Die mauerförmigen Sporen der Spodochoa-Gruppe.

In einer vorläufigen Mitteilung (1929) habe ich darauf hingewiesen, daß bei *Gyrophora spodochoa* und *G. crustulosa* mauerförmige, braune Sporen vorkommen. Es ist eigentümlich, daß die Angabe von Nylander in seiner Synopsis p. 10 nie beachtet wurde und daß man nie nach diesen mehrzelligen Sporen gesucht hat. Die beigegebene Fig. 9 zeigt, wie meistens nur wenige Sporen am Scheitel des Ascus ausreifen, hie und da habe ich allerdings auch Ascis mit 8 vollständig gereiften, mauerförmigen, messingbraunen Sporen gefunden. Der Zerfall des Inhalts der zunächst einzelligen Spore geht ganz gleich vor sich wie bei den *Rhizocarpon*-Arten. Die Zerklüftung tritt oft erst auf, wenn sich schon eine deutliche Zellwand mit einer ansehnlichen Dicke gebildet hat.

Da wir die Gattung *Rhizocarpon* von *Lecidea* abtrennen, wobei allerdings bei *Rhizocarpon* auch die verzweigten Paraphysen berücksichtigt werden, so müßte man logischerweise natürlich auch die Gyrophoren mit mauerförmigen Sporen von denjenigen mit hyalinen, einzelligen Sporen abgrenzen. Nun haben Elenkin und Savicz (1911) die Gattung *Gyrophoropsis* geschaffen, vorläufig aber nur die *G. Caroliniana* dieser Gattung zugewiesen. Offenbar ist diesen Autoren

Nylanders Angabe unbekannt geblieben, was um so merkwürdiger ist, als sie Minks (1900, S. 11) wörtlich zitieren, somit seine Arbeit teilweise aufmerksam durchgelesen haben müssen. Dennoch ist ihnen offenbar entgangen, daß Minks Nylanders Angabe über mauerförmige Sporen bei *U. spodochoa* betont, sonst hätten diese russischen Autoren bei dieser Art nachgesucht und sie wohl auch in ihre neue Gattung *Gyrophoropsis* eingereiht.

Nach meinen Befunden haben nicht nur *G. crustulosa* Ach. und *G. spodochoa* (Hoffm.) mauerförmige braune Sporen, sondern auch die nahe verwandte *G. mammulata* Ach., die ich nachher noch als eigene Art näher beschreiben möchte. Ferner stellte ich an einem Exemplar der *G. dichroa* Müll.-Arg. (Peru, leg. Lechler, pl. perub. Nr. 1757 in Herb. Boissier Genève) fest, daß die Sporen ebenfalls mauerförmig-braun sind, die unreifen Sporen maßen ca. 20×15 die einzige ganz reife, aber sehr gut ausgebildete Spore maß $22,5 \times 16,5 \mu$ und hatte ganz dasselbe Aussehen wie die reifen Sporen in Fig. 9. Die Spärlichkeit des vorhandenen Materials erlaubte kein weiteres Suchen. Über die Sporen der *G. Ruebeliana* siehe weiter unten!



Figur 9.

Gyrophora spodochoa
Ach. Arn. exs. 1101.
Ascus mit z. Teil
reifen Sporen.
520 mal vergr.

Es bleiben nun zwei Möglichkeiten: Entweder muß man die genannten Arten zu der Gattung *Gyrophoropsis* ziehen oder man verschmilzt *Gyrophora* und *Umbilicaria* miteinander, wobei der Gattungsname *Umbilicaria* als der ältere bleiben muß.

Was bleibt eigentlich noch für ein Unterschied zwischen *Umbilicaria* Ach. und *Gyrophoropsis* El. et Sav.? Erstens die Achtsporigkeit der Asci gegenüber der Zwei- und Einsporigkeit bei *Umbilicaria*. Wer trennt wegen solcher Unterschiede die Gattung *Solorina* oder *Rhizocarpon*, wo auch diese Unterschiede innerhalb der Gattung vorkommen? Wohl niemand. Es bleiben also noch die vegetativen Unterschiede. Da ist einzig die Pustelbildung bei *Umbilicaria*. Doch könnte man in diesem Fall ebensogut *Ramalina reticulata* von der übrigen Gattung *Ramalina* abtrennen, da ja beide Erscheinungen, die Pustelbildung bei *Umbilicaria* und die Netzbildung bei der *Ramalina*, ähnlich morphologisch-diagnostisch zu wertende Erscheinungen sind. Wer bürgt übrigens dafür, daß nicht bei einigem Nachsuchen auch noch bei anderen Gyrophoren mit vermeintlich

einzelligen Sporen vielleicht 2zellige oder 4zellige oder auch noch mauerförmige Sporen gefunden werden?

Könnte man einmal mit Sicherheit feststellen, daß es wirklich entweder nur Umbilicariaceen mit einzelligen hyalinen und solche mit dunklen, mauerförmigen Sporen gäbe, so müßte man alle *Gyrophoropsis*-Arten, also auch *crustulosa*, *spodochroa*, *mammulata*, *dichroa* und *Ruebeliana* (?) bei *Umbilicaria* einordnen und von *Gyrophora* abtrennen, in welcher Gattung nur die Arten mit einzelligen, hyalinen Sporen bleiben müßten.

Ich möchte mir vorbehalten, die eben genannten 5 Arten entweder zur Gattung *Umbilicaria* oder *Gyrophoropsis* umzutaufen; zuerst müssen noch an einem weiteren Material Studien gemacht werden.

b) *Gyrophora mammulata* Aeh. em. Frey.

Thallus polyphyllus, rarius monophyllus, minutus, vel rarius usque ad 4—7 cm latus, irregulariter laciniatus, laciniis ambitu rotundatis vel fimbriato-crenatis, rigidus, coriaceus, supra cinereo-fuscus vel spadiceo-fuscus, centro pruinoso, maculatus, laevis vel subtilissime rimulosus, saepe diffractus, subtus aterrimus, partim denudatus et rimuloso-papillatus, partim et saepius lacinulis parvulis, nigris, rotundis vel applanatis, vulgo in apice abrupte dilatatis, solitariis, vel numerose aggregatis vestitus, atque in centro, circum umbilicum lacunosus, lamellis radiantibus irregulariter ramosi ornatus. Umbilicus ex pluribus rhizinis compositus.

Apothecia rara, 1—2 mm lata, adpressa vel depressa, margine integro subpersistente, disco centro papillato dein irregulariter gyroso. Sporae octonae primum hyalinae et simplices, denique obscurae et muriformi-polyblastae, ca. 20 μ longae et 12—14 μ latae.

Ich habe die Art aus den Alpen mehrfach gesammelt, reichlich an der Grimsel, im Wallis, im Engadin, auf dem Gipfel des Snehättan in Dovre (Norwegen). Das Original exemplar im Herbar. Schaerer, welches ich mit Früchten fand, sowie Exemplare aus Lappland leg. Hüben haben genau dieselbe Thallusform wie die alpinen Exemplare, welche ich sammelte. Die Flechte sieht täuschend ähnlich einer f. *tylorhiza* von *G. vellea*. Selber habe ich sie lange Zeit für eine kleinthallige Form dieser Art gehalten, bis ich dann das fruchtende Exemplar im Herbarium Schaerer fand, welches alle Zweifel beseitigte. Die Nr. 31535 aus dem Herbar Nylander Helsingfors, mit dem Namen *Umb. spodochroa* (Hoff.) var. *mammulata* lag mir nur in kleinsten Bruchstücken vor, von denen ich

das kleinste anatomisch untersuchte und in Fig. 4 a darstellte; es stammt auch von D o v r e , leg. Z e t t e r s t e d t .

Sämtliche oben erwähnten eigenen Funde aus den Alpen und von Dovre zeigen einen sehr einheitlichen äußeren Habitus.

Weil ich die Form für *G. vellea* immer sehr zweifelhaft hielt, habe ich sie stets reichlich gesammelt, wo ich sie fand. Von der Grimsel besitze ich über 300 Thalli, von denen nicht ein einziger eine Andeutung einer fädigen Rhizine aufweist. Alle sind außerordentlich starr, mit vielen dichtstehenden, klumpigen Rhizinen. Der Nabel ist immer sehr breit und besteht aus mehreren bis vielen Stielen, die aus vielen Rhizinen hervorgegangen sein werden (vgl. S. 233 und Fig. 7 b). Die eigentümlich dunkelbraune Farbe läßt sie in den meisten Fällen von untermischten *Vellea*-Thalli unterscheiden, aber oft dürften so starke Verähnlichungen vorkommen, daß es nicht immer möglich sein wird, schlecht entwickelte Exemplare der beiden Arten zu unterscheiden. Bei alten, gut ausgebildeten Pflanzen wird man aber nie im Zweifel sein, da *G. vellea* in diesem Zustand stets richtige Rhizinen hat und auf der Oberseite immer heller ist mit einer rissig areolierten Rinde, wie sie bei *G. mammulata* nie vorkommt. Natürlich sind Zwischenformen von *G. mammulata* und *G. vellea* nicht möglich. Die Sporengrößen sind zu weit entfernt, die *Vellea*-Sporen messen nie über $12 \times 9 \mu$, die kleinsten *Mammulata*-Sporen dürften $18 \times 12 \mu$ messen.

In den meisten Fällen wird man durch das Fehlen jeglicher normaler, fädig-verzweigter Rhizinen die Art erkennen. Da aber reduzierte Thalli von *G. vellea* oft auch ohne normale Rhizinen vorkommen, so kann der anatomische Bau mit einiger Sicherheit auf die Spur helfen. Wie wir auf S. 225 hervorgehoben haben, hat *G. mammulata* nicht eine paraplectenchymatische Gonidienzone (vgl. Fig. 4 a—c) wie *G. vellea* und *G. spodochoa*.

Die echte *G. spodochoa* [= *G. spodochoa* (Ehrh.) Ach. p. p. = *G. cirrhosa* (Hoffm.) Wain.¹⁾] ist wohl eher eine atlantisch-nordische Art. Bis jetzt habe ich keine Exemplare gesehen, die als Zwischenformen der beiden Arten gelten könnten, eher gibt es solche zwischen *G. spodochoa* und *G. crustulosa*.

Ob ich mit Recht den Namen *mammulata* Acharius für meine Art anwenden kann, dessen bin ich nicht sicher, doch scheint es mir

1) Der Name *cirrosa* (Hoffm.) Wain. ist nicht verwendbar. Die Figuren 3—4 der Tab. II in Hoffmanns „Descriptio et Adumbratio“, 1790, sowie die dortige Beschreibung p. 9 können nur für *G. vellea* passen. Da aber der Name *Lichen velleus* L. älter ist, muß man den Namen *cirrosa* ganz fallen lassen. Diese Meinung hat auch D u R i e t z (brieflich) geäußert.

sehr wahrscheinlich. Die Original Exemplare standen mir noch nicht zur Verfügung. Arnold (1878, S. 282) hat seine *f. mammulata* Ach., Nyl. mit Hepp, exs. 307 und Schaer. exs. 142 dextr. identifiziert. Die Exemplare, welche von diesen 2 Exsikkaten im Herbarium Bern vorhanden sind, stimmen mit der Art, wie ich sie auffasse, überein. Es fällt auf, daß Schaerer das Exemplar von *mammulata* auch hier rechts aufgeklebt hat. Die Flechte links ist typische *G. vellea*. Hätte Schaerer nicht auch Exemplare von *G. crustulosa* als var. *cinereo-fuscens* von *G. vellea* bezeichnet, so könnte auch dieser Name für unsere Art gewählt werden, falls der Name *mammulata* Ach. keine Berechtigung hätte.

Die Diagnose von *G. mammulata* Acharius Synopsis meth. p. 67 hebt erstens hervor: „thallo laevigato pallide olivaceo demum fusco-nigricante, subtus aterrimo scabro fibrillosoque, apotheciis convexis rugoso-rimoso subimmarginatis, disco passim concavo papillatoque.“ Er gibt also seiner Flechte gar keine richtigen Rhizinen und beschreibt die Apothezien, wie sie für *G. spadochroa* auch typisch sind: Rand meist ganz, die Scheibe mit unregelmäßigen Papillen. Es fällt ferner auf, daß Acharius die *G. mammulata* zwischen *G. Mühlenbergii* und *G. pellita* (= *G. polyrhiza* Körb.) einreihet. Die klumpigen, am Ende verdickten Rhizinen und die bräunlich-dunkle Färbung der Oberseite des Thallus sind schuld gewesen, daß viele Autoren die *G. mammulata* mit *G. polyrhiza* verwechselt haben. Hepp bezeichnet sein Exsikkat Nr. 307 als *G. spadochroa* β *polyrhizos* (L.) Hepp und fügt folgende Synonyme bei: *Umbilicaria polyrhiza* Fries L. E. p. 385, exs. No. 129, Schaer. Enumeratio p. 29, *Umb. vellea* Hoff., *Gyrophora pellita* Ach. Syn. p. 67.

Schaerer hat in seiner Enumeratio p. 29 bezweifelt, ob die helvetischen Exemplare echte *polyrhizos* seien und vermutet, daß „specimina helvetica forsitan ad *U. velleam* β . f. *pertinent*.“ In seinem Herbarium sind mehrfach *G. mammulata* und *G. vellea* nebeneinander als *Umb. vellea* γ *spadochroa* b. *cirrhosa* oder e. *cinereo-rufescens* oder f. *aenea* bezeichnet. Unter dem ersten Namen stammen Flechten von der Bernina c. fr., von Norwegen (nähere Angaben unleserlich); als e. *cinereo-rufescens* sind die meisten Exemplare bezeichnet, so das Original exemplar c. fr. specimen depictum tab. XI, fig. 10 (1823) von der Grimsel, ferner Stücke vom Albula und Julier im Engadin und die erwähnten Funde aus Lapponia leg. Hübner 1840, ein Exemplar vom Roßkogel, Ostalpen, leg. Heufler (1842) und ein anderes leg. Schleicher (1831) unter der Aufschrift *G. tessellata* c. *scabra*. Die unter f. *aenea* genannten Stücke stammen vom Julier (Engadin) und von einem unleserlich geschriebenen

Fundort. Gleichzeitig hat Schaeerer in seinem Herbarium aber auch echte *G. spodochoea* Ach. (leg. Th. M. Fries, Schweden) als *f. aenea* bezeichnet.

Überdies findet sich im Herb. Schaeerer also die anatomisch merkwürdige Flechte unter *e. cinereorufescens*, welche in Fig. 4 e, f dargestellt und auf S. 226 besprochen wurde. Der einzige Thallus ist ungemein starr, polyphyll, 5,5 cm breit, mit reichlichen randständigen Früchten, oben lederbraun, schwarzbraun gefleckt, unten ganz schwarz, in der Mitte auf 1,5—2 cm Abstand vom Nabel ganz ohne Rhizinen, nur rissig areoliert und gebuckelt wie *G. Ruebeliana* oder *G. grisea*, gegen den Rand hin mit wenigen, spärlich verzweigten, etwas gelblich-bräunlich bleichenden, spitzen Rhizinen. In der Mitte ist der durch und durch zellig ausgebildete Thallus über 1 mm dick, lakunös durchbrochen, die ovalen Lakunen sind radial angeordnet, so daß breite, radiale Balken entstehen, wie bei sehr alten *Vellea*-Thalli. Die Apothezien haben einen wulstigen Rand, der Diskus ist, wie bei *G. spodochoea*, vom Zentrum aus papillös aufgeteilt, auch die Sporengrößen erinnern an letztere Art: Die mauerförmigen dunklen Sporen messen $24-37 \times 18-24 \mu$.

Diese Angaben zeigen, daß die *Spodochoea*-Gruppe noch einer weiteren Untersuchung bedarf, die sich vor allem auf alpine und skandinavische Formen erstrecken muß. Dabei wird aber doch die *G. mammulata* für sich als Art unter diesem oder einem anderen Namen bestehen bleiben müssen.

Der Gedanke liegt ja nahe, bei *G. vellea* auch nach mauerförmigen Sporen zu suchen, weil die morphologischen Verhältnisse denen der *Spodochoea*-Gruppe so ähnlich sind, doch habe ich nie Anhaltspunkte dafür gefunden, obschon mir reichlich fruchtendes Material zur Verfügung stand. Die *Vellea*-Gruppe wird eben doch als eine Parallelgruppe zu den *Spodochoea*-Arten gestellt werden müssen. Nach der mehr oder weniger großen Mächtigkeit der vegetativen Entwicklung, besonders der Rhizinenbildung, könnte man die Arten der beiden Gruppen folgendermaßen nebeneinanderstellen:

<i>G. vellea</i> Ach.,	<i>G. spodochoea</i> Ach.,
<i>G. hirsuta</i> Ach.,	<i>G. crustulosa</i> Ach.,
<i>G. vellea</i> f. <i>tylorhiza</i> (Nyl.),	<i>G. mammulata</i> Ach. em. Frey,
<i>G. grisea</i> Sw.,	<i>G. Ruebeliana</i> DR. et Frey.

c) *Gyrophora Ruebeliana* DR. et Frey.

Thallus polyphyllus vel rarissime monophyllus, minutus, rarius usque ad 7 cm latus, irregulariter laciniatus, laciniis ambitu rotundatis

vel parce crenatis, rigidus, coriaceus, supra opacus, cinereus vel albidocinereus, tenuiter rimuloso-areolatus, areolis planis vel minus elevatis, subtus aterrimus, subopacus, distincte areolato-verrucosus, verrucis valde elevatis, raro papillatibus.

Apothecia numerosa, adnata, usque ad 1,2 mm lata, primum concava et subsimplicia, demum plana disco plus minus papillato vel gibberosulo, subopaco, margine tumido subpersistente nitidulo valde inflexo. Thecium partim aterrimum, Hymenium 50—60 μ altum, Asci 40—50 \times 12—20 μ , Sporae octonae, hyalinae, uniloculares (vel demum tetrablastae, obscurae?), 10,5—16,5 \times 5—8 μ . Pycniconidia 4—5 \times 1,2—1,5 μ . Typus: Helvetia, Graubünden, Bernina, in rupibus, 2300 m s. M. 29. 7. 1923, leg. G. E. Du Rietz; et Wallis, Follatères p. Martigny, in saxa gneissica, leg. Ed. Frey, 10. 4. 1929. Herbar. DR. et Frey¹⁾.

Die Art wurde von meinem Freund Dozent Dr. G. E. Du R i e t z (Upsala) anlässlich der III. Internationalen Pflanzengeographischen Exkursion oberhalb des Berninahospizes in drei kleinen Exemplaren entdeckt (auf Gneis) und mir im Frühling 1929 zugeschickt. Auf einer Exkursion in die Follatères bei Martigny fand ich auf Gneisstirflächen die Art an einzelnen Blöcken und Felswänden massenhaft zwischen 1000 und 1850 m/M. vor. Die beiden Funde stimmen ganz und gar miteinander überein, die Flechte war an den von mir entdeckten Fundorten so reichlich und doch einheitlich entwickelt, daß an ihrem Artrecht nicht zu zweifeln ist. Wir widmen die Art unserem Freunde Prof. Dr. E. R ü b e l in Zürich, dem Verfasser der Bernina-Monographie und einem der Leiter der dritten I. P. E. in dankbarer Verehrung.

Der anatomische Bau wurde schon in Fig. 4 d zum Teil dargestellt. Der in der Mitte bis 0,4 mm dicke Thallus ist höher organisiert als derjenige von *G. crustulosa*, *G. spodochoea* und *G. mammulata*. Er erinnert im Paraplectenchym an *G. vellea*, doch geht bei der neuen Art die Differenzierung weiter, weil sich zwischen die bis 8schichtige zellige Rinde noch eine sklerenchymatische Schicht einschiebt, so daß die Rinde über der Gonidienzone in den zentralen Thallusteilen eine Gesamtdicke von 80 μ erreicht. Damit erinnert *G. Ruebeliana* an die auf S. 226 beschriebene Form aus Lappland, nur daß dort die Sporen sehr viel größer sind. Die untere Rinde zeigt eine große

¹⁾ Während der Korrektur vorliegender Arbeit ist mir *G. Ruebeliana* von meinem Freund Dr. h. c. Ch. M e y l a n zugeschickt worden, der sie in Zermatt (Wallis) sammelte, „1700 m. s. m. sur un bloc, près du gorge de Gerner“. Die Exemplare sind bedeutend größer als die von D u R i e t z und mir gesammelten, nicht nur 2—4 cm, sondern bis 7 cm breit, sonst aber ganz typisch, auch anatomisch.

Übereinstimmung mit *G. grisea*, indem die Rindenwarzen aus einem ähnlichen sklerenchymatischen Paraplectenchym bestehen und mit hyalinen Kappen von abgestorbenen Zellen bedeckt sind. Die Furchen der oberen Rinde sind tiefe Einbiegungen in der Rinde, nicht etwa Risse wie bei *G. hirsuta*.

Die Apothezien gleichen im anatomischen Bau ganz denen von *G. crustulosa* und *G. spodochoa*. In einigen Schnitten ist das Hymenium fast ununterbrochen und sehr reich an Asci. Die Paraphysen sind deutlich zellig gegliedert und unten 2, oben 3—4 μ dick.

Leider kann ich über die Sporen noch kein endgültiges Urteil fällen. Sie messen also 10,5—16,5 \times 5—8 μ , meistens 12—14 \times 6—7 μ . Schon diese große Variationsbreite der Sporengröße, vor allem aber die etwas unregelmäßige Form und die sehr zarte Wand der Sporen läßt vermuten, daß es sich nicht um reife Sporen handelt. Einmal fand ich neben einem Ascus eine vierzellige messingbraune Spore, 14 \times 6 μ . In den benachbarten Asci lagen mehrere Sporen von annähernd gleicher Größe, die, mit einer starken Immersion betrachtet, ein zerklüftetes Plasma aufwiesen. In einigen Sporen waren Querwände zu erblicken, wie man sie etwa bei *Catillaria*- oder bei *Lecania*-Arten in halbreifen Sporen sehen kann.

Da ja die Sporen bei der *Spodochoa*-Gruppe auch im einzelligen Zustand scheinbare Reife vortäuschen und der endgültige Zustand so lange übersehen wurde, so wage ich vorläufig noch keinen endgültigen Entscheid, und darum müßte man unsere Art später vielleicht auch entweder zu *Gyrophoropsis* *El. et Sav.* oder zu *Umbilicaria* *Hoffm.* stellen. Würde sich ferner die Spore von *G. Ruebeliana* als wirklich vierzellig und braun erweisen, so würde diese Flechte eine vermittelnde Stellung zwischen der *Spodochoa*- und der *Vellea*-Gruppe einnehmen, sowohl was Sporengröße als auch Sporenform anbelangt.

Nach den bisherigen Funden scheint unsere neue Art vorzugsweise der montanen und subalpinen Höhenstufe anzugehören, weil die Exemplare der Follatères durchweg besser entwickelt waren als die der Bernina.

d) Die im Herbarium Schaerer (im Herbar Boissier, Genf) von mir untersuchten Arten der Spodochoa-vellea-Gruppe.

***Gyrophora crustulosa* Ach.**

- A) Unter dem Namen *Umb. vellea a hirsuta* Schaer. En. p. 23: Hohneck, 3. Okt. 1845, zusammen mit typischer *G. vellea*. Pyrenäen, Canigou 1847. Grimsel, mehrfach; sehr typische *crustulosa*.

B) Unter dem Namen *Umb. vellea* β *depressa* sind einige Formen vorhanden:

- a) *velleiformis*: Grimsel, specimen depictum. Tab. X, Fig. 9—11 (Tabellen aus Schaerer. 1823). Simplon.
- b) *vulgaris*: Unter diesem Namen sind Exemplare aus der ganzen Schweiz mit typischer *G. vellea* und *G. hirsuta* zusammen aufgeklebt, bei einigen heißt es auch: *Umb. depressa a hirsuta c. vulgaris*. Hierher gehört auch: spec. *depictum* Tab. X, Fig. 2, 3, 5—8, 15, 16, 18.
- c) *abortiva*: Tab. X, Fig. 19—21 sind große Thalli mit reichlichen Pykniden.
- d) *rupta*: Von mehreren Fundorten sind Flechten mit Durchstoßungen.
- e) *prolifera*: Tab. X, Fig. 20, 21 ist auf S. 235 im anatomischen Abschnitt unserer Arbeit schon erwähnt worden.
- f) *subpedicellata*: Tab. X, Fig. 12—14 ist wohl die einzige Form, die vielleicht als systematisch von Wert beibehalten werden muß.

C) Als *Umb. vellea* γ *spadochroa* sind einige Flechten offenbar von sonnigen Standorten mit dunklen Rhizinen eingeordnet, so auch eine Form *c. abortiva*, die wiederum reichlich Pykniden enthält. So scheint es also ausgemacht, daß S c h a e r e r die Thalli mit vielen Pykniden als *f. abortiva* auffaßte.

Einige dunkle *crustulosa*-Thalli sind ferner mit der Bemerkung „*Forma media inter a hirsutam et γ spadochroam b. pellitam*“ eingeordnet.

Es müssen also die S c h a e r e r s c h e n Formennamen *velleiformis*, *abortiva*, *rupta*, *prolifera*, überdies auch *cinereo rufescens*, *aenea* und *leprosa* (vgl. S. 231) gestrichen werden, weil sie entweder gewisse Alterszustände bezeichnen oder aber Formen einschließen, die eine andere systematische Wertung und somit einen anderen Namen verdienen.

Die zu *Gyrophora mammulata* gehörenden Exemplare im Herb. S c h a e r e r wurden schon auf S. 241—244 erwähnt, typische *G. spodochoa* (Hoffm.) Ach. ist nur aus Norwegen unter dem Namen *Umb. vellea* γ *spodochoa f. aenea* vorhanden, aus den Alpen nicht.

Zu **Gyrophora hirsuta** Ach. gehören sub *Umb. vellea* β *depressa c. vulgaris*:

Annäherungsformen an *G. grisea* „de l'ouest de la France, leg. Delise“

Unter gleichem Namen: 2 Exemplare aus dem Entremonttal, Wallis, mit *G. vellea* und *G. crustulosa* zusammen auf dem gleichen Zettel aufgeklebt.

Zudem verdient eine Flechte unter dem Namen *U. vellea a hirsuta* aus Corsica, Monte Renoto (? , übriger Text unverständlich) eine besondere Berücksichtigung. Die 2—2,5 cm breiten Thalli sind auf der Oberseite hellgrau, grübelig, bucklig, bei 10facher Lupe rissigwarzig, unten hellgrau, mit einem Stich ins Ockergelbe, und gleichfarbigen Rhizinen. Apothezien 0,2—0,5 mm breit, reichlich, mit einer peripheren Rille und 2—3 beliebig gewundenen Rillen. Sporen 7,5—10,5 × 5—7, meist 9—10 × 6—7 μ , reichlich entwickelt, Paraphysen 1,2—1,6 μ dick. Der Thallus zeigt einen von der *Vellea*-Gruppe abweichenden Bau. Die Rinde ist oben und unten so gebaut, wie die untere Rinde der *Vellea*-Gruppe, nämlich sklerenchymatisch zellig und stellenweise etwas gelockert geflochten. Auch die Gehäuse der Früchte und Pykniden zeigen das gleiche dickwandige Paraplectenchym. Es kann sich dem anatomischen Bau nach unmöglich um eine richtige *G. hirsuta* handeln.

Zu **Gyrophora vellea** Ach. gehören:

1. Unter dem Namen *Umb. vellea* β *depressa*:

a) *hirsuta*: Susten.

2. Unter dem Namen *Umb. vellea* γ *spadochroa* folgende Formen:

b) *cirrrosa*: Von vielen alpinen und skandinavischen Fundorten und U. S. A., lac supérieur, leg. Lesquereux.

Ferner: Spec. depictum, Tab. XI, Fig. 1, ohne Fundortsangabe.

c) *abortiva*: Wallis, inter Lyddes et St. Pierre.

d) *rupta*: Von mehreren alpinen Fundorten, auch spec. depictum, Tab. XI, Fig. 7.

e) *cinereorufescens*: Aus den Alpen und Pyrenäen mehrfach, so spec. dep. Tab. XI, Fig. 8 und 9.

f) *leprosa*: Wurde schon erwähnt (S. 231), aus den Alpen mehrfach, so auch spec. dep. Tab. XI, Fig. 17, mit typischen, kleinen Sporen.

Auch hier fallen die Formennamen a, c, d dahin.

Gyrophora grisea ist unter den Namen *Umb. vellea* γ *spadochroa a. grisea* und als *Umb. vellea* β *depressa a. papyria* vorhanden.

e) **Gyrophora virginis** (Schaer.) Frey.

Umbilicaria virginis Schaer. (nicht Schrad., wie es fälschlicherweise in Zahlbr. Catal. univ. Nr. 9074 heißt) in Biblioth. universelle de Genève, 1841, t. 36, p. 153; Spicil. Lichenum helveticorum, p. 564;

Enumer. crit. Lich. Europ. 1850, p. 25, ist nichts anderes als **Gyrophora rugifera (Nyl.) Th. Fr.** Über die sämtliche Synonymik dieses letzteren Namens vergleiche G., Einar Du Rietz 1925 a., p. 362.

Sowohl das Herbarium Schaeerer, als dasjenige von Müller-Argoviensis (beide in Herbarium Boissier, Genf) enthalten gute Original Exemplare dieser Art. Es ist nur eigentümlich, daß z. B. Müller diese Art ganz übergangen hat. Er scheint vor lauter neuen exotischen Arten die Bearbeitung der schon bekannten vernachlässigt zu haben. Merkwürdig ist auch, daß Minks offenbar von dem reichen Genfer Material nichts verarbeitete, obschon er mit Müller eifrig verkehrte und seine „Analysis“ in den Mémoires de l'Herbarium Boissier veröffentlichte. Es ist bezeichnend für die Oberflächlichkeit, mit welcher Minks die systematische Arbeit anderer behandelte wenn er *G. rugifera* seinem Artkreis der *Umbilicaria hyperborea*, *Umbilicaria virginis* (ohne sie also gesehen zu haben?) dem Artkreis *Umbilicaria vellea* anhängt.

Da der Name *virginis* älter ist, muß der Name *rugifera* ersetzt werden.

Die Original Exemplare stammen vom Gipfel der Jungfrau, Berner Oberland, Schweiz, 10 Fuß unter dem höchsten Gipfel, also rund 4160 m/M. Seither wurde die Art von mir und meinem Freund Meylan mehrfach gesammelt (Freymann 1928, p. 120).

Im Herbar. Vindobon. findet sich die Flechte aus Colorado, U. S. A., leg. Brandagee, distr. Hilley; aus den Pyrenäen vom Canigou, 2800 m/M., leg. Parrique.

Im Herb. Boissier fanden sich noch folgende alpine Fundorte: Valais, Grd. Combin, 4300 m/M., leg. et comm. Schnetzler.

Matterhorn, Matterjoch, leg. Wettstein, und Mt. Cervin, Gipfel, 4482 m/M., leg. Kündig, 1881. Im übrigen vgl. Du Rietz, 1925 a.

f) Die Anthracina-Gruppe.

Du Rietz (1925 b) hat eine wertvolle Arbeit über die „Europäischen Arten der Anthracina-Gruppe“ veröffentlicht. Seine auf Grund morphologischer Herbarstudien und Beobachtungen im Freien aufgestellten Arten habe ich in den Alpen verfolgt und zum Teil gut vertreten gefunden.

Gyrophora laevis (Schaeer.) DR. l. c. 1925 b.

Hierher gehören aus dem Herbarium Schaeerer unter dem Namen *Umb. anthracina* (Wulf.)

a) *laevis* folgende Funde:

Grimsel, Gasterntal, Susten, Simplon, Bernina, Albula, Julier. Also im ganzen Gebiet der Schweizeralpen findet sie sich zerstreut, vielleicht sogar stellenweise häufig vor, wie ich besonders im Engadin feststellen konnte. Stets ist sie reichlich fruchtend.

b) *nuda*: Canigou, Pas de Bouc.

Suza, Lich. Bohemoslovaciae Fasc. 3, Nr. 79 unter dem Namen *G. subglabra* Nyl. gehört ebenfalls zu *G. laevis* (teste DR. in lit. und nach einem Exemplar aus dem Herbar. Vindob.).

Schaerer, Lich. helvet. exsicc. Nr. 154 aus dem Herbar. Vindob. ist zum Teil *G. cinerascens* Arn.

Gyrophora leiocarpa (DC.) Steud. DR. l. c.

Aus dem **Herbarium Schaerer** gehören folgende Funde hierher: Unter dem Namen *Umb. anthracina* β *tessellata*. Gr. St. Bernhard, Grimsel, Susten. Pyrenäen, Pas de Bouc. Die Stücke aus dem Norden sind *G. rigida* DR. Selber habe ich *G. leiocarpa* außer an der Grimsel an mehreren Orten im Engadin gefunden; bis jetzt höchste Fundorte: Scalettahorn (Rhätien), 3030 m/M., leg. Meylan. Im Wallis fand ich sie diesen Sommer bei 3260 m/M. auf der Roussette bei Arolla. Ich besitze die Flechte von mehreren Orten mit Früchten. Diese sind typisch wie bei *G. laevis*, die Sporen sind kleiner als bei *laevis*. In den alpinen Exemplaren fand ich sie bis jetzt nicht reif¹⁾, dagegen fand ich solche in Stücken aus **Japan**, Nippon (media) Komagatake, 2500 m/M., Faurie, Lich. du Japon, Nr. 6756.

Die Apothezien sind gestielt wie bei *G. laevis*, etwas difform, mit gefaltetem Rand, aber glatter Scheibe, bis 1,5 mm breit. Hymenium 45 μ hoch, Asci keulig, Paraphysen am Ende erheblich verdickt, unten 1—1,5 μ , oben 2—2,5 μ dick, Sporen 10,5—12 \times 4,5—5 μ (bei *laevis*: 14—15 \times 5—6 μ).

Dieser Fund aus Japan weist darauf hin, daß die Art wohl noch eine weitere Verbreitung haben dürfte.

Im Herbar. Vindob. sind noch folgende Funde erwähnenswert:

Tyrol, Gepatsch (?), leg. Stockert.

Tatra, Krivan, Gipfel, leg. Lojka, Herbar. Lojkanum, Nr. 4641.

Pyrenäen, Canigou, 2000—2800 m/M., leg. Parrique.

¹⁾ Nachträglich fand ich in einem Exemplar der Schaerer. Lich. helv. exs. Nr. 154 (Herb. Bern) eine Frucht mit reichlich und gut entwickelten Sporen, welche 13—15 \times 6—6,5 μ maßen, also von denen der japanischen Flechte ziemlich differieren. Ein Thallus dieses Exsikkates ist *G. decussata*.

Über *G. decussata* (Vill.) A. Zahlbr. Cat. 9013 (= *G. reticulata* Schaer., siehe Frey (1928, 119).

Gyrophora subglabra Nyl., DR. l. c.

Im **Herbarium Schaerer** fand ich keine Stücke dieser Art, somit bezieht sich *Umbilicaria anthracina a laevis b. nuda* Schaer., Enum. 1850, p. 27 nur auf *G. laevis*, wie es oben erwähnt wurde.

Funde aus den Alpen: Graubünden, Scalettapaß (leg. Meylan), Julierpaß, Bernina. Wallis, Val d'Hérens, Follatères. Hier fand ich sie gemeinsam mit *G. Ruebeliana* **mit Früchten**.

Im Herbar. Vindob. findet sich auch ein Exemplar „alpin sur les roches“ unter dem Namen *G. atropuinoso b. tessellata* Schaer.

Ferner ein Thallus zusammen mit *G. cylindrica* und als solche bestimmt, ebenfalls **c. ap. Pyrenäen**, Canigou, 2700 m, leg. Parrique, und einige Thallis aus **Kleinasien, Erdschias**, Coll. Zederbauer.

Alle diese Stücke beweisen den Artwert und die ziemliche Konstanz der Art. Die von der Mitte aus strahlig sich ausbreitenden runzligen Falten sind im Zentrum weißlich, höckerig und werden nach außen glätter und dunkler. So ist die Flechte gut von der oberseits gleichmäßig glatten *G. cinerascens* Arn. zu unterscheiden.

Die Apothezien werden bis 1,5 cm breit, sind ebenfalls deutlich gestielt, mit starkem Rand und flacher Scheibe, Gehäuse im Vergleich zu allen anderen Arten sehr hell, Sporen $14-18 \times 4,5-7,5 \mu$.

Auch diese Art scheint also eine ziemliche Verbreitung zu haben.

Es ist mir, am Schluß meiner vorläufigen Beiträge angelangt, eine angenehme Pflicht, den folgenden Herren, die mich durch Vermittlung von wertvollem Herbarmaterial unterstützten, meinen herzlichsten Dank zu sagen: Herrn Prof. Dr. R. Chodat, Direktor des Botanischen Instituts der Universität Genf, welcher das Herbar Boissier und Herb. Müller-Arg. gehört; Herrn Prof. Dr. A. Zahlbrückner in Wien, Herrn Prof. Dr. Linkola, Direktor des Botanischen Instituts der Universität Helsingfors. Vor allem danke ich auch meinem Freunde, Dozent Dr. G. Einar Durietz in Upsala für seine Anregungen.

Zitierte Literatur.

- Arnold, F., 1878: Lichenologische Ausflüge in Tirol. 19. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1878, p. 264, 266, 282, 285.
- Bitter G., 1899: Über maschenförmige Durchbrechungen... Botanische Untersuchungen, S. Schwendener dargebracht, Berlin 1899, p. 120 u. ff.
- Branth, 1888: — mit Deichmann u. Grönlund. Grönlands Lichen-Flora. Meddel. om Grönl., vol. III, 1888.

- D u R i e t z , 1924: Die Soredien und Isidien der Flechten. Svensk Bot. Tidskrift, 1924.
- 1925 a: Flechtensystematische Studien. VI. Zur Kenntnis der Verbreitung und Synonymik von *Gyrophora rugifera* (Nyl.) Th. Fr. Bot. Not. Lund 1925.
- 1925 b: Die europäischen Arten der *Gyrophora-Anthraccina*-Gruppe. Arkiv f. Bot., Stockholm 1925.
- E l e n k i n et S a v i c z , 1911: Trav. du Mus. Bot. de l'Acad. sc. St. Petersburg, 1911, p. 28—35.
- F r e y , E d., 1928: Flechten-Referate in Berichte Schweiz. Bot. Ges. 1928, p. 119 bis 121.
- 1929: Zwei lichenologische Entdeckungen: b. Gyrophoren mit mauerförmigen, braunen Sporen. Sitzungsber. der Bern. Bot. Ges. in Mitt. Naturf. Ges. Bern 1929.
- H a r m a n d , 1909: Lichens de France, Phylloides, Paris 1909, p. 683 u. ff.
- H u e , 1900: Lichenes extra-europaei. Nouv. Arch. Mus. Paris, 1900, p. 111—122.
- L i n d a u , 1899: Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gyrophora*. Botan. Untersuchungen, S. Schwendener dargebracht, Berlin 1899, p. 19—36.
- M i n k s , 1900: Analysis der Flechtengattung *Umbilicaria*. Mém. herb. Boissier, Genève, No. 22, 77 pp.
- N i e n b u r g , 1926: Anatomie der Flechten. VI. Band d. Handbuch der Pflanzenanatomie von Linsbauer. Berlin 1926.
- S c h a e r e r , 1923: *Umbilicariae helveticae*. Musée helv. d'hist. nat. Coll. p. N. Ch. Séringe, Berne 1923. Mit 14 kolorierten Tab., die in vorliegender Arbeit zitiert werden.
- Z a h l b r u c k n e r , 1926: Flechten in Engler-Prantl, die natürl. Pflanzenfamilien, Berlin 1926.
- 1927: Catalogus Lich. Universalis. Berlin 1927, Bd. IV
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Hedwigia](#)

Jahr/Year: 1929

Band/Volume: [69_1929](#)

Autor(en)/Author(s): Frey [Stauffer] Eduard

Artikel/Article: [Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik der Umbilicariaceen 219-252](#)