

VI.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen.

Von der hohen philosophischen Facultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin
gekrönte Preisschrift.

Von

M. Fünfstück,

Dr. phil.

(Hierzu Tafel III, IV und V.)

Nachdem durch die denkwürdige Arbeit Schwendener's: „die Algentypen der Flechtengonidien“, die Lichenen als complexe Gebilde erkannt wurden, beschäftigte sich die Forschung zunächst fast ausschliesslich mit der Frage nach den Beziehungen der Hyphen zu den Gonidien, während andere Fragen, deren Beantwortung ebenfalls durch Schwendener nahe gelegt wurde, zurücktraten. Erst in jüngster Zeit wurde die Lichenenforschung durch Stahl¹⁾ in ein neues Stadium übergeführt. Indem genannter Forscher die Bedeutung der Spermatien für die Entwicklungsgeschichte der Apothecien einer sorgfältigen Untersuchung unterzog, lenkte er durch seine überraschenden Ergebnisse das allgemeine Interesse jetzt dem Flechtenpilz zu. Nach jenen Untersuchungen kann wohl nicht mehr daran gezweifelt werden, dass die Spermatien, wenigstens für die *Colle-maceen*, als männliche Befruchtungsorgane zu betrachten sind, dass das Apothecium sonach das Product eines Sexualacts ist. Die Ergebnisse der Untersuchungen Stahl's gewinnen auch noch dadurch eine erhöhte Bedeutung, als durch sie die Uebereinstimmung der Fruchtentwicklung des Flechtenpilzes mit derjenigen von anderen *Ascomyceten*, bei denen sie bereits bekannt war, constatirt wurde.

Allein trotz weiterer sorgfältiger Untersuchungen ist es seither nicht gelungen, die von Stahl für die *Collemaceen* gewonnenen Resultate auch

¹⁾ Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, Heft I. Leipzig 1877.

für andere Spermogonien besitzende Flechten zu bestätigen; dagegen ist von Krabbe¹⁾ für verschiedene, Spermatien producirende Gattungen der rein vegetative Aufbau der Apothecien als sehr wahrscheinlich dargethan worden. Bei der ungeheuren Fülle und Mannigfaltigkeit des Materials, das das grosse Flechtenreich bietet, und bei den grossen Schwierigkeiten, die die Erforschung der Structur der ersten Fruchtanlage bietet, kann gegenüber den spärlichen Untersuchungen vorerst die Entscheidung der Frage nicht erwartet werden, ob die *Collemaceen* mit ihrem Entwicklungsgange vereinzelt dastehen, ob andere Gattungen mit ihnen übereinstimmen oder sich ihnen wenigstens anschliessen. Die Thatsache, dass eine ganze Reihe von Flechtengattungen überhaupt keine Spermogonien besitzt, legt allein schon die Vermuthung nahe, dass in Bezug auf Anlage und Aufbau des reproductiven Sprosses eine Uebereinstimmung mit den *Collemaceen* nicht zu erwarten sein wird, und in der That hat bereits Krabbe für die Gattung *Sphyridium* den Nachweis geliefert, dass dieselbe beim Aufbau ihres Fruchtkörpers einen wesentlich anderen Gang einschlägt, als die Gattung *Collema*.

In den nachstehenden Untersuchungen, die ich während des Sommers und Winters 1883/84 in dem Laboratorium des Herrn Prof. Dr. S. Schwendener zu Berlin ausgeführt habe, wird für weitere spermatienlose Flechtengattungen der Beweis geführt werden, dass dieselben in Bezug auf Anlage und Differenzirung des reproductiven Sprosses einerseits von *Collema* bedeutend abweichen, andererseits aber auch mit *Sphyridium* nicht vollkommen übereinstimmen.

Ehe ich zur Darstellung meiner Untersuchungen übergehe, entledige ich mich mit Freuden der angenehmen Pflicht, den Herren Prof. Eichler in Berlin, Prof. von Ahles in Stuttgart, Warnstorf in Neu-Ruppin, ganz besonders aber Herrn Arnold in München für die bereitwillige Ueberlassung von Material hiermit meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Peltigera, Ach.

Peltigera malacea, Ach.

Abgesehen von technischen Schwierigkeiten, kann wegen der langen Zeitdauer, die die Entwicklung einer Flechtenfrucht beansprucht, eine directe Beobachtung des Entwicklungsganges in ununterbrochener Continuität nicht vorgenommen werden, sondern ein Totalbild der Entwicklung kann nur aus zahlreichen Einzelfällen der verschiedenen Entwicklungsstadien construirt werden. Ich hatte Gelegenheit, während elf Monaten einen üppig vegetirenden Thallus von *Peltigera canina* im Freien bezüglich der Dauer der Fruchtentwicklung zu beobachten und

¹⁾ G. Krabbe, Morphologie u. Entwicklungsgeschichte der Cladoniaceen, Berichte d. deutsch. botan. Gesellschaft, erster Jahrgang, Heft II und: Entwicklung, Sprossung und Theilung einiger Flechtenapothecien, Inaug.-Dissert. Berlin 1882.

kann die interessante Thatsache constatiren, dass während dieses Zeitraumes trotz der günstigsten äusseren Bedingungen die Entwicklung der Frucht einen kaum bemerkbaren Fortschritt gemacht hat. Ende April 1883 war der ganze Thallusrand mit jugendlichen Fruchtanlagen von nahezu gleicher Ausbildung versehen, ungefähr dem in Tafel III Fig. 1 dargestellten Stadium entsprechend. Der Thallus wurde von da ab stetig sorgfältig beobachtet und Anfang April 1884 konnte als einziger Fortschritt in der Fruchtentwicklung nur festgestellt werden, dass die Fruchtanlagen an Volumen, die einzelnen Ascogone an Dicke um ein Geringes zugenommen hatten. Ein Flechtenapothecium braucht demnach von seiner ersten Anlage bis zur Hervorbringung der ersten reifen Sporen vielleicht einen Zeitraum von mehreren Jahren, was allein schon für Culturversuche sehr erschwerend sein würde, abgesehen davon, dass andere Schwierigkeiten künstliche Culturen zur Zeit unmöglich machen. Die Beobachtungen über die Zeitdauer der Entwicklung der Flechtenfrucht sind übrigens noch nicht abgeschlossen, und behalte ich mir weitere Mittheilungen über diesen Gegenstand für spätere Zeit vor.

Die Auswahl des Materials ist ganz besonders wichtig, und halte ich einige Bemerkungen darüber für nothwendig. Ich bediente mich für alle meine Untersuchungen frischen oder doch wenigstens nahezu frischen Materials, welchem Umstande ich zum nicht geringen Theil die Ergebnisse meiner Untersuchungen glaube verdanken zu müssen. Wenn auch in dieser Beziehung wohl nicht alle Flechten übereinstimmen, so steht doch soviel fest, dass die jugendlichen Fruchtanlagen fast aller Arten aus den Gattungen *Peltigera*, *Peltidea* und *Nephroma* in Bezug auf ihre Lebensfähigkeit äusserst empfindlich sind. Von der grossen Anzahl der jugendlichen Apothecien scheint deshalb nur ein sehr geringer Procentsatz zur vollständigen Ausbildung zu gelangen; die lange Zeitdauer, während welcher die Früchte in ihrem zarten jugendlichen Entwicklungsstadium verharren, lässt solches begreiflich erscheinen. Wenn auch der Thallus noch vollständig vegetationsfähig erscheint und äusserlich kein Merkmal irgend welcher bereits eingetretenen Desorganisation zeigt, so sind doch häufig schon die Thallusränder mit abgestorbenen Apothecienanlagen besetzt und es ist nicht immer leicht zu entscheiden, ob man es mit einer noch entwicklungsfähigen oder schon abgestorbenen Frucht zu thun hat. Die Entscheidung dieser Frage aber ist für das richtige Erkennen des Entwicklungsganges wichtig, denn abgesehen davon, dass nicht mehr lebensfähige Fruchtanlagen ungleich schwerer einen Einblick in die minutiösen Vorgänge ihres Aufbaues gestatten, kann die Untersuchung in solchen Fällen sehr leicht zu falschen Vorstellungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenfrucht führen.

Die angeführten Thatsachen scheinen mir demnach beim Studium des Aufbaues der ersten Fruchtanlage nach dieser Richtung hin grosse Vorsicht zu fordern.

Als Ausgangspunkt für meine Untersuchungen diene die allenthalben verbreitete und reichlich fructificirende *Peltigera malacea*. Auf Querschnitten durch den Thallusrand, unmittelbar unter der pseudoparenchymatischen Rindenschicht und etwa in gleicher Höhe mit der Gonidienschicht treffen wir als jüngste Fruchtanlage [Tafel IV, Fig. 1] eine Anzahl zusammenhängender, auffallend grosser, zartwandiger Zellen an. Aeusserlich sind solche Fruchtanlagen dem blossen Auge als winzige, schwach braun gefärbte Punkte am äussersten Thallusrand kaum noch erkennbar. Das Plasma dieser Zellen ist vollkommen homogen, durch Liegen im Wasser nimmt es aber bald ein körnig-schaumiges Aussehen an. Gegen Jod ist der reiche, stark lichtbrechende Inhalt dieser Zellen ziemlich resistent, er nimmt nur langsam eine schwach bräunliche Färbung an, während die Membran sich gelb färbt. Die einzelnen Zellen haben im Allgemeinen eine mehr oder weniger kugelige Gestalt, sie platten sich polyedrisch an einander ab, wenn die Production derselben eine sehr reichliche wird, in der Grösse aber sind sie erheblichen Schwankungen unterworfen. In der ersten Anlage sind die Zellen zu perlschnurartigen, unregelmässig hin- und hergewundenen Fäden vereinigt, erst in späteren Stadien [Tafel III, Fig. 1 und 2] tritt meist eine Auflösung jener Fäden in einzelne Theilglieder ein, die einfach dadurch zu Stande kommt, dass die einzelnen Zellen in Folge ihrer Turgescenz an ihren Scheidewänden eine derartige Abrundung gegen einander erfahren, dass schliesslich eine Loslösung eintritt. Tafel III, Fig. 1 stellt von *Peltigera canina* ein Entwicklungsstadium eines jugendlichen, reproductiven Sprosses dar, wo die Abtrennung solcher Zellen bereits in zahlreichen Fällen eingetreten ist. Dieser Erscheinung ist es wohl zuzuschreiben, dass Tulasne¹⁾ die Apothecien, die sich in dem beschriebenen Entwicklungsstadium befanden, für Spermogonien, die losgelösten Zellen für abgeschnürte Spermatien hielt. Lindsay²⁾ und Nylander bezeichnen solche Fruchtanlagen als Pycniden. Lindsay sagt darüber p. 173 wörtlich: „Spermogones containing spermatia, — that is, spermatia having the usual characters, — do not occur in *Peltigera*; but there are sometimes found marginal tubercles, resembling the spermogones of *Nephromium*, containing sporoid corpuscles. The latter are regarded as spermatia by Tulasne; and as stylospores by Nylander, with whom J concur.“ Aus dem angeführten Citate geht

¹⁾ Tulasne: Mémoire sur les Lichens, Ann. d. sc. nat., III sér., T. XVII p. 200 u. 201.

²⁾ Lindsay: On the spermogones and pycnides etc. Transactions of the Royal Society of Edingburgh, Vol. XXII, Part. I, p. 173.

also hervor, dass die genannten Forscher mit den verschiedenen Namen ein und dieselben Gebilde bezeichnen. Ebensowenig wie Tulasne haben Lindsay und Nylander ausser diesen Gebilden wirkliche Spermastien, wie sie sonst bei Flechten vorkommen, auffinden können. Trotz der sorgfältigsten Untersuchung des besten Materials ist es mir niemals gelungen, das Vorhandensein von echten Spermogonien constatiren zu können, und ich glaube die Behauptung aufstellen zu dürfen, dass die Gattungen *Peltigera* und *Peltidea* thatsächlich spermognienlos sind. Sollten aber dennoch Spermogonien vorhanden sein, so sind sie sicherlich so selten, dass ihnen für die Entwicklungsgeschichte der Flechtenfrucht keinerlei Bedeutung beigemessen werden kann.

Kehren wir jetzt zur Betrachtung des Aufbaues der jungen Fruchanlage zurück. An nicht allzu dünnen Querschnitten hält es nach sorgfältiger Entfernung der Luft mit der Luftpumpe nicht schwer, über die erste Anlage der Frucht und deren Weiterentwicklung in's Klare zu kommen. Jene unregelmässig gewundenen, rosenkranzartigen Fäden [Tafel V, Fig. 1—7], die wir übereinstimmend mit der bisher üblichen Bezeichnungsweise Ascogone nennen wollen, sind weiter nichts als Aeste von sonst in keiner Weise ausgezeichneten vegetativen Hyphen. Die Umwandlung einer gewöhnlichen Thallushyphe in ein Ascogon ist eine ganz allmälige, die einzelnen Zellen nehmen an Grösse und Veränderung des Inhalts stetig zu, so dass die Zelle nicht genau bezeichnet werden kann, von wo ab eine vegetative Hyphe zum Ascogon geworden ist. Ein auf Tafel V, Fig. 1 abgebildetes Ascogon zeigt diesen allmäligen Uebergang ganz besonders deutlich. Mitunter tritt auch eine Rückbildung des Ascogons in der Art ein, dass dasselbe allmälig wieder zu einer vegetativen Hyphe auswächst [Tafel V, Fig. 2 u. 3]. Die Bildung von Ascogonen scheint gleichzeitig oder doch wenigstens nahezu gleichzeitig von verschiedenen Hyphen unterhalb der die Fruchtschicht bedeckenden Rinde auszugehen; es ist mir wenigstens niemals gelungen, ein Ascogon als das erste bezeichnen zu können, immer waren deren bereits mehrere und zwar an verschiedenen Stellen vorhanden. Es scheint demnach jeder Hyphenzweig der hier in Betracht kommenden reproductiven Sphäre die Fähigkeit zu besitzen, zu einem Ascogon werden zu können, welche Ansicht auch Krabbe¹⁾ für *Sphyridium carneum* betreffs der Bildung der Schlauchfasern gewonnen hat. Die Ascogone zeigen einstweilen keine Sprossungen und niemals Anastomosen; durch Spitzenwachsthum gewinnen sie an Ausdehnung, während die einzelnen Ascogonzellen durch intercalares Wachsthum an Volumen beträchtlich zunehmen. Die ganze

¹⁾ l. c., p. 9.

Fruchtanlage vergrössert sich namentlich durch peripherische Neubildung von Ascogonen sehr erheblich.

Gleichen Schritt mit der Vergrösserung der jugendlichen Fruchtanlage durch fortwährende Neubildung von Ascogonen hält derjenige Theil der Rindenschicht, der den reproductiven Spross bedeckt. Sobald die ersten Ascogone zur Ausbildung gelangt sind, beginnt ein lebhaftes Wachsthum namentlich jener Parteen der Rindenschicht, die an die Ascogone angrenzen. Das Wachsthum ist zunächst über dem Centrum der Fruchtanlage am intensivsten; je jünger die neugebildeten Rindenfasern sind, desto kleinzelliger sind sie, und weil immer diejenigen Rindenfasern die jüngsten sind, die an die Ascogonzellen angrenzen, so können deshalb das Rindenfaser- und das Ascogon-Gewebe als zwei von Anfang an streng gesonderte Gewebe leicht erkannt werden. Die Bildung dieser Gewebe beansprucht verhältnissmässig lange Zeit, was schon Eingangs hervorgehoben wurde. Nach dem äusseren Thallusrande zu verflechten sich die vegetativen Hyphen zu einem ungemein dichten Gewebe, so dass man den Eindruck gewinnt, als solle dadurch und durch die Verdickung der Rinde die zarte jugendliche Fruchtanlage während dieser langen Bildungsperiode vor schädlichen äusseren Einflüssen geschützt werden [Tafel III, Fig. 1]. Während der Dauer dieses ganzen Entwicklungsstadiums zeigen ausser den angeführten Veränderungen weder die in Betracht kommende Rindenschicht noch das Ascogongewebe bemerkenswerthe Erscheinungen.

Hat die Bildung von Ascogonen ihr Ende und somit die Anlage bereits bedeutende Dimensionen erreicht, so beginnt eine neue Entwicklungsperiode. Der Eintritt in diese zweite Periode der Apotheciumbildung geschieht sehr unvermittelt; die jetzt eintretenden Veränderungen und Neubildungen vollziehen sich im Gegensatz zu den bisher beobachteten Erscheinungen sehr rasch, deshalb ist die genaue Verfolgung des Bildungsganges eine sehr schwierige. Zunächst findet in der unteren Region der die Fruchtanlage bedeckenden Rinde, die wir der Kürze halber als „apotheciale Rindenschicht“ bezeichnen wollen, die Bildung der ersten Paraphysen statt. Ungefähr im Centrum der inneren Hälfte der apothecialen Rindenschicht zeigt jetzt ein Complex jugendlicher Rindenfasern zarte Sprossungen, eine zur Oberfläche senkrechte Längsstreckung verleiht diesen Sprossungen das typische Gepräge der Paraphysen. Diese Längsstreckung geht sehr rasch vor sich; deswegen ist es schwierig, Bilder, wie das in Fig. 3 Tafel IV dargestellte, zu erhalten. Die Paraphysenbildung ist eine ungemein lebhafte, es betheiligt sich an derselben bald die gesammte, ungefähr im gleichen Niveau mit der ersten Bildungsstätte liegende apotheciale Rindenschicht. Zwischen die schon vorhandenen Paraphysen werden neue eingeschoben, indess tritt

diese intercalare Bildungsweise gegenüber dem marginalen Wachstum der Paraphysenschicht ganz und gar zurück. Die Paraphysen sind in der unteren Hälfte meistens reichlich verzweigt und mehrfach gegliedert [Tafel IV, Fig. 4—8], was leicht constatirt werden kann, wenn man durch vorsichtigen Druck nicht allzu jugendliche Paraphysen isolirt. Vollständig ausgebildete, ältere Paraphysen [Tafel IV Fig. 9] auf diese Weise unverletzt der Beobachtung zugänglich zu machen, gelingt sehr selten, denn sie sind sowohl mit den Köpfen als auch in den unteren Partien fest mit einander verklebt, so dass sie fast immer in der Mitte reissen. Im jugendlichen Zustande führen die Paraphysen einen reichlichen, homogenen, stark lichtbrechenden Inhalt; erst bei ihrer vollkommenen Ausbildung nimmt derselbe ein feinkörniges Aussehen an.

Wir kommen jetzt zum wichtigsten Punkte unserer Darstellung. — Wenn die Paraphysenbildung ungefähr eine Ausdehnung über die ganze apotheciale Rindenschicht erreicht hat [Tafel III, Fig. 2], so zeigen, wiederum vom Centrum ausgehend und nach der Peripherie hin fortschreitend, die einzelnen Ascogonzellen Sprossungen; diese Sprossungen bilden in ihrer Gesamtheit das ascogene Hyphengewebe. Ich habe lange vergeblich nach der Anlage der ersten Schlauchfasern gesucht; die Differenzirung der Ascogone und der dabei eintretende Desorganisationsprocess der letzteren nimmt einen so ungemein raschen Verlauf, dass schon allein dadurch der Beobachtung grosse Schwierigkeiten bereitet werden. Ausserdem ist gerade *Peltigera malacea* weniger geeignet, in die Vorgänge, die sich bei der ersten Anlage des Schlauchfasergewebes abspielen, einen Einblick zu gewähren; wir werden später bei *Peltigera canina* viel leichter zum Ziele kommen. Ausstülpungen und kleine Höcker an den einzelnen Ascogonzellen, die sich bald schlauch- und keulenförmig verlängern, bilden die erste Anlage zu ascogenen Fäden; durch Querwände werden sie an der Ursprungsstelle vom Ascogon abgegliedert, sobald sie eine gewisse Länge erreicht haben. In dem gleichen Maasse, in dem diese Sprossungen entstehen und sich weiter entwickeln, tritt ein Desorganisationsprocess der Ascogone ein: das Plasma derselben wird bei der Bildung der Schlauchfasern rasch aufgebraucht, die einzelnen Ascogonzellen schrumpfen ein und in kurzer Zeit sind in der ganzen Fruchtanlage nirgends mehr Ascogone aufzufinden; nur die gelblichen, zusammengefalteten Membranen sind noch als deren Ueberreste zu erkennen, bald aber auch diese nicht mehr, wegen ihrer hohen Quellbarkeit und der Dichtigkeit des Schlauchfasergewebes. Die ascogenen Hyphen zeigen nämlich ein ungemein lebhaftes Wachstum und bilden sehr bald ein so dichtes Gewebe, dass ihre Weiterentwicklung ohne Zuhilfenahme von chemischen Reagentien nicht mehr verfolgt werden kann. — Nach vorsichtiger Behandlung mit Kali und Jod, wodurch das

Gewebe nur gelockert wird, ohne dass eine wesentliche Veränderung desselben eintritt, kann ein Einblick in die genaueren anatomischen Verhältnisse des fraglichen Fasergewebes gewonnen werden. Es zeigt sich, dass dasselbe aus Hyphen besteht, die in Bezug auf ihre Gestalt die grössten Verschiedenheiten aufweisen. Ich fand sie, abweichend von früheren Angaben über heteromere Flechten, durch Querwände gegliedert. Breite und Länge der einzelnen Glieder ist sehr verschieden; während eine Zelle sehr langgestreckt und annähernd den Character einer vegetativen Hyphe trägt, ist eine andere wieder kurz und blasig angeschwollen und zeigt nach verschiedenen Richtungen hin Ausbuchtungen. Im Allgemeinen sind die einzelnen Fasern reichlich verzweigt, doch trifft man auch häufig auf beträchtliche Strecken hin unverzweigte Schlauchfasern. Ihr Inhalt ist homogen, dem Plasma der ursprünglichen Ascogone gleich; durch Liegen im Wasser wird er sehr bald feinkörnig, Nach Behandlung mit Jod zeigen, selbst nach dem Auftreten der Asci, die Membranen die sonst für die Schlauchfasern charakteristische Blaufärbung nicht, während das Plasma braun gefärbt wird. Beide Gewebe, das schlauchbildende und das paraphysenbildende, halten, nachdem sie eine gleiche Ausdehnung erlangt haben, im Wachstum mit einander gleichen Schritt; daher können, sobald ein gewisses Stadium der Entwicklung erreicht ist, unterhalb der ganzen Breite der Paraphysenschicht die Schlauchfasern nachgewiesen werden. Einzelne Hyphen beider Gewebe schieben sich zwischen einander, bleiben aber streng geschieden. —

Zwischen der ersten Entstehung des ascogenen Fasergewebes und der vollständigen Ausbildung desselben scheint wiederum ein grosser Zeitraum zu liegen, was schon aus dem sehr späten Auftreten der ersten Schläuche geschlossen werden muss; doch bin ich nicht in der Lage, darüber positive Angaben machen zu können, weil meine Beobachtungen nach dieser Richtung noch zu lückenhaft sind. —

Wenn endlich der Process der Bildung des Schlauchfasergewebes im Centrum der Frucht zu Ende geführt ist, so beginnt das letzte Stadium im Aufbau der Flechtenfrucht: die Bildung der Asci mit den Sporen. In der Mitte der Schlauchfaserschicht entstehen in der bekannten Weise die ersten Asci als Aussackungen der ascogenen Hyphen, von denen sie durch Querwände getrennt werden, sobald sie einen gewissen Grad der Ausbildung erreicht haben [Tafel IV, Fig. 12].¹⁾ Die Bildung der Asci erstreckt sich sehr rasch, vom Centrum nach der Peripherie fortschreitend,

¹⁾ Fig. 12 stellt zwar die entsprechenden Verhältnisse von *Peltigera canina* dar, die Figur kann aber im vorliegenden Fall für *Peltigera malacea* substituiert werden, da alle Arten der Gattungen *Peltigera* und *Peltidea* im fraglichen Entwicklungsgange übereinstimmen.

über die ganze Lamina; zwischen die schon vorhandenen Schläuche schieben sich immer neue ein, weswegen die Paraphysen gegenüber den Schläuchen in den Hintergrund treten.

Ehe wir zu den Schlussfolgerungen aus den gemachten Beobachtungen übergehen, seien noch kurz einige interessante Wachsthumsvorgänge erwähnt, die sich während der Ausbildung des Schlauchfasergewebes in der apothecialen Rindenschicht abspielen. An der Bildung der Paraphysen sind nur diejenigen Parteen der apothecialen Rinde direct betheiligt, die dem Ascogongewebe zunächst liegen. Durch das lebhafte Wachsthum der Paraphysenschicht und der paraphysenproducirenden Rindenfasern, gegen welches das der äusseren Hälfte der Rindenschicht zurücksteht, wird eine Spannung hervorgerufen, durch welche allmählig die Paraphysenschicht convex nach innen gewölbt wird [Tafel III, Fig. 2]. Im weiteren Verlaufe dieser Wachsthumsvorgänge wird die nicht paraphysenproducirende, passiv gespannte apotheciale Rinde von der Paraphysenschicht abgehoben; es entsteht so über den Paraphysen zunächst ein Hohlraum, in welchen hinein noch eine Zeit lang einzelne Fasern der abgehobenen Rinde weiter wachsen. Zwischen den Paraphysen befinden sich einzelne abgerissene Fasern der abgehobenen Rinde, die sich ebenfalls noch einige Zeit weiter entwickeln. Fig. 11 Tafel IV veranschaulicht diese Verhältnisse; aus praktischen Gründen ist nur ein Streifen aus der Mitte eines Querschnittes dargestellt. Mit der weiteren Vergrösserung der Frucht wird die Nahrungszufuhr für die abgehobene Rinde stetig schwieriger; die letztere stirbt deshalb langsam ab, und da sie der immer mehr wachsenden Spannung endlich nicht mehr widerstehen kann, so reisst sie und bildet das Excipulum thallodes der Lichenologen. Demnach ist hier, wie auch bei allen anderen Arten der Gattungen *Peltigera* und *Peltidea*, wo dieselben Vorgänge stattfinden, das Apothecium anfänglich angiocarp, erst durch secundäre Wachsthumerscheinungen wird es gymnocarp. —

Nachdem wir den Aufbau der Frucht von *Peltigera malacea* von der ersten Anlage an bis zur Hervorbringung der Asei Schritt für Schritt genau verfolgt haben, sei es gestattet, die dabei gewonnenen Ergebnisse zu denen anderer Flechten und Ascomyceten von bekannter Fruchtentwicklung in Beziehung zu setzen. — Nach Stahl's Untersuchungen sind bei den *Collemaceen* wohl entwickelte, physiologisch wirksame Geschlechtsorgane vorhanden, und wegen der scharf ausgeprägten Sexualität betrachtet genannter Forscher die am höchsten differenzirten *Collemaceen* als das erste Glied in der grossen Formenreihe. Andererseits weist Krabbe¹⁾ bei *Sphyridium*, *Cladonia* etc. den asexuellen Aufbau des

¹⁾ G. Krabbe, l. c. p. 4 ff.

Fruchtkörpers nach, er stellt diese Flechten mit den sclerotienbildenden *Pezizen* auf eine Stufe. Demnach stehen diese spermatienlosen Flechten als am wenigsten differenzirt bezüglich ihrer Fruchtentwicklung auf der niedrigsten Stufe; mit den Ascogonen sind bei ihnen die letzten Rudimente der Geschlechtsorgane geschwunden. Zwischen *Collema* und *Sphyridium* besteht also eine grosse Kluft, zu deren Ausfüllung die noch spärlichen Forschungen auf diesem grossen Gebiete erst sehr wenig Material geliefert haben. — Sehen wir nun zu, wo sich *Peltigera* zwischen die vorhandenen, weit von einander abstehenden Endglieder einreihen lässt. Das Fehlen der Spermatien bei unserer Flechte legte von vornherein die Vermuthung nahe, dass eine Uebereinstimmung des Entwicklungsganges mit den *Collemaceen* nicht zu erwarten sein werde. Unsere Beobachtungen zeigen auch in der That, dass dem Aufbau des Apotheciums von *Peltigera malacea* keinerlei Geschlechtsact zu Grunde liegt. Aus gewöhnlichen Thallushyphen entwickeln sich auf rein vegetativem Wege die Ascogone. Einer Befruchtung derselben von aussen widerspricht, abgesehen davon, dass wir niemals etwas derartiges beobachtet haben, der anatomische Bau der ganzen Fruchtanlage; von dichtem Hyphengewebe rings umschlossen zeigen die Ascogone nirgends eine Verbindung nach aussen. Es ist also nur die Möglichkeit eines Befruchtungsactes im Innern der Anlage in Betracht zu ziehen. Aber auch hier finden wir im ganzen Verlaufe der Entwicklung nicht die leiseste Andeutung eines Befruchtungsvorganges: ausser den Ascogonen sind in dem jugendlichen Apothecium keine Gebilde vorhanden, denen eine männliche Function beigemessen werden könnte, und niemals konnte an einem Ascogon irgend welche Copulation beobachtet werden. Die Differenzirung der Ascogone tritt ohne erkennbare äussere Veranlassung ein; die Asci, das Produkt der Weiterentwicklung der Ascogone, gelangen auf rein vegetativem Wege zur Ausbildung. Sodann ist jene charakteristische schraubige Einrollung der *Collema*-Ascogone bei *Peltigera* nicht vorhanden; hier sind die Ascogone nur unregelmässig hin- und hergebogen. In anderen wesentlichen Punkten dagegen stimmt der Entwicklungsgang beider Gattungen überein; so greift z. B. die strenge Sonderung des paraphysenbildenden vom schlauchbildenden Gewebe in beiden Fällen bis in die erste Anlage zurück; ferner sind von dem Augenblick an, wo das *Peltigera*-Ascogon zu Neubildungen übergeht, keinerlei wesentliche Abweichungen von der Differenzirung des befruchteten weiblichen Organs von *Collema* zu constatiren.

Nach der Vorstellung de Bary's stellen die *Ascomyceten* eine einheitliche Reihe dar, die mit sexuell functionirenden Typen beginnt und unter allmähligem Aufgeben der Sexualität mit vollständig apogamen

Formen endigt. Uebertragen wir diese Auffassung speciell auch auf die Lichenen, so würde vorläufig die Gattung *Collema*, wie schon erwähnt, mit ihrer deutlich ausgeprägten Sexualität als erstes Glied in einer einheitlich gedachten Reihe anzusprechen sein. Verfolgen wir diese Reihe weiter nach abwärts, so gelangen wir zunächst zu *Peltigera*. Bei *Peltigera* kommen die männlichen Sexualorgane schon nicht mehr zur Ausbildung; sie haben, weil sie functionslos geworden; nach und nach eine Rückbildung erfahren und sind so vom vegetativen Flechtenkörper nicht mehr zu unterscheiden. Die weiblichen Organe sind dagegen noch vorhanden, aber sie sind schon als rudimentäre Gebilde anzusehen, denn an ihnen gelangt ein Empfängnißorgan, wie die Trichogyne von *Collema*, bereits nicht mehr zur Ausbildung; sie haben nur noch die jetzt parthenogenetische Sporenerzeugung beibehalten. *Sphyridium*, *Cladonia* etc. sind endlich in der Rückbildung ihrer Sexualorgane am weitesten gegangen, sie sind deswegen bis jetzt als die Endglieder der Entwicklungsreihe zu betrachten. Bei ihnen sind sowohl die männlichen wie die weiblichen Geschlechtsorgane geschwunden; aus einem vollständig homogenen Gewebe wird direct der Fruchtkörper gebildet.¹⁾

Ungefähr dieselbe Stellung, die *Podosphaera* in der Ascomycetenreihe einnimmt, nimmt *Peltigera* unter den Lichenen ein. Ob diese Flechtengattung aber näher an *Collema* oder näher an *Sphyridium* zu stellen ist, kann bei unserer geringen Kenntniss an dem Gebiete der Forschung noch nicht entschieden werden; denn dass die Lichenen eine continuirliche Reihe bilden oder doch einst gebildet haben, ist gegenwärtig eben nichts mehr als eine blosse Vorstellung.

Durch das Vorhandensein der mehrzelligen Trichogyne als Fortsatz des Ascogons weicht *Collema* am meisten von allen bis jetzt entwicklungsgeschichtlich näher untersuchten Schlauchpilzen ab. Sollten indess die neuesten Beobachtungen von Fisch²⁾ an *Polystigma* Bestätigung finden, so wäre damit in einem weiteren Punkte die Uebereinstimmung der Flechten mit den Ascomyceten aufgefunden. Nach neueren Untersuchungen von Brefeld³⁾ und Van Tieghem⁴⁾ ist bei manchen *Ascomyceten* in der ersten Fruchtanlage eine Sonderung des Schlauchfasersystems vom paraphysenproducirenden nicht vorhanden, sondern die Differenzirung

¹⁾ G. Krabbe, l. c. p. 14.

²⁾ C. Fisch: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Ascomyceten. Botan. Ztg. 1882 p. 851 ff.

³⁾ O. Brefeld: Entwicklungsgeschichte der Basidiomyceten. Botan. Ztg. 1876 p. 57 ff.

⁴⁾ Van Tieghem: Neue Beobachtungen über die Fruchtentwicklung und die vermeintliche Sexualität der Basidiomyceten und Ascomyceten. Botan. Ztg. 1876 p. 166 ff.

beider Systeme tritt erst im Verlaufe der weiteren Fruchtentwicklung ohne Mitwirkung eines Sexualacts ein. Wie bereits angeführt, hat Krabbe bei *Sphyridium* etc. für die Lichenen den analogen Typus der Sporenfruchtentwicklung aufgefunden.

Angesichts dieser Thatsachen ist nicht daran zu zweifeln, dass die Uebereinstimmung beider Pflanzengruppen im Aufbau des reproductiven Sprosses immer mehr dargethan wird, je genauer und umfangreicher die Untersuchungen sich nach dieser Richtung hin gestalten.

Andere Arten der Gattung *Peltigera*.

Soweit meine Beobachtungen reichen, stimmen alle übrigen Arten der Gattung *Peltigera* in den wesentlichen Punkten ihrer Fruchtentwicklung mit *Peltigera malacea* so sehr überein, dass das für letztere Species Gesagte mit ganz nebensächlichen Modificationen auch für die übrigen Arten der Gattung Geltung hat. Wenn ich trotzdem einige Punkte in der Entwicklungsgeschichte anderer, von mir näher untersuchter Arten bespreche, so geschieht es lediglich zum Zwecke der Vervollständigung der an *Peltigera malacea* gemachten Beobachtungen. —

Wie an anderer Stelle bereits gelegentlich erwähnt wurde, lässt sich an *Peltigera canina* die Differenzirung der Ascogone am leichtesten verfolgen, weil dieselbe hier einen weniger rapiden Verlauf nimmt und die einzelnen Ascogone und Ascogonzellen an Grösse die gleichen Gebilde anderer Arten beträchtlich übertreffen. Wir sind im Stande, an *Peltigera canina* und auch an der mit ihr auf das Genaueste übereinstimmenden *Peltigera rufescens* schon die erste Andeutung von Sprossungen der Ascogonzellen beobachten zu können. Tafel V, Fig. 8—17 stellen Ascogone und Ascogonzellen von *Peltigera canina* in den verschiedenen Entwicklungsstadien dar. Eine einzelne höckerartige Ausstülpung einer beliebigen Ascogonzelle [Fig. 8] bildet die Einleitung zur Bildung des ascogenen Fasersystems. In Fig. 9 und 15 zeigen einzelne Zellen bereits mehrere solche Ausstülpungen, und in Fig. 17 hat eine Sprossung [s] durch Gliederung und Verzweigung bereits einen vorgeschrittenen Grad der Ausbildung erlangt, während die Ascogonzelle [A] durch Ausstülpungen neue Sprossungen andeutet. Erst wenn die Sprossungen eine gewisse Grösse erlangt haben, werden sie von der Mutterzelle durch Querwände abgegrenzt [Fig 13]. Die Grösse der verschiedenen Ascogonzellen ist bei *Peltigera canina* und *P. rufescens* im Allgemeinen noch weit grösseren Schwankungen unterworfen, als bei *P. malacea*, so dass daran bei einiger Uebung an einem geeigneten Präparat die Species erkannt werden kann. *P. polydactyla* scheint betreffs der Grösse der Ascogonzellen gegen die übrigen Arten zurückzustehen und mit *P. horizontalis* eine gleichmässige Grösse dieser Zellen gemein zu haben.

Die Paraphysenbildung scheint nicht bei allen Arten genau zur selben Zeit einzutreten; denn während man bei *Peltigera canina*, *rufescens* und *malacea* noch das Vorhandensein der Ascogone unter der Paraphysenschicht leicht constatiren kann, gelingt dies bei *P. horizontalis* sehr selten. Die Paraphysenbildung scheint demnach im ersteren Falle früher, im letzteren später eingeleitet zu werden. Die Anlage des paraphysenbildenden sowohl, wie des schlauchbildenden Fasersystems ist bei allen Arten ebenfalls eine streng localisirte; die scharfe Trennung beider Gewebe kann in allen Fällen bis auf die erste Entstehung zurück genau verfolgt werden. Was bei *Peltigera malacea* über die erste Entstehung und Weiterentwicklung der Paraphysen und über die dabei später eintretenden Wachstumserscheinungen gesagt wurde, lässt sich ohne jedwede Modification auf die übrigen Arten übertragen.

Die gleichen Gründe, die bei *Peltigera malacea* gegen einen Sexualact geltend gemacht werden konnten, sind auch bei den übrigen genannten Arten wieder anzuführen; trotz der sorgfältigsten Untersuchung konnten in keinem Falle Spermogonien aufgefunden werden, nirgends ist sonst auch nur die Andeutung eines männlichen Sexualapparates vorhanden. In vollständiger UeberEinstimmung mit *P. malacea* stellt sich demnach auch bei den übrigen Arten der Gattung *Peltigera* der Entwicklungsgang der Frucht als ein rein vegetativer dar.

Peltidea, [Ach.] Nyl.

Peltidea aphthosa et venosa.

Die beiden Arten der Gattung *Peltidea* befolgen beim Aufbau der Frucht einen übereinstimmenden Entwicklungsgang; nirgends treffen wir auf eine Erscheinung, die als ein charakteristisches Unterscheidungsmerkmal dienen könnte.

Während wir bei der Gattung *Peltigera* die ersten Fruchtanlagen ausnahmslos am Thallusrande seitlich von der Gonidienschicht zu suchen hatten, finden wir bei *Peltidea* die jugendlichen Apotheciumanlagen stets unmittelbar unterhalb der Gonidienschicht in geringer Entfernung vom Thallusrande. Wiederum sehen wir einen Complex von Faserenden durch bedeutende Anschwellung und allmähliche Umwandlung ihres Inhaltes den Character jener Gebilde annehmen, die wir übereinstimmend mit anderen Beobachtern bei *Peltigera* als Ascogone bezeichnet haben. Ohne erkennbare Ursache tritt auch bei der Gattung *Peltidea* die Ascogonbildung ein. Die junge Anlage besteht zunächst wiederum aus zahlreichen Ascogonen, die geringere Grösse derselben ist das einzige Unterscheidungsmerkmal von den analogen Organen der Gattung *Peltigera*. Auf rein vegetativem Wege entsteht aus dem Ascogongewebe das Schlauchfasersystem; alle Erscheinungen, die wir von

der Entstehung der ersten Ascogone an bis zur Hervorbringung der Asci bei *Peltigera* beobachteten, kehren beim Aufbau des reproductiven Sprosses von *Peltidea* wieder. — Durch das lebhaft centrifugale Wachstum des Ascogongewebes und später der Schlauchfasern einerseits, und durch die rasche Ausdehnung der apothecialen Rindenschicht und der Paraphysen andererseits wird die beide Gewebesysteme trennende Gonidienschicht auseinander gezogen; der Contact der einzelnen Gonidien wird durch sich zwischen dieselben schiebenden Faserenden aufgehoben und später sind über die ganze Breite des Hymeniums verstreut diese Gonidien nur noch als vereinzelte, matt gelbgrün gefärbte Kügelchen zu erkennen. Gerade der Umstand, dass die Bildung der Ascogone unterhalb der Gonidienschicht stattfindet, lässt sowohl bei *Peltidea aphthosa* als auch bei *Peltidea venosa* die Sonderung des schlauchbildenden vom paraphysenbildenden Gewebe besonders scharf hervortreten.

Schon ohne chemische Reagentien ist unterhalb der paraphysenproducirenden Rindenschicht das Schlauchfasergewebe an dem stärkeren Lichtbrechungsvermögen seines Inhalts zu erkennen. Nach einer Behandlung mit Jod kann dasselbe noch genauer als bei *Peltigera* verfolgt werden, denn der homogene plasmatische Inhalt färbt sich stark dunkelbraun und hebt sich so von der Umgebung scharf ab. In späteren Stadien wird übrigens diese Jodreaction in dem Maasse undeutlicher, in welchem das Plasma der ascogenen Hyphen beim Aufbau der Asci verbraucht wird. Fig. 2, Tafel IV, stellt *Peltidea aphthosa* mit jugendlichen Schlauchfasern dar. Das Präparat wurde nach der Einwirkung einer schwachen Jodlösung gezeichnet; b sind die dunkelbraun gefärbten ascogenen Hyphen, einzelne Aeste derselben schieben sich zwischen die paraphysenbildende Rinde; a, c sind gewöhnliche Thallushyphen. Der Deutlichkeit halber sind die einzelnen abgestorbenen Gonidien nicht mitgezeichnet. Die Membranen der Schlauchfasern färben sich bei *Peltidea* ebensowenig, wie bei *Peltigera* mit Jod blau, auch dann nicht, wenn die Ascusbildung bereits begonnen hat.

Die Entstehung und weitere Ausbildung der Paraphysen stimmt ebenso wie die Entstehung und Differenzirung der Ascogone vollkommen mit derjenigen von *Peltigera* überein; das dort Gesagte kann ohne Weiteres auf *Peltidea* übertragen werden.

Abgesehen vom Orte der Entstehung der ersten Fruchtanlage, welchem Umstande höchstens ein systematischer Werth zugesprochen werden kann, stimmt, wie wir gesehen haben, die Gattung *Peltidea* mit *Peltigera* in allen Punkten, die bei der Frage nach der Entstehung und Weiterentwicklung der Frucht in Betracht gezogen werden müssen, überein. Ebensowenig wie dort sind hier Erscheinungen aufzufinden, die den asexuellen Aufbau der Frucht zweifelhaft erscheinen liessen; vielmehr

erheben alle Beobachtungen den rein vegetativen Verlauf der Apotheciumbildung auf den höchsten Grad der Wahrscheinlichkeit.

Nephroma, Ach.

Nephroma tomentosum et laevigatum.

Die Entwicklungsgeschichte der Sporenfrucht der Gattung *Nephroma* weicht in wesentlichen Punkten von derjenigen der beiden bis jetzt abgehandelten Gattungen ab; eine Thatsache, die schon deswegen bemerkenswerth ist, weil wir in allen guten Flechtensystemen die drei Gattungen nebeneinander gestellt finden, was auch vom systematischen Standpunkt aus betrachtet wohlbegründet erscheint. Wie unsere Untersuchungen darthun werden, zeigen die habituell so ähnlichen Gattungen im Entwicklungsgange ihrer Frucht so grosse Verschiedenheiten, dass sie im System vielleicht weit auseinander zu stehen kämen, wollte man der Entwicklungsgeschichte in dieser Beziehung einen maassgebenden Einfluss einräumen.

Ehe ich zur Darstellung der Anlage und des Aufbaues der Apothecien der Gattung *Nephroma* übergehe, glaube ich die in der Litteratur bestehende Unsicherheit über die Spermogonienfrage bei dieser Gattung einer kurzen Erörterung unterziehen zu müssen. Sowohl bei *Nephroma tomentosum* als auch bei *Nephroma laevigatum* fanden sich an jedem von mir genauer untersuchten Material Spermogonien, entgegen den Beobachtungen von Lindsay,¹⁾ der sie bei *Nephroma tomentosum* an europäischem Material niemals, an aussereuropäischem Material sehr selten gefunden hat. Den Angaben in systematischen Werken über diesen Gegenstand kann keine Bedeutung beigemessen werden, weil sie sich wohl zumeist auf die Beobachtungen Lindsay's stützen. Wie sich aus späteren Betrachtungen ergeben wird, scheint mir indessen die Thatsache bemerkenswerth zu sein, dass ich niemals vollkommen ausgebildete Spermogonien habe auffinden können, obwohl ich gerade diesem Punkte grosse Aufmerksamkeit geschenkt und eine grosse Anzahl Spermogonien darauf hin sorgfältig geprüft habe; bei *Nephroma tomentosum* wie bei *Nephroma laevigatum* scheint die Entwicklung der Spermogonien selten zum Abschluss zu gelangen. —

Unter einer dicken, interstitienlosen Rindenschicht bilden am Thallusrande eine Anzahl grosser, zartwandiger Zellen die erste Apotheciumanlage bei der Gattung *Nephroma* [Tafel III, Fig. 3]. Diese kugeligen Zellen sind zu perlchnurartigen, unregelmässig gewundenen Fäden vereinigt, führen ein reichliches, homogenes, stark lichtbrechendes Plasma, und da diese Gebilde in all'

¹⁾ Lindsay, l. c. p. 172.

ihren Eigenschaften mit den Ascogonen von *Peltigera* und *Peltidea* übereinstimmend erscheinen, so glauben wir auch sie als solche anzusprechen zu müssen. — Gleichzeitig an verschiedenen Stellen unterhalb der Rinde gehen gewöhnliche Thallushyphen allmählig in Ascogone über. Verfolgen wir eine Hyphe, deren Endzellen bereits deutlich zu Ascogonzellen geworden sind, eine gewisse Strecke weit zurück, so werden wir uns immer von dem ursprünglich vegetativen Charakter dieser Hyphe überzeugen können; der Uebergang von dem einen Zustand in den anderen ist auch hier ein so allmählicher, dass man bei jedem Ascogon zu Zellen gelangt, von denen man nicht sagen kann, ob sie noch zur gewöhnlichen Hyphe gehören oder bereits zum Ascogon gerechnet werden müssen. Die ganze Anlage ist von einem dichten Hyphengewebe umspinnen, das immer mehr verschwindet, je weiter die Entwicklung der jungen Frucht fortschreitet; die Lichenologen beschreiben deshalb die Apothecien von *Nephroma* als „Früchte ohne Gehäuse.“ Verästelungen oder Verschmelzungen mit einander durch Copulation konnten an den Ascogonen niemals bemerkt werden. Das Volumen der letzteren steht hinter demjenigen der *Peltigera*-Ascogone beträchtlich zurück. Mit Jod färbt sich die Ascogonmembran gelb, der Inhalt braun. Diese Färbungen sind aber nicht so entschieden, dass sie geeignet wären, die Beobachtung des Verlaufs der Ascogonbildung wesentlich zu erleichtern. Die bereits erwähnten optischen Eigenschaften, die durch die Behandlung mit Jod verloren gehen, sind für jene Beobachtungen ungleich günstiger. —

Trotz der grössten darauf verwendeten Sorgfalt bin ich über die Entstehung der ascogenen Hyphen zu keinem sicheren Resultat gekommen. Ich kann im Allgemeinen nur soviel angeben, dass die Ascogone plötzlich verschwunden und an ihre Stelle die Schlauchfasern getreten sind. Dort wo die ersten Ascogone entstanden sind, treffen wir wiederum die ersten ascogenen Hyphen an; sie bilden ein ungemein zartes, dichtes, im jugendlichen Zustande fast interstitienloses Gewebe [Tafel III, Fig. 4, s]. In sehr jugendlichen Stadien bereits färben sich die Membranen der Schlauchfasern, abweichend von den Gattungen *Peltigera* und *Peltidea*, mit Jod deutlich blau. Die einzelnen Hyphen sind von sehr unregelmässiger Gestalt, sie sind sehr reichlich verzweigt und durch Querwände nur spärlich gegliedert, führen ebenfalls ein homogenes, das Licht stärker brechendes Plasma und breiten sich durch lebhaftes centrifugales Wachsthum sehr bald unterhalb der ganzen paraphysenbildenden Rindenschicht aus. Während dieses Entwicklungsstadiums bleibt die jugendliche Fruchtanlage von der dicken Rindenschicht fest umschlossen, so dass dadurch den Spermatien die Möglichkeit völlig entzogen wird, mit dem reproductiven Spross in nähere Berührung zu treten und eventl. eine befruchtende Thätigkeit auszuüben. Im Fruchttinnern, wo allein

noch nach einem Sexualact gesucht werden kann, konnte kein Organ von besonderer Gestalt und kein Vorgang beobachtet werden, der als Geschlechtsact gedeutet werden könnte. Demnach ist auch bei der Gattung *Nephroma* die Wahrscheinlichkeit sehr gross, dass die Fruchtentwicklung ohne Sexualact zu Stande kommt.

Zwar spielt sich die Paraphysenbildung als ein vegetativer Vorgang in genauer Uebereinstimmung mit *Peltigera* und *Peltidea* auch bei *Nephroma* lediglich in der apothecialen Rindenschicht ab; indess sind doch einige charakteristische Abweichungen bemerkenswerth. Bei beiden Arten tritt die Paraphysenbildung erst sehr spät ein. Wenn schon längst die Ascogone verschwunden und an ihre Stelle bereits ascogene Hyphen in grosser Anzahl und Ausbreitung getreten sind, entstehen in der apothecialen Rinde über dem Scheitel der Frucht die ersten Paraphysen [Tafel III, Fig. 4]. Ihre Bildung schreitet in centrifugaler Richtung rasch vorwärts, sie sind kürzer und dünner als die Paraphysen von *Peltigera* und ungemein reichlich verzweigt [Tafel IV, Fig. 10]. Die Paraphysen und auch später die Asci wachsen stets nach der Unterseite des Thallus zu; das junge Apothecium ist demnach vorerst dem Substrate des Thallus zugekehrt, und erst später tritt durch besondere Wachsthumerscheinungen eine so starke Krümmung des Fruchtlagers ein, dass das der unteren Seite eines Thalluslappens angeheftete Apothecium nach aufwärts gekehrt wird. Diese constant wiederkehrende Erscheinung ist von der Systematik als ein Characteristicum für die Gattung verwerthet worden. Bei *Nephroma laevigatum* treten bereits die ersten Paraphysen direct an die Oberfläche, während bei *Nephroma tomentosum* die letzteren meist anfangs noch von einer dünnen, aber wohl immer abgestorbenen Schicht von Rindenfasern bedeckt sind; die Lichenologen bezeichnen deshalb die Apothecien der Gattung *Nephroma* als „schleierlos.“ Die Bildung der Asci aus den ascogenen Hyphen endlich zeigt in keiner Weise von den allgemeinen Erscheinungen eine Abweichung.

Wer jener Auffassung beitrith, dass die Sexualapparate gewisser Ascomyceten u. s. w. eine allmälige Rückbildung erfahren haben, wird sagen, dass die Gattung *Nephroma* auf dem Wege von der vollkommenen Sexualität bis zur völligen Apogamie eine kürzere Strecke als die beiden vorher besprochenen Gattungen zurückgelegt habe. Die Sexualorgane sind beiderseits noch vorhanden, aber sie functioniren nicht mehr; die Fruchtentwicklung findet nur noch auf vegetativem Wege statt. Dem Ascogon fehlt in unserem Falle jener mehrzellige Fortsatz, der bei *Collema* als Empfängnissorgan gedeutet wird; die Spermogonien sind selten und, wie bereits hervorgehoben, fanden wir sie immer unausgebildet; die Spermatienproduction sahen wir nur in einigen wenigen Fällen in die

Erscheinung treten: die Rückbildung der Sexualorgane als Folge der Nichtausübung ihrer Funktionen hätte also bereits begonnen. Allein so lange als für solche Vorstellungen nicht schwerwiegendere Belege beigebracht werden können, bleibt die Bedeutung der Spermatien für die Entwicklungsgeschichte der Flechtenfrucht, wenn es sich um Formen wie die besprochenen handelt, nach wie vor eine offene Frage.

Zusammenfassung.

Die Hauptergebnisse unserer Untersuchungen können in folgende Sätze kurz zusammengefasst werden:

1) In den Gattungen *Peltigera*, *Peltidea* und *Nephroma* ist die Paraphysenbildung ein rein vegetativer Process. Die apotheciale Rindenschicht ist einzig und allein als paraphysenproducirendes Gewebe zu betrachten; das letztere bleibt von der ersten Anlage bis zum Abschluss der Entwicklung der Paraphysen vom schlauchbildenden Fasergewebe streng gesondert. Für alle drei Gattungen gilt der schon früher von Schwendener für andere Flechten ausgesprochene Satz, dass das schlauchbildende Fasergewebe mit dem paraphysenbildenden nicht im Zusammenhang steht und beide Gewebe ein selbständiges Wachsthum besitzen.

2) Bei den Gattungen *Peltigera* und *Peltidea* entstehen die ascogenen Hyphen als Sprossungen zahlreicher Ascogone, ohne dass eine Erscheinung hätte constatirt werden können, die auf einen vorausgegangenen Sexualact hinwies. Bei *Nephroma* sind als erste Fruchtanlage ebenfalls zahlreiche Ascogone vorhanden; indess konnte die Differenzirung der ascogenen Hyphen aus denselben niemals mit Sicherheit beobachtet werden.

3) Die Bildung der Apothecien ist in allen drei Gattungen eine streng localisirte. Das Ascogongewebe bleibt während seines ganzen Entwicklungsverlaufes von einem dichten vegetativen Hyphengewebe fest umschlossen, so dass die Möglichkeit einer Befruchtung von aussen nicht in Betracht gezogen werden kann.

4) Die Schlauchfasern der Gattung *Nephroma* färben sich, übereinstimmend mit dem gewöhnlichen Verhalten, mit Jod blau, während die Membranen der ascogenen Hyphen der Gattungen *Peltigera* und *Peltidea* niemals jene charakteristische Blaufärbung zeigen.

5) Bei den Gattungen *Peltigera* und *Peltidea* sind höchst wahrscheinlich keine Spermatien vorhanden; sollten sie jedoch noch aufgefunden werden, so sind sie schon wegen ihrer Seltenheit nicht als physiologisch wirksame Sexualorgane in Betracht zu ziehen.

6) In allen drei Gattungen liegt weder der Bildung der Paraphysen noch derjenigen der Ascogone irgend welcher Sexualact zu Grunde.

Figuren-Erklärung.

[Die in Klammern beigesetzten Zahlen geben die Vergrößerung an.]

Tafel III.

- Fig. 1. (350): Querschnitt durch ein junges Apothecium von *Peltigera canina*. Die apotheciale Rindenschicht a hat sich schon durch Sprossungen erheblich verdickt; im Ascogongewebe A finden sich bereits zahlreiche isolirte Ascogonzellen.
- Fig. 2. (250): Querschnitt durch ein bereits bis zur Paraphysenbildung vorgeschrittenes Apothecium von *Peltigera malacea*; A: schon im Desorganisationsprocess begriffene Ascogone, P: Paraphysenschicht mit den darunter befindlichen paraphysenproducirenden Rindenfasern a¹, a: apotheciale Rindenschicht, G: Gonidien.
- Fig. 3. (350): Querschnitt durch eine jugendliche Fruchtanlage von *Nephroma tomentosum*. A sind Ascogone, a: apotheciale Rinde, G: Gonidien.
- Fig. 4. (350): Querschnitt durch ein Apothecium von *Nephroma tomentosum*. Die Paraphysenbildung ist noch im ersten Stadium begriffen; a: paraphysenbildende Rindenfasern, darunter sind bereits die ersten, sehr zarten, reich verzweigten und selten durch Querwände gegliederten Schlauchfasern s entstanden; P sind jugendliche Paraphysen.

Tafel IV.

- Fig. 1. (250): Querschnitt durch eine ganz jugendliche Fruchtanlage von *Peltigera malacea*; a: apotheciale Rindenschicht, A: Ascogone.
- Fig. 2. (350): Querschnitt durch ein in der Entwicklung bereits weiter vorgeschrittenes Apothecium von *Peltidea aphthosa*, nach einer Behandlung mit Jod. Die dunkler dargestellten Hyphen b sind die aus den Ascogonen resp. Ascogonzellen durch Sprossung hervorgegangenen Schlauchfasern, c sind vegetative Hyphen, a: paraphysenbildende Rindenfasern.
- Fig. 3. (750): Querschnitt durch eine ganz junge Paraphysenanlage von *Peltigera malacea*; P: Paraphysen, a: paraphysenproducirende apotheciale Rindenschicht, a¹: apotheciale Rinde, die später von der Frucht abgehoben wird.
- Fig. 4. (750): Verzweigung einer noch in der Entwicklung begriffenen Paraphyse von *Peltigera malacea*.
- Fig. 5—8. (750): Verzweigte Paraphysen von *Peltigera canina*, ebenfalls noch in der Entwicklung begriffen.
- Fig. 9. (750): Vollständig entwickelte Paraphysen von *Peltigera malacea*.
- Fig. 10. (750): Isolirte Paraphysen von *Nephroma laevigatum*.

Fig. 11. (600): Theil eines Querschnitts durch ein Apothecium von *Peltigera malacea*, das nur um ein Geringes weiter entwickelt ist als das in Fig. 2, Tafel III dargestellte. Aus der Paraphysenschicht P ragen vereinzelte abgerissene Rindenfasern F hervor. Die von oben herabwachsenden Hyphen F^1 gehören der die Fruchtanlage ursprünglich bedeckenden, jetzt aber durch secundäre Wachsthumsvorgänge bereits abgehobenen apothecialen Rindenschicht a an.

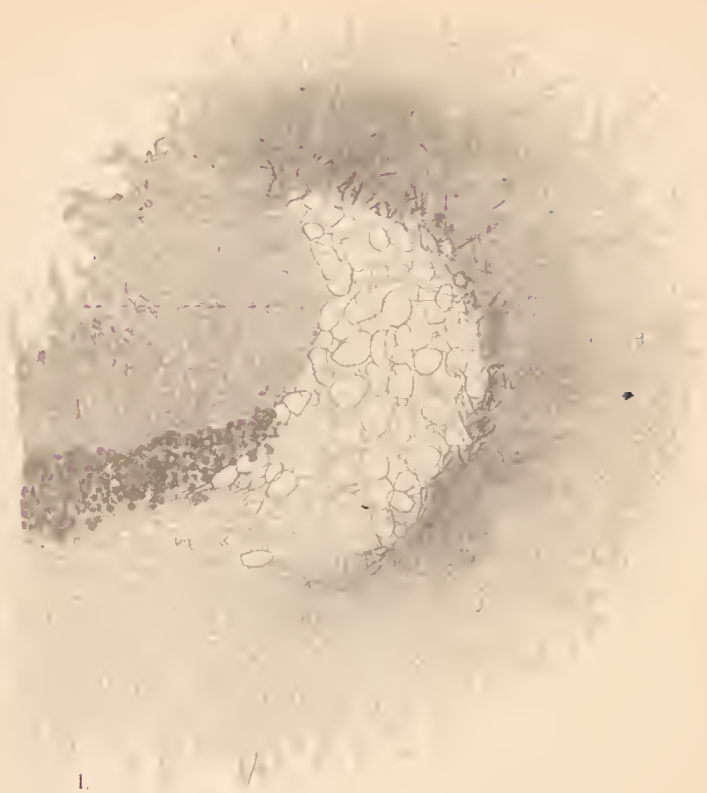
Fig. 12. (750): Schlauchfasern S mit Schläuchen A von *Peltigera canina*, die Asci sind von ihren Stützzellen durch Querwände abgetrennt.

Tafel V.

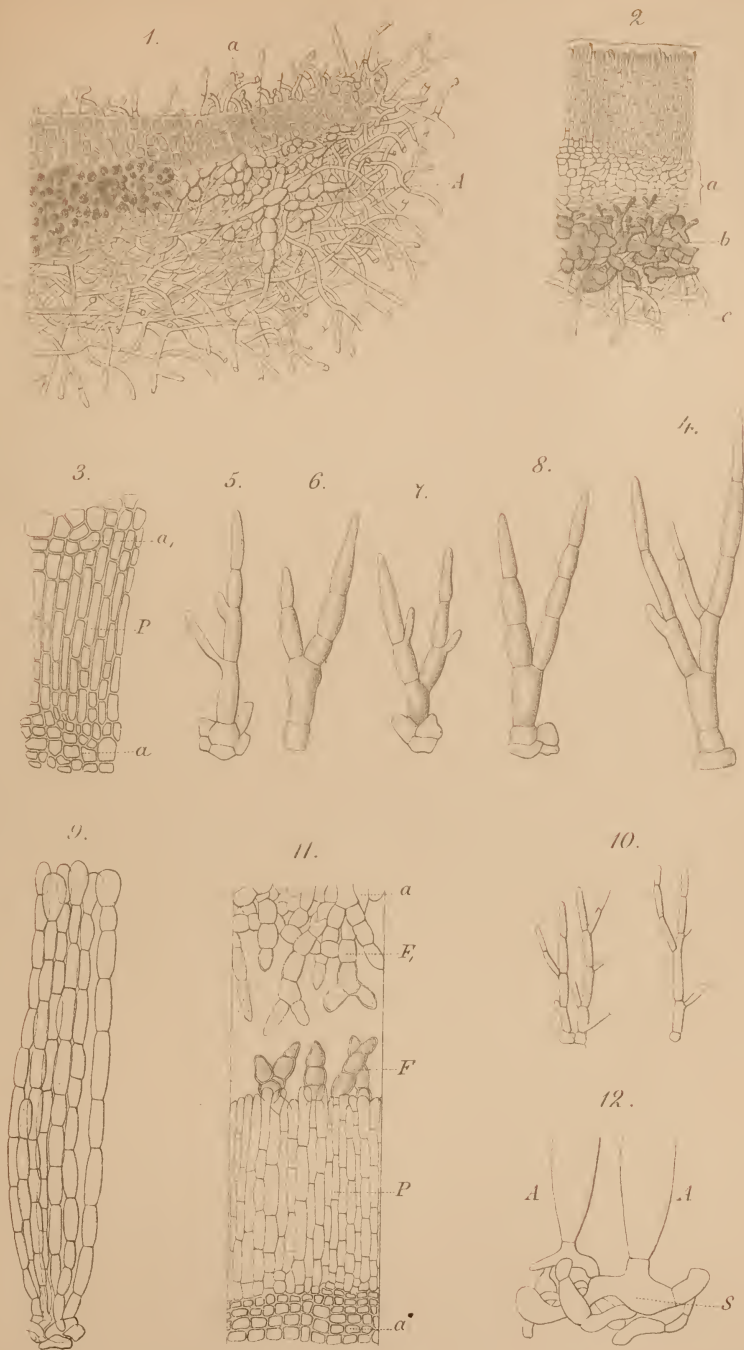
Fig. 1—5. (750): Ascogone von *Peltigera malacea*.

Fig. 6—17. (750): Ascogone und Ascogonzellen von *Peltigera canina*. Die Sprossungen s der einzelnen Ascogonzellen A bilden später das Schlauchfasergewebe.







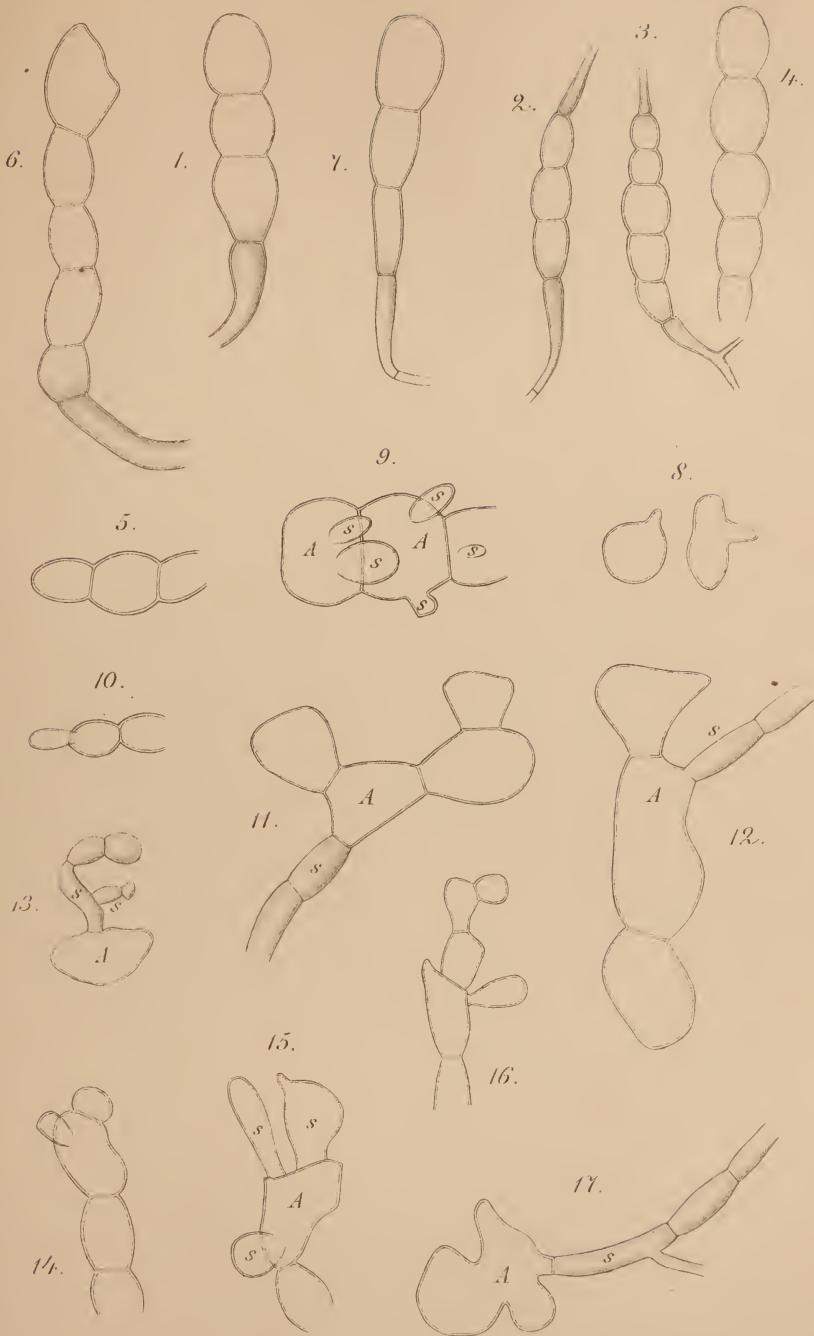


Fünfstück ad nat. del.

Verlag von Gebr. Borntraeger in Berlin.

C. Lauer lith.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbuch des Königlichen botanischen Gartens und des botanischen Museums zu Berlin](#)

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Fünfstück Moritz

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lichenen. 155-174](#)