

Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. I. II.

Von

F. Tobler.

Mit Tafel III und 1 Textfigur.

I. Über die Beziehungen einiger Flechtenparasiten zum Substrat.

Einleitung.

Die als Flechtenparasiten in der systematischen Literatur unbegrenzten Pilze (wohl ohne Ausnahme Ascomyceten) bieten beachtenswerte biologische, resp. ernährungsphysiologische Probleme. Solchen an auffallenden Objekten nachzugehen und die Resultate zur Frage der Stellung und Geschichte der Organismen zu verwerten, ist der Zweck der vorliegenden Untersuchung.

Die literarische Geschichte der sog. Flechtenparasiten ist merkwürdig und zugleich herzlich unerfreulich. Sind doch diese in bemerkenswerter Anzahl von Arten bekannten¹⁾ Pilze fast allein in den Händen von Systematikern gewesen, die um der häufig erwogenen Schwierigkeit ihrer Unterbringung willen nicht gerade liebevoller sich ihrer annahmen. Die ältesten Angaben über die fraglichen Pilze dürften auf Nylanders bei Zopf (I) zitierte Beobachtungen zurückgehen. Sie vertreten merkwürdigerweise den Standpunkt, daß es sich dabei um Flechten selbst handle. Bei Fällen, in denen lediglich der Flechtenparasit fruktifizierte, der

1) Zopf (III, S. 3 u. I) kennt 1897 schon etwa 800 Fälle, hervorgerufen durch ca. 400 Spezies an etwa 350 Flechtenarten. Doch weist seine jetzt im Besitz des Botanischen Instituts der Universität Münster befindliche Sammlung noch weit mehr und unbeschriebenes Material auf.

unscheinbare oder sterile Thallus der besiedelten Flechte aber in seiner Art unkenntlich war, lag ja auch in der Anfangszeit mikroskopisch-kryptogamischer Forschung kein Anlaß zu einer anderen Annahme vor. Das Üble an der Sache war nur, daß dadurch für lange Zeit die Flechtenparasiten aus dem Bereich der Mykologen verbannt und nur von Lichenologen verarbeitet blieben. Später war es dann für Mykologen doppelt schwer, aus der lichenologischen Literatur diese Organismen auszuschneiden¹⁾.

In den meisten Fällen, die als Flechtenparasiten bekannt waren, ist das mit Erfolg geschehen. Daß die gleichen Objekte trotzdem gelegentlich noch auch unter den Flechten stehen, stört zunächst wenig. Eine neue Schwierigkeit ist aber durch die verschiedentlich nachgewiesene Parasymbiose an Stelle eines angenommenen Parasitismus entstanden. Wir wissen — um das hier nur anzudeuten — von den fraglichen Objekten nun, daß in ihnen eine Gemeinschaft von zwei Flechtenpilzen und einer Alge vorliegt. Zwar dominiert der eine Pilz als der die Gestalt der Flechte im wesentlichen bestimmende in der Regel, doch ist der andere, wie sich immer zeigt, biologisch völlig gleichberechtigt. Er verdankt seine geringere Entwicklung vor allem wohl dem Umstand, daß er nachträglich von außen eingewandert ist. Doch sei gleich hier daran erinnert, daß es Fälle gibt, in denen er seinerseits starke

1) Als charakteristisches Beispiel der Lichenologen und ihrer Behandlung unserer Formen sei Stein angeführt. Es fällt ihm umso weniger schwer, die fraglichen Ascomyceten unter seine oder neue Flechtengattungen (nach Nylander u. a.) einzureihen, als bei vielen der damals bekannten Objekte und zwar gerade bei wirklichen Parasiten auf Flechten der vage Begriff der Sclerogonidien den alten Lichenologen zu Hilfe kam. Unter Sclerogonidien werden bei Th. Fries (Stein, Einleitung von Schroeter, S. 13) auch gelbgrüne oder entfärbte Gonidien verstanden. Zu solchen werden aber — als Anzeichen wirklichen Parasitismus — oft die Gonidien der befallenen Flechten. Am deutlichsten erkennt man das in der Nähe der Pilze und es ist völlig verständlich, wenn Stein (S. 289) bei seinem *Coniangium clemens* Tul., d. i. *Conida clemens* (Tul.) Rehm bemerkt: „In der unmittelbaren Nähe der Früchte zeigen sich stets zarte Sclerogonidien, so daß über die Flechtennatur des kleinen Pflänzchens kein Zweifel obwalten kann“. Diese „Sclerogonidien“ dürften die zugrunde gehenden Gonidien des befallenen *Placodium albescens* sein. Dementsprechend macht dann Rehm (S. 421) bei dem gleichen Objekt auf die starke, schon äußerlich kenntliche Veränderung des Thallus der von *Conida clemens* befallenen Objekte (gerunzelt, stark verbogen) aufmerksam. In einem anderen Fall sicherer Parasymbiose hat Stein den Mangel seiner Auffassung selbst empfunden; er bezeichnet die Gattung *Abrothallus* (S. 210) als Epiphyten, fügt aber unsicher hinzu: „wahrscheinlich im fremden Lager zerstreute Sclerogonidien.“ Kotte wies später in dieser Gattung verschiedentlich Parasymbiose nach.

Umbildungen der Flechte (die wir dann Gallen nennen) herbeiführt und auch an den ungeschlechtlichen Vermehrungsorganen teilhat (s. Anm. 2 u. 3, S. 392). Nun werden wir aber bei diesen Befunden sofort an die analogen Verhältnisse erinnert, wie sie in den Cephalodienbildungen vorliegen. Hier lebt der eine vorhandene Flechtenpilz in gleichzeitiger Symbiose mit zwei Algen, von denen die eine die für die Flechtenart charakteristische, die andere eine von außen eingewanderte und lokal die Form beeinflussende ist. Während man aber diese Objekte anstandslos im Kapitel Flechten behandelt, hütet man sich bisher, die Parasymbioseorganismen den Flechten einzureihen. Sehen wir von einer Entscheidung zunächst ab und beachten wir nur, daß die Behandlung der fraglichen Objekte wieder aufs neue dadurch strittig werden kann.

Fragen wir uns noch, was eigentlich Veranlassung zu der Bezeichnung „Flechtenparasiten“ gab, so fällt es schwer, eine erschöpfende Antwort zu geben. Es sei gleich betont, daß es ursprünglich den Benutzern dieses Ausdrucks völlig fern gelegen hat, damit den Versuch einer physiologischen Beziehung zu wagen. Vermutlich ging die Veranlassung von den Mykologen aus, die verwandtschaftlich den Objekten sehr nahe stehende Pilze zur Genüge als epiphytische Parasiten anderwärts kannten oder wenigstens damals auch anderwärts als Parasiten auffaßten, wo wir heute geneigt sind, zum mindesten zugleich Saprophyten zu sehen (*Sphaeriales*).

Eine physiologische Grundlage erstrebte für die Flechtenparasiten erst Zopf, der den Ausdruck bewußter anwandte und in manchen Fällen auch durch Angaben zu stützen vermochte. Die von ihm gewählte Überschrift „Flechtenkrankheiten“ für die erste gründlichere Darstellung eines Teiles des Gebietes (Zopf III u. IV) geht in der Annahme über die Beziehungen von Pilz und Flechte soweit, wie in dieser Richtung denkbar. Für manche seiner Objekte gibt er auch in der Tat Beweise solcher parasitären Natur¹⁾, für

1) In Zopfs Abhandlungen sind Angaben hierüber im einzelnen enthalten bei:

1. *Rosellinia Groedensis* Zopf, die die Hyphen von *Pertusaria sulphurella* Körb. tötet (Zopf III, 16).
2. *Discothecium Stigma* (Körb.) Zopf, auf *Psora lamprophora* ohne sichtbaren Einfluß (III, 34).
3. *Mycobilimbia Arnoldiana* Zopf, die die Algen von *Solorina crocea* abtötet (III, 62).
4. *Bertia lichenicola* De Not., auf *Solorina crocea* sichtlich ohne Schädigung (III, 71).

andere fehlt jede derartige Beobachtung¹⁾ und für einzelne fand er eben damals ein Neues: das oben erwähnte und auch eigens geschilderte Verhalten der Parasymbiose²⁾, in dem er die Umspinnung der Gonidien von Flechten auch durch den sog. Parasiten (und sichtlich ohne eintretende Schädigung) feststellt. Das unaufdringliche Vegetieren des zweiten Pilzes neben dem echten Flechtenpilz in Gonidienschicht und im Mark kennzeichnet den entstehenden Organismus als etwas Neuartiges, dem man wohl den Namen „Doppelflechte“ geben könnte. Um so mehr, da diese Vereinigung sich des öfteren als etwas sehr häufiges (nicht immer auffälliges!) und sogar als ein durch die natürlichen Verbreitungsmodi gelegentlich gefördertes Faktum erwiesen hat³⁾.

5. *Didymosphaeria sphinctrinoïdes* (Zwackh) verfärbt *Physcia elegans* zu krankhaftem Aussehen (III, 72).
6. *Sphaerellothecium araneosum* (Rehm) zeigt seinen Einfluß auf *Lecanora badia* besonders an den Schläuchen, deren Entwicklung er hemmt (III, 89).
7. *Echinothecium reticulatum* Zopf auf *Parmelia saxatilis* stellte sich als reiner Epiphyt heraus (IV, 4).
8. *Nesolechia punctum* Massal. beeinflusst die Gestalt der *Cladonia digitata*-Lappen so, daß man wohl von Gallenbildung sprechen darf (IV, 11 f.).
9. *Microthyrium maculans* Zopf erzeugt an *Gyrophora hirsuta* (Ach) starke Gallen (IV, 16).
10. *Pharcidia Arnoldiana* Zopf verfärbt und tötet fleckenweise die Wirtsflechte, *Endocarpon minutum* (IV, 28).
11. *Phaeospora Catolechia* (Zopf) bleibt ohne jeden Einfluß auf *Catolechia pulchella* (IV, 31).
12. *Tichothecium gemmiferum* Zopf zeigt keinen Einfluß auf *Rhizocarpon excentricum* (IV, 45).

1) In zehn Fällen etwa reichte das Material Zopfs (in III u. IV) nicht zu biologischen Angaben aus.

2) Parasymbiose gab Zopf (in II u. III, an letzterer Stelle mit Abbildungen) für *Rhymbocarpus punctiformis* Zopf mit *Rhizocarpon geographicum* (III, 30 f.), *Conida rubescens* Arnold mit *Diplotomma epipolium* (III, 54) mit Sicherheit und für *Rosellinia alpestris* Zopf mit *Acarospora glaucocarpa* (III, 92) als möglich an. Kotte hat diesen Fällen dann noch hinzugefügt: *Abrothallus Peyritschii* (Stein) Kotte mit *Cetraria caperata*, *A. glabrataulae* Kotte mit *Parmelia glabrataula*, *A. Cetrariae* Kotte mit *Cetraria glauca*, *A. caerulea* Kotte mit *Parmelia conspersa*, *A. Parmeliarum* (Smfllt) mit *Parmelia saxatilis*.

Da Kotte für den *A. Cetrariae* (S. 83 u. Abb. 1) eine üppige Gallenbildung an der *Cetraria glauca* nachwies, so braucht eine solche nicht mehr als Zeichen eines echten Parasitismus aufgefaßt zu werden. Hier geht Gallenbildung mit Parasymbiose Hand in Hand.

3) Ich erinnere an die beachtenswerten Fälle von Teilnahme des Parasymbionten an Soredien- und Isidienbildung der Flechten, wie sie Kotte gegeben hat (*Abrothallus Peyritschii* in Soredien von *Cetraria caperata*, S. 79 und *A. glabrataulae* in Isidien von *Parmelia glabrataula*, S. 82). Über Gallenbildung durch Parasymbiose s. S. 394.

Ich selbst habe eine Reihe von wenig oder überhaupt noch nicht untersuchten Objekten dieses Gebietes genauer angesehen. Wenn ich aus diesen Beobachtungen im folgenden die an einem altbekannten und die an einem unbeschriebenen Objekte heraushebe, so geschieht das in der Meinung, daß beide Beispiele Wert für die Auffassung der Biologie der ganzen Gruppe haben.

1. *Phacopsis vulpina* Tul.

Phacopsis vulpina ist von L.-R. Tulasne 1852 als neue Art einer neuen Gattung aufgestellt und den Arthonieen eingereiht worden¹⁾. Hiernach hat dann Rehm die Art (als einzige) unter seine Discomyceten aufgenommen²⁾. Beider Autoren Beschreibung



Fig. 1. *Evernia vulpina* mit (links) und ohne *Phacopsis*.

und Angaben stimmen überein. Der Pilz wurde auf *Evernia vulpina* (L.) von der Rinde alter Lärchen in den Alpen gefunden. Makroskopisch sichtbar werden die Fruchtkörper des Pilzes, die als schwarze Polster dem schwefelgelben Thallus der Flechte deutlich aufsitzen. Schon Tulasne gibt aber an, daß der Pilz in und unter der Rinde der Flechte wachse, bis er diese durchbricht. Er bezeichnet die *Phacopsis vulpina* deshalb als Parasiten, Rehm, der offenbar nur makroskopisch Exemplare angesehen hat, gibt

1) Mémoire sur les Lichens. Ann. d. scienc. nat., 3. Sér., Botanique, t. XVII, 126, 1852.

2) Rabenhorsts Kryptogamenflora, 2. Aufl., 1. Bd., III. Abt., 419 f., 1896.

hiernach an: „die Flechte kränkelt sichtlich unter der Entwicklung des Parasiten“, eine Erscheinung, die ich ebenfalls durch zwei Exemplare von gleicher Herkunft im Bilde belegen kann (s. Textfig. 1). Es fällt dabei ins Auge, daß die Verzweigung der befallenen *Evernia* reicher und krauser zu werden scheint, was man fast als eine Gallenbildung bezeichnen könnte. Die Stärke der entwickelten Äste des Thallus ist bei den normalen Exemplaren im Bilde nur scheinbar größer, weil die Pflanze lockerer ist. Die Gesamtfärbung erscheint nicht nur bei dem gesunden Individuum gelber, bei dem kranken mehr grün wegen der vielen Unterbrechungen durch die schwarzen Flecke, sondern ist tatsächlich auch im einzelnen weniger intensiv gelb an den letzteren.

Wenn auch die beiden zitierten Autoren die Natur des Pilzes als eines Parasiten in seinem Hervorbrechen aus dem Inneren der *Evernia* sogar einen Schritt der Entwicklung richtig angegeben haben, so erschien bei genauerer Beobachtung des Objekts doch noch allerlei Wichtiges in den Angaben lückenhaft und der Erforschung wert. Insbesondere interessierte mich die nähere Einsicht in die Ernährungsbeziehungen der beiden Pilze zueinander, zugleich auch die fortschreitende Entwicklung der *Phacopsis* in der *Evernia* bis zur Fruchtbildung und nach Möglichkeit von der Infektion der Flechte an.

Zur Untersuchung der *Phacopsis* diente mir Material, das der verstorbene Professor W. Zopf in den bayrischen Alpen gesammelt und schon vor zwei Jahren mir überlassen hatte. Ich bettete Stücke des *Evernia*-Thallus, an denen der Pilz makroskopisch stellenweise zu sehen war, in Paraffin ein und stellte Schnitte von 5–10 μ Dicke her. Diese wurden zur Auffindung des Pilzes im Wirtsthallus mit alkoholischer Jodlösung gefärbt. Bei Jodzusatz pflegt nämlich der Pilz eine charakteristische Blaufärbung aller Hyphen zu zeigen. Nach Analogie mit ähnlichen Fällen könnte man das als Isolicheninreaktion bezeichnen, jedoch ist das belanglos, auch keine innerhalb nah verwandter Objekte stetig wiederkehrende, also systematisch wertvolle, wohl aber für die einzelne Art spezifische Reaktion¹⁾.

1) Die gleiche Eigenschaft besitzt z. B. *Abrothallus Peyritschii* Kotte in *Cetraria caperata* (L.) Wainio und *A. caerulescens* Kotte in *Parmelia conspersa* (Ehrh.), vgl. Kotte, J., Einige neue Fälle von Nebensymbiose (Parasymbiose). Centralbl. f. Bakteriologie usw., 1909, 2. Abt., Bd. 24, S. 76 u. 86.

Bisweilen bedarf der Eintritt dieser Reaktion einer langwirkenden Behandlung mit Jod. Soweit Fruchtkörper (*Ascus*-Früchte) vorhanden sind, finden sich dann auf den Schnitten noch die Schläuche entsendenden Hyphenzonen in der ja häufig dort begnüglichen Weise spangrün gefärbt.

Sämtliche Schnitte wurden dann vorteilhaft in Milchsäure gebracht und beobachtet¹⁾.

Auch Tulasne hat seine Schnitte mit Jod behandelt und spricht von einer blauen Farbe, die an dem Parenchym der braunen Knoten auf *Evernia* zu beobachten sei²⁾. Damit beschreibt er aber nur das Hypothecium, für das seine Angabe völlig zutrifft. Die Hyphen selbst hat er nicht erkannt, gibt er doch das Fehlen eines eigentlichen Thallus („thallus proprius nullus, a. a. O., 124) als Charakteristikum der Gattung an. Trotzdem ist die Blaufärbung der eingedrungenen Hyphen des Pilzes auch an seinen Schnitten zu erkennen gewesen, nur hat er wunderlicherweise aus dieser auffallenden Reaktion einzelner Hyphen keinen entsprechenden Schluß gezogen³⁾, sondern das Verhalten diesem Teil des Flechtengewebes zugeschrieben. Rehms Angaben gehen über Tulasne nicht hinaus.

Betrachten wir zunächst einen Schnitt durch einen stark verpilzten *Evernia*-Ast in der Querrichtung. Entsprechend der an solchen Stellen schon makroskopisch wahrnehmbaren wulstigen, meist einseitigen Auftreibung des stengelartigen Flechtenthallus erscheint der Umriß des Querschnittes auf der einen Seite stark ausgebaucht. Fast stets liegt auffallenderweise die Besiedelung der *Evernia* einseitig, stark und gleichmäßig von Pilzhypen erfüllte Querschnitte sind mir nicht begegnet. Die meisten den Pilz so zeigenden Schnitte weisen auch zugleich seine *Ascus*lager auf. Diese liegen in einer mehr bräunlichen Schicht, aus der die *Asci* selbst mit hellblauer bis spangrüner Farbe hervortreten. Wo die *Asci* noch nicht frei an der Oberfläche des *Evernia*-Astes liegen, da bedeckt die ganze Protuberanz des Flechtenthallus ein im Querschnitt sehr dunkelbraunes massiges Gewebe, in dem wenig

1) Vgl. meine Mitteilung über die Verwendung von Milchsäure zur Beschleunigung und Verbesserung gewisser Jodreaktionen. Zeitschr. f. wiss. Mikr., 1910, XXVII, 366.

2) A. a. O., S. 126: „... e parenchymate denso sordide fusco, amyloideo (iode adfuso statim coerulescente) . . . constat.“

3) A. a. O., S. 127: „Parenchyma plantae hospitalis corneum *Phacopsi* suppositum similiter caerulescit cum iodis vires in eo periclitemur“.

Struktureinzelheiten mehr zu erkennen sind (vgl. Taf. III, Fig. 2, 4 und zur Erklärung weiter unten).

Durch die Blaufärbung mit Jod hebt sich sofort eine Schicht als Hauptsitz der *Phacopsis* heraus, die der Gonidienschicht an gesunden Stellen von *Evernia* entsprechende Zone zwischen Mark und Rinde. Im Mark finden sich hier und da nach der Mitte zu abnehmend einzelne blaue Hyphen, in der Rinde sehr wenige. Ihr festes Gefüge ermöglicht ein Eindringen wohl schwer.

Das wesentliche Moment bildet das Vorkommen in der Gonidienschicht. An den üppig von *Phacopsis* durchsetzten Stellen scheinen die Gonidien der *Evernia* fast zu fehlen. Hier und da erscheinen an den lockereren Stellen des Thallus noch Nester von in Teilungsstadien begriffenen, zu viert zusammen gelegenen oder schon voneinander getrennten Algen. Fast stets sind sie in ihrer Hülle stark gallertig (s. Taf. III, Fig. 3). Nester wie einzelne Gonidien sind von den *Phacopsis*-Hyphen völlig und allein umschlossen. *Evernia*-Hyphen sind nirgends an solchen Stellen zu erkennen. Sie würden sich auch, abgesehen von der Färbung mit Jod, nachweisen lassen durch ihre Form, wofür andere Stellen deutliche Belege bieten. Es sind das die Partien, wo die Masse der blauen Hyphen in der Gonidienschicht abnimmt, also auf dem Querschnitt gegen den seitlichen Rand des von *Phacopsis* gebildeten Wulstes hin. Hier nehmen die blauen Hyphen im Wulste ab, da, wo dieser an den unveränderten *Evernia*-Thallus stößt, aber wieder zu (Taf. III, Fig. 2). Sie drängen sich gegen die unberührten Gonidien hin. Es gibt also eine Zone, wo *Phacopsis*- und *Evernia*-Hyphen gleichzeitig um den Algen sind. Beide umspinnen, d. h. die *Phacopsis*-Hyphen erscheinen später und verdrängen mit ihrer Zunahme die *Evernia*-Hyphen. Glatterer Wuchs, seltenere und deutlichere Querwandbildung zeichnen diese vor den torulösen, gedrungenen und mit deutlichen Wänden versehenen *Phacopsis*-Zellen aus (vgl. Taf. III, Fig. 3). Hinsichtlich der Algenzone dieser Partien muß bemerkt werden, daß in der vom Gros der Hyphen des einwandernden Pilzes erreichten Region eine deutliche Vermehrung der Algenzellen zu konstatieren ist. In den benachbarten Geweben der Flechten ist hinsichtlich Rinde wieder deutlich, daß dort der Pilz nicht vordringt, im Mark dagegen greifen auch hier einzelne Hyphen von blauer Farbe über und schlingen sich zwischen die Flechtenhyphen hinein. Dies letztere bestätigen und erläutern auch Längsschnitte (vgl. Taf. III, Fig. 1).

Hier treten die *Phacopsis*-Hyphen besonders deutlich zwischen den schmalen und englumigen Markhyphen hervor. Gelegentlich werden verbindende Querfäden gegen die Gonidienschicht hin sichtbar. Im allgemeinen sind aber die dort vorhandenen Pilzhypen weiter im Längsverlauf der *Evernia*-Äste vorgeschritten als im Mark, in dem sie demnach erst sekundär auftreten.

Fragen wir uns nach dem physiologischen Verhältnis zwischen *Phacopsis* und *Evernia*, vor allem ihren ernährungsphysiologischen Beziehungen, so müssen wir Entwicklung in ihren Stadien und Endresultat unterscheiden. Erstere lassen sich vom frühesten Anfang an nicht verfolgen, weil wir über die Art der Infektion der Flechten mit dem Pilze keinen genauen Anhalt haben.

Das früheste, was wir finden, ist das Auftreten von *Phacopsis*-Hyphen in der Gonidienschicht. Hier lebt der Pilz anscheinend so wie ein Flechtenpilz, umspinnt die Algenzellen und dringt in ihrem Bereiche weiter vor. Wo er sich den Gonidien nähert, teilen sich diese zunächst reger, als sie es in ihrer natürlichen Gemeinschaft mit dem Flechtenpilz zu tun pflegen. Offenbar wirkt der fremde Pilz oder ein von ihm ausgeschiedener Stoff als Reiz, seine chemisch wesentliche Differenz vom *Evernia*-Pilz wird ja auch aus der Reaktion mit Jod ersichtlich. Je mehr indessen die *Phacopsis* in die Gonidienschicht vordringt, desto mehr ändert sich das Zahlenverhältnis der Bestandteile. Die *Phacopsis*-Hyphen umspinnen die Algen so reichlich, daß bald die *Evernia*-Hyphen unsichtbar werden. Ob sie, von den Gonidien abgedrängt, an Nahrungsmangel zugrunde gehen (richtiger gesagt am Mangel der ihnen vermutlich von den Gonidien gelieferten Stoffe, die wir nicht genau kennen!), oder ob sie von *Phacopsis* selbst angegriffen werden, läßt sich nicht entscheiden. Nach ihnen tritt aber vielfach auch die Alge unter dem immer kräftigeren Auftreten des Einwanderers zurück. Vereinzelt halten sich kleine Nester von Gonidien mit stark verdickten Gallerthüllen, auch vereinzelte Exemplare mit ähnlichem Verhalten, besonders da, wo der Pilz nicht allzu sehr dominiert (vgl. Taf. III, Fig. 3). Im großen und ganzen füllt *Phacopsis* allein die ehemalige Gonidienschicht der *Evernia* aus.

Daß dabei die größten Störungen im Zusammenhang des *Evernia*-Thallus nicht ausbleiben können, ist klar: vor allem wird die Rinde getrennt von dem Mark, und dies äußert sich charakteristisch in ihrem Brüchigwerden, Absterben und Durchbrochenwerden vom Pilz. Ihre Gesamtmasse, vorher wegen des festen

Gefüges dem fremden Pilz kaum zugänglich, degeneriert, zerfällt und färbt sich unansehnlich braun bis grau. Nun dringt der Pilz auch in diese Masse weiter vor. Einerseits leistet sie ihm rein physikalisch keinen Widerstand mehr, d. h. die Fruchtkörper der *Phacopsis* brechen durch die Rinde der *Evernia*, anderseits dringt der Pilz auch mit diesen in der Rindenmasse vor, er wird hier zum mindesten Saprophyt.

Durch ein besonderes Moment endlich läßt sich auch die angedeutete Wanderung der *Phacopsis* in der Gonidienschicht, ihre vorwiegende Inanspruchnahme unter den Elementen der Flechte usw., noch vollends erhärten. Es fanden sich Stellen der *Evernia* mit deutlichen Spermogonien (Pykniden); diese lagen in der üblichen Weise tiefer eingesenkt als die Gonidienschicht, die somit an ihrer Stelle unterbrochen war (vgl. Taf. III, Fig. 4). Hier ließ sich nun beobachten, daß nicht nur diese Organe völlig intakt geblieben waren, sondern es traten auch unter ihnen nicht mehr *Phacopsis*-Hyphen hervor als sonst in den entsprechend tief belegenen, gonidienfreien (Mark-)Partien. Ebenso fanden sich unmittelbar daneben, in Höhe der Gonidienschicht, also am Rande des *Phacopsis*-Vorkommens mehr Gonidien als sonst. Mit der Begrenzung der Algenschicht, soweit sie lokal durch eine besondere Anlage wie die gegeben ist, endet das üppige Vorkommen der *Phacopsis*, die Pykniden werden nicht zerstört.

Daß die an sich in die Rinde eingesenkten Spermogonien nicht zur Abstoßung durch die *Phacopsis* gelangen, wie die anderen Rindenteile, hat seinen Grund eben in der geringeren Ausdehnung des Pilzes unter den Früchten. Aus dem gleichen Grunde fehlt übrigens natürlich auch die Schlauchschicht der *Phacopsis* an der Stelle des Spermogoniums. Auch diese erfährt eine Unterbrechung.

Die vielfach vorhandenen reich sorediösen und teilweise mit *Phacopsis*-Früchten besetzten Thalluspartien weckten die Vermutung, daß ähnlich, wie dies Kotte (S. 79) für den *Abrothallus* auf *Cetraria caperata* nachgewiesen hat, auch hier vielleicht die Sorale den Pilz enthielten und so zur Verbreitung beitragen können. Das hat sich bestätigt. Es finden sich auf Mikrotomschnitten nach Jodfärbung leicht Stellen, wo ungefärbte und gebläute Hyphen an Soredien teilhaben, wo also die Soredien beim Auswachsen den fremden Pilz mitnehmen. An Gesamtmenge treten indessen die Teile der *Phacopsis* in den sorediösen Partien des Thallus der *Evernia* zurück hinter denen der Flechte selbst und im Vergleich

mit anderen Regionen. Es wird der Anschein erweckt, als träte die größere Üppigkeit der Algen in den (feuchteren!) Soralteilen und die stärkere Gleichmäßigkeit im Nebeneinander von Flechtenpilz und Alge hier und da der Ausbreitung von *Phacopsis* hindernd entgegen. Hier werden die Algen eben nicht so leicht unterdrückt, hier ist die Konkurrenz der *Phacopsis*-Hyphen mit denen der *Evernia* nicht nur auf die eine Schicht beschränkt wie anderwärts, deshalb steht der Eindringling hinter dem *Evernia*-Pilz zurück.

Für ein anderes dagegen sind die sorediösen Partien wesentlich: gelegentlich zeigte sich eine relativ starke Ausdehnung der blauen Hyphen oben auf dem Soral und zugleich eine nicht entsprechend üppige Verbindung mit den *Phacopsis*-Teilen im Mark der gleichen Stelle. Es wäre denkbar, daß hier der Pilz die Sorale durchquert und draußen — konkurrenzlos — sich üppiger entwickelt habe. Das ist unwahrscheinlich, weil wir ja sehen, daß er für üppige Entwicklung sich an die *Evernia*-Algen zu halten pflegt. Denken wir aber daran, daß in sorediösen Partien von Flechten nicht selten sich andere Pilze ansiedeln — gerade an der *Evernia vulpina* finde ich häufig eine andere Art torulösen, braunen Mycels —, so liegt es nahe, zu vermuten, daß auch hier die *Phacopsis* in die Flechte eindringt, daß die Sporen aus den Schlauchfrüchten hier keimen und von den Soralen aus den Weg ins Innere der *Evernia* nehmen.

Zusammenfassung.

Phacopsis vulpina auf *Evernia vulpina* besitzt die Fähigkeit, zugleich mit den *Evernia*-Hyphen die Gonidien zu umspinnen. Sie bevorzugt bei ihrem Vordringen in der Flechte sogar die Gonidien-schicht und regt die Algen dort zu lebhafter Entwicklung an. Wenn sie dann in dieser Zone stärker zunimmt, so verdrängt sie die *Evernia*-Hyphen und veranlaßt vielfach auch später Absterben der Gonidien. Wo die Flechtenrinde durch dies Überhandnehmen der *Phacopsis* von dem lockeren *Evernia*-Mycel abgetrennt ist, wird sie abgängig und von der *Phacopsis* durchbrochen. Im Mark der Flechte breiten sich die *Phacopsis*-Hyphen viel weniger aus, ebenso sind sie offenbar nicht imstande, die gesunde Rinde anzugreifen, sie bleiben auch anderen gonidienfreien Teilen — Spermogonien und ihrer Umgebung — fast völlig fern, finden sich dagegen auch in den Soralen, durch die vielleicht ein Eindringen erfolgt. *Phacopsis* zeigt sich demnach erst als Parasymbiont, dann als Parasit und trägt morphologisch betrachtet den Charakter als Flechtenpilz.

2. *Karschia destructans mihi*¹⁾.

Auf Lärchenborke fand sich der Pilz in auffallender Vereinigung mit *Chaenotheca chrysocephala* (Turn.) Th. Fr. Die Flechte

1) Das Material dieses merkwürdigen Objektes wurde von Zahlbruckner August 1897 im Jagelgraben bei Gutenstein in Nieder-Österreich gefunden und dem verstorbenen Kenner der Flechtenparasiten, Zopf, zur Untersuchung überlassen. Beide waren der Ansicht, daß eine neue Art der Gattung *Karschia* vorliege. Die nähere Untersuchung schob Zopf indessen hinaus. 1908 übergab er mir, als ich mich mit ähnlichen Dingen zu beschäftigen begann, auch den Zahlbrucknerschen Fund. In Anbetracht des hervorragenden Interesses, das dieser Pilz als biologische Eigentümlichkeit (weit mehr denn als neue Art) für mich bei der näheren Kenntnis gewann, habe ich besonderen Grund, beiden Herren dankbar zu sein.

Systematisch ist Folgendes zu bemerken: Die Gattung *Karschia* (Koerber 1865) ist unter den Discomyceten, *Patellariae*, *Didymosporae* eingereiht neben *Abrothallus*. Sie zeichnet sich durch dickes, gefärbtes Hypothecium, frei sitzende runde, schüsselförmige Apothecien und zweizellige, gefärbte Sporen aus. Alle Charaktere sind an unserem Material deutlich (vgl. Rehm, S. 345; Saccardo, VIII, 779). Von den bisher gegebenen Diagnosen der *Karschia*-Arten paßt keine völlig auf das Objekt. Am nächsten stehen: 1. *Karschia allothallina* (Nyl.) Rehm (351), hat aber größere Schläuche und wesentlich größere Sporen, die außerdem zweireihig liegen sollen; 2. *K. perexigua* Bomm. et Rouss. (Saccardo X, 56), bei der zwar die Dimensionen aller Teile etwa stimmen, aber die Sporen nicht eingeschnürt sein sollen; 3. *K. impressa* Ell. & Ev. (Saccardo XIV, 820), deren Sporen wesentlich breiter scheinen, nicht eingeschnürt sind und wo die Apothecien gleichzeitig *applanata* und *globosa* sind!

Alle bei Rehm aufgeführten nichtparasitischen *Karschia*-Arten sind mit viel größeren Sporen versehen, unter den parasitischen findet sich keine, die so große Apothecien mit so kleinen Sporen zeigt.

Sehr nahe steht in vielen Charakteren die bei Rehm (S. 358) von *Karschia* auszuschließende (Flechte) *Buellia Schärerii* de Not., die zudem auf Coniferenrinden und in den Alpen vorkommt. Die Form und Entwicklung der Apothecien scheinen indes zu differieren. *B. Schärerii* soll erst flache, dann gewölbte Apothecien haben. Dadurch unterscheidet sie sich (wie mir auch die bei Rehm zitierten Exsikkaten von Arnold, Rabenhorst, Hepp und Zwackh zeigten) deutlich von unserem Objekte. Auch das Aussehen des sterilen Thallus ist verschieden genug.

Ich muß die *Karschia* als neue Art ansehen und gebe ihr mit Rücksicht auf das eigentümliche biologische Verhalten den Namen *K. destructans*. Die Diagnose (vgl. dazu Taf. III, Fig. 8 u. 9) lautet:

Karschia destructans Tobler 1910.

Thallus globatim congestus, frutescens saepius nullus. Ascomata ab initio libera, solitaria, subtus convexa, centro affixa, forma saepe rotunda, vetera interdum mucronata, colore nigrescentia glabraque, primitus prope clausa vel globosa, dein margine distincto cupuliformia, postremo applanata, minus distincte marginata, usque ad 0,75 mm diam. Asci clavati, apice obtusati, basi attenuati, 6—8 spori, 40 ad 6—8 μ , paraphysibus densis, septatis, apice in capitis formam dilatatis, ramatis, in massam gelatinosam coalitis. Hypothecium crassum, brunneum. Sporidia constricto-1-septata, haud raro aliquantulum

zeigte ihre körnig-klumpigen gelben Lager verstreut in wechselnder Dichte, an einigen Stellen auch mit den schwarzgestielten Apothecien versehen. An anderen Stellen ließen sich, mit bloßem Auge eben sichtbar, schwarze Pünktchen bemerken, die bei geringer Vergrößerung als wulstig-klumpige Häufchen von matter bis schwach glänzender schwarzer Farbe sich meist auf den *Chaenotheca*-Lagern abheben. Meist gleichzeitig mehreren von deren Klümpchen, in der dazwischen gebildeten Einsenkung, aufliegend, doch auch, falls einzelnen Häufchen aufsitzend, in grubiger Vertiefung, bedecken diese Pilzlager stets einen Teil der Flechten. Nur seine isoliert und ohne sichtbares Lager erscheinenden Apothecien stehen ganz nackt unmittelbar auf der Borkenoberfläche. Als einzige Ausnahme in dieser Beziehung fand ich ein seitlich einem Apothecienstiel von *Chaenotheca* und einem kleinen Flechtenthallusrest ansitzendes Apothecium des Pilzes (vgl. Taf. III, Fig. 5).

Mikrotomschnitte durch Stückchen von Flechte mit Pilz zeigten zunächst auf das deutlichste, daß 1. die kleineren Exemplare des Pilzes weniger tief in die *Chaenotheca* eingesenkt erschienen, und 2. daß die mittleren Teile des Pilzlagers tiefer in die Flechte eindringen als die Ränder. Daraus ergibt sich mit Notwendigkeit, daß der Pilz sich oben auf der Flechte ansiedelt, allmählich und zwar mit der Mitte am kräftigsten in den Flechtenthallus vordringt. Da er in den älteren (mittleren) Teilen dauernd an Umfang resp. Tiefe zunimmt, am Rande oben aber sich auch verbreitert, so behält sein Gesamtkörper mehr oder weniger die Gestalt eines eingesenkten Keiles. Die Schnitte durch die größeren Exemplare zeigen sofort, daß dieser sich zuletzt bis auf das Substrat der Flechte hinunter, ja in dieses hinein erstreckt (vgl. Taf. III, Fig. 6 und 7).

Wenn die *Karschia* demnach allmählich ihr Wachstum durch den Flechtenthallus herunter erstreckt, so bedarf das dabei vorliegende Verhältnis von Pilz zu Flechte der Beachtung. Relativ

protenta, primitus hyalina, dein brunnea (saepe altera cellularum non ad iustam perfectionem pervenit) rarius distincte disticha, 6—9 ad 2,5—4 μ . Iodi viribus ascoma totum coerulescit.

Hab. Sterilis (semper ut videtur) in thallo *Chaenothecae chrysocephalae*, cuius gonidiis primum interdum apposita mox algas hyphasque destruit, sic per lichenis thallum usque ad ei suppositum Laricis corticem descendit. Quo intrans *Chaenothecae* thallo devorato fructificat. In loco qui vocatur „Jagelgraben“ prope Gutenstein (Austriae inferioris) collecta a Dr. A. Zahlbruckner anno 1897. Das vorhandene Material habe ich mitgeteilt an die Herbarien von Wien, Berlin und Münster.

junge, fast flach oberflächlich liegende Stadien zeigen schon deutlich, wie unter dem Pilz die Flechtengonidien schwinden. Und bei dem keilförmigen Zustande etwas fortgeschrittener Entwicklung wird gleichfalls in den Winkeln gegen die untere Spitze der *Karschia* hin, die homöomere Flechte allmählich von Algen freier. In diesen Zonen ist nun auch ein Eindringen der *Karschia*-Hyphen auf einzelne Gonidien hier und da zu sehen, ein Umspinnen, in dem sie sie sich mit den *Chaenotheca*-Hyphen um die Gonidien vereinigen (vgl. Taf. III, Fig. 10). Dennoch ist aber der Kampf schneller als in irgend einem anderen ähnlichen Falle zugunsten der *Karschia* entschieden, die Gonidien gehen zugrunde, die *Chaenotheca*-Hyphen entweder aus Mangel an Gonidien oder direkt durch die der *Karschia* geschädigt, gleichfalls. Daß die Gonidien aber auch in einiger Entfernung von dem eingedrungenen Pilz, soweit es sich um Stellen senkrecht unter ihm handelt, schon verschwinden, das kann seinen Grund nur in einer Beeinflussung durch die *Karschia* haben, die vermutlich den Algen Licht und Luft nimmt. An eine Schädigung durch Ausscheidungen (über die ich nichts aussagen kann) seitens des Pilzes dort zu denken, liegt kein Grund vor. Denn sicher geht der Tod der Gonidien dem der Hyphen voran. So sinkt die *Karschia* unter gleichzeitiger Ausbreitung bis auf die Borke, der die Flechte aufsitzt, herab. Und hier zeigt sich der Pilz in einem ihm gleich zusagenden Element, indem er auch in der Borke vordringt und dort wie ein holzbewohnender (oder auch wie viele Flechtenpilze) sich ausbreitet. Seine Hyphen dringen intensiv auf dem Weg der Spaltung (d. h. in den Mittellamellen der Borkezellwände vor), genau so, wie es übrigens die *Chaenotheca*-Hyphen tun (s. Taf. III, Fig. 7)¹).

Erst von diesem Moment an scheint der Pilz die Fähigkeit der Fruktifikation zu besitzen (oder stellt diese zugleich das Anzeichen seiner mit Durchdringen resp. Zerstören der *Chaenotheca* beendeten Entwicklung dar?), denn die Apothecien erscheinen dem Substrat direkt aufsitzend, bisweilen begleitet von spärlichen, schuppenartigen (dann unter dem Apothecienrand belegenen!) Resten der *Chaenotheca*-Thalli. Hierbei muß ein Fall besonders hervorgehoben werden,

1) Vgl. G. Lindau, Lichenologische Untersuchungen I, (Dresden 1895), wo ähnliches Verhalten für eine Reihe anderer Formen konstatiert ist, z. B. *Pyrenula nitida*, Taf. 2, Abb. 4, *Lecanora pallida*, Taf. 2, Abb. 12, *Evernia prunastri*, Taf. 3, Abb. 10 und 11. Auch Lindau beobachtete das intercellulare Vordringen, besonders bei Krustenflechten.

(vgl. Fig. 5 rechts!), in dem das Apothecium der *Karschia* einem völlig intakt entwickelten, aber schon fast seines Thallus beraubten gestielten Apothecium der Flechte ansaß. Ich lege deshalb auf diesen Fund Wert, weil auch daraus geschlossen werden könnte, daß die *Karschia* gerade die gonidienführenden Teile in Angriff nimmt.

Ich kann mich deshalb den schriftlichen Angaben von Zopf (bei dem Material) resp. der darin ausgesprochenen Auffassung der *Karschia* als eines regulären Parasiten nur bedingt anschließen. Der Pilz ist sowohl ein fakultativer Parasit, denn er beeinträchtigt die *Chaenotheca* erheblich, ja tötet sie mindestens teilweise ab, als auch Saprophyt, denn er wächst in der Borke und fruktifiziert auf ihr. Endlich aber spricht nicht nur die bekannte morphologische Parallele¹⁾, sondern auch die Umspinnung von Gonidien (unbeschadet ihrer Abtötung auf direktem oder indirektem Wege) für die Flechtenpilznatur des Objektes und darum also für das Vorliegen einer Parasymbiose. In morphologischer Hinsicht ist dabei die Parallele oder biologische Verwandtschaft mit dem Pilz der *Chaenotheca* bemerkenswert. Auch dieser zeigt — wie viele Pilze homöomerer Flechten — bei weitem keine so innige und auffallende Vereinigung mit den Algen wie das Schema der Flechten es wünscht. Vielmehr besteht die in gewisser Beziehung bemerkbare Beschränkung der Algen auf eine Schicht (Gonidienschicht im Gegensatz zu Mark) eigentlich nur darin, daß bei zunehmender Höhe des Thallus die Gonidien unten absterben²⁾. Mag das bedingt sein, wovon es will, Parasitismus vorliegen oder nicht, sicher verschwinden allmählich die Gonidien, auch in ihren Resten aus dem „Mark“. Das Vorkommen nur vereinzelter Gonidien in dieser Partie in mehr oder weniger desorganisiertem Zustand, läßt auch den *Chaenotheca*-Pilz als Saprophyten erscheinen, in durchaus mit der *Karschia* vergleichbarer Weise. Übrigens ist auch der Übergang von Parasymbiose zu Parasaprophytismus (wie man das Verhalten benennen könnte) einmal von Elenkin³⁾ angedeutet worden.

1) *Karschia* Körber entspricht der Flechtengattung *Buellia* De Not. Vgl. Rehm, S. 345, Anm.

2) Elenkin (Zwei russische Arbeiten über die „Theorie des Endosaprophytismus der Flechten“, 1902, deutsches Resümee, sonst alles russisch) hat Beobachtungen ähnlicher Art in sicher zu weit gehender Weise verallgemeinert.

3) A. Elenkin, Les Lichens facultatifs (russ. Publikation mit französ. Resümee) 1901. Es handelt sich dort um *Trematosphaeriopsis Parmeliana* (sp. nov. Jacz.) Elenkin auf *Parmelia molliuscula* Ach. var. *vagans* Nyl.; von der letzteren liegen im Bereich der Parasymbionten auch schon tote Gonidien.

Zusammenfassung.

Karschia destructans ist in sterilem Zustande mit dem Thallus der auf Lärchenborke aufsitzenden *Chaenotheca chrysocephala* aufsitzen gefunden. Der Pilz siedelt sich oberflächlich auf der Flechte an, sinkt mit fortschreitendem Wachstum aber stetig tiefer in deren Thallus ein. Schließlich erstreckt sich der Pilzkörper bis auf die Unterlage der Flechte und dringt in die Borke selbst ein. Das Eindringen des Pilzes ist ein Verdrängen der Flechtenteile, die unter dem Pilzlager zugrunde gehen. Es schwinden zuerst schon auf gewisse Entfernung die Algen, dann die Flechtenhyphen, doch werden am Rande bisweilen Algen vorübergehend umspinnen. Der Pilz wäre in diesen Stadien also sowohl als Parasymbiont, wie Parasit der Flechte aufzufassen. Später aber gestaltet er sein Leben völlig zum Saprophytismus um, indem er, sobald er sie in vertikaler Richtung erreicht, in die Borke eindringt. Erst wenn er den Thallus der Flechte auch seitlich aufgezehrt hat, also lediglich Borke bewohnender Saprophyt ist, fruktifiziert er. Dagegen beginnt der Lebenslauf der *Karschia* an dem vorliegenden Material stets in Verbindung mit (meist auf, seltener seitlich an) der Flechte.

3. Systematische Kontroversen, biologisch gelöst.

Die beiden biologisch ausführlicher geschilderten Beispiele lassen erkennen, daß es in der Lebensweise der gewöhnlich als Flechtenparasiten genannten Pilze keine scharfe Trennung zwischen Parasiten, Parasymbionten und Saprophyten gibt, daß ein Objekt alle drei Lebensweisen in seinem Entwicklungsgang vereinigen kann. Mit einer auch anderweitig nachgewiesenen und sonst noch nachweisbaren größeren Verbreitung der Parasymbiose unter den „Flechtenparasiten“ wird aber zugleich die Grenze zwischen Flechten und den parallel gehenden Pilzgattungen aufs neue verwischt. Es gibt Ascomyceten, die nur gelegentlich Flechtenpilzcharakter zeigen, zu anderen Zeiten aber Parasiten und Saprophyten sein können.

Es ist eine nicht ganz leichte Arbeit, die einzelnen „Flechtenparasiten“ auf ihre Ernährungsform, soweit sie sich aus den anatomischen Bildern entnehmen läßt, nachzuprüfen. Ich bin sicher, daß die Zahl der dauernden oder gelegentlichen Parasymbionten oder Saprophyten unter den als Parasiten gehenden noch beträchtlich größer ist, als wir zurzeit wissen. Weitere Arbeit wird das

zeigen. Ich vermute dabei, daß man, um reichlicher Übergänge in biologischer Hinsicht zu bekommen, die thalloidisch niederen Formen untersuchen müßte, also etwa die homöomeren und unberindeten. Denn ohne Zweifel dürfte deren Organisation die Infektion und ein Leben zu dritt erleichtern. Es ist deshalb nicht ganz belanglos, daß bei derartigen Formen die bekannten Flechtenparasiten erstens zahlreich sind und zweitens unter ihnen sich viele spezifische der betreffenden Formen finden.

Baeomyces (Sphyradium) weist schon nach Zopf (I, S. 360) 13 Parasiten auf, darunter übrigens 5 *Karschia*-Arten und davon mehrere, nur in diesem Vorkommen bekannte. Wenn man nun bei diesen wenig umfangreichen und niedrig organisierten Objekten sich vorstellt, daß im Flechtenthallus irgendwie der von außen hinzugekommene Pilz den Flechtenpilz bei den Gonidien verdrängt, sei es als Parasit oder als Parasymbiont und allgemein oder lokal (was bei dem feinbröckligen Thallus eines *Sphyradium roseum* z. B. wenig Unterschied macht), so muß ein derartiges späteres Stadium, aufgefunden und untersucht, notwendig den Eindruck einer Flechte machen, die der Pilzgattung des betreffenden Eindringlings parallel geht. In der Tat sind nun bei den Flechten resp. Flechtenparasiten manche Kontroversen, die auf diesem Wege ihre Lösung finden dürften.

Ein erstes Beispiel bildet das bei Rehm (S. 350) als *Karschia scabrosa* (Ach.) Rehm bezeichnete Objekt. Rehm beschreibt den Pilz schon etwas merkwürdig, wenn er die Apothecien einem grüngelben „Thallus“ aufsitzen läßt, ohne nachher bei dem Schluß der Beschreibung (auf *Sphyradium* usw.) hinzuzufügen oder erkennen zu lassen, ob dieser grüngelbe Thallus dem *Sphyradium* angehört. Eine Anmerkung berichtet dann unter Zitierung von Th. Fries u. a. über die Schwierigkeit und schließt: „Müßte des Thallus wegen als Flechte erachtet werden (also ist der grüngelbe Thallus nach Rehm der der *Karschia*! T.), wenn nicht schon Branth und danach Th. Fries nachgewiesen hätten, daß nur der Pilz die Farbe des *Sphyradium*-Thallus verändert (auch als Varietät beschrieben, was Rehm näher ausführt! T.) und ohne eigene Gonidien sei. Th. Fries sagt richtig: una alterave species plantae nutrientis thallum adeo mutavit, ut ipsa videtur proprio praedita thallo“. Dieses Objekt existiert nun in verschiedenen Exsikkaten. Ich habe davon zwei (als parasitische Flechten gehende) untersucht, die Arnold Lichenes exsiccati unter N. 97 u. 97 b herausgegeben hat. Die beiden

Stücke (*Buellia scabrosa* [Ach.] Mass.) unterscheiden sich dadurch, daß das eine auf *Sphyridium fungiforme* Fr., das andere auf *Sphyridium placophyllum* sitzt. Letzteres hat einen ziemlich massigen Thallus, so daß der Habitus etwa der der *Karschia destructans* auf *Chaenotheca chrysocephala* ist, das andere ist fast staubartig zart. Im letzteren Falle ist eine Farbveränderung des *Sphyridium* durch die schwärzlichen Pilzhäufchen vom Gelbgrünen ins Graugrüne wohl zu sehen, soweit überhaupt etwas zu sehen ist. Die mikroskopische Untersuchung zeigt nun, daß die *Karschia* auf dem *Sphyridium placophyllum* wenig eingesenkt liegt, aber aus dem Hypothecium verzweigte vielfach bräunliche Hyphen entsendet, die die Gonidien vielfach umspinnen. Daneben sind aber die *Sphyridium*-Hyphen vorhanden. Eine Beeinflussung des *Sphyridium* scheint nicht wesentlich stattzufinden. Der Pilz ist Parasymbiont. Anders das Objekt auf dem *Sphyridium fungiforme*, wo der Pilz stärker eingesenkt liegt, die Gonidien der Flechte nur wenig umspinnt, dagegen die *Sphyridium*-Hyphen zerstört. Die Farbe des Flechtenthallus schwindet, auch die Algen gehen sicher teilweise zugrunde. Hier liegt Parasymbiose und vor allem Parasitismus, vielleicht schon Saprophytismus vor.

Wenn wir nun die verschiedenartigen Angaben über das Objekt, die Bezeichnung als Flechte, Pilz, als Parasit usw. uns durch verschiedenartiges Material, verschiedene Stadien im Verhältnis der *Karschia* zum *Sphyridium* und seinen Komponenten verursacht, vorstellen, so muß im Grunde allen Autoren recht gegeben werden, wenn sie ihr Material sachgemäß untersucht haben.

Auf die gleiche Weise dürfte vielleicht sich auch die einmal gefundene *Karschia Sphyridii*, die Rehm nennt, als Flechtenpilz herausstellen.

Und endlich dürfte auch ein viel behandeltes Objekt ehrenvollen Abzug aus dem Kampf erhalten: *Arthrorrhaphis flavovirescens* (Born.) T. Fries. Dies wurde wiederholt von den Flechten zu den Pilzen und zurück versetzt. Stein (S. 181) erwähnt den Organismus als eine auf nackter Erde vorkommende Flechte mit körnigem, oft staubartig aufgelöstem Krustenthallus. Nach Normann u. Fries (dort zitiert) soll aber ein Pilz auf *Sphyridium byssoides* vorliegen und durch diesen der Thallus der Flechte *Sphyridium* eigentümlich umgewandelt sein. Im Gegensatz hierzu will Stein das Vorliegen von Parasitismus einer Flechte auf

einer anderen annehmen, eben weil er das Objekt sicher auch auf nackter Erde kennt. Ich habe zu dieser Frage mich (1907) geäußert und durch Untersuchung von sieben verschiedenen Materialproben (darunter solche von Fries, Lahm, Anzi u. a., auch frisches von Lahms Standorten) zu zeigen versucht, daß es sich nur um einen, und zwar in typischer Weise Algen in seinem Thallus umspinnen beherbergenden Pilz, d. h. also, wirklich um eine Flechte handelt. Ich weiß nicht, ob Fries oder Stein Materialien, bei denen sie ihre Zweifel äußerten, in ausreichender Weise untersucht haben. An solchem Material, wie es Fries wenigstens teilweise vorgelegen haben dürfte, müßte ein wirklicher Flechtenthallus und ein Pilz vorhanden gewesen sein. Im Hinblick auf die Parasymbiose wäre an solchem Material die Frage von höchstem Interesse, ob etwa die Alge von beiden Pilzen umspinnen wird. Sicher hat Stein auf eine derartige Beobachtung seine Auffassung der Sachlage nicht gegründet. Er macht gar nicht den Versuch eines Beweises. Auch hätte die angedeutete entscheidende Möglichkeit einem Gegner der Schwendenerschen Flechtentheorie nichts gesagt. Dagegen gibt Fries (zitiert bei Stein) an, daß die Hyphen des Pilzes *Arthrorraphis* die Hyphen der Mutterpflanze (= *Sphyridium*) zerstören, nicht aber die Gonidien. Es wäre wohl denkbar, daß Fries Objekte mit Parasymbiose vor sich gehabt hätte, ohne zu ihrem vollen Verständnis gelangen zu können. Wäre dem so, so stellte der beschriebene Fall ein besonders reichliches Gemisch von Lebensmöglichkeiten und Gemeinschaften dar. Es lägen dann zwei, und zwar morphologisch tiefstehende Flechtensymbiosen vor, *Sphyridium* und *Arthrorraphis* auf Erde. Dem Pilz der letzteren Flechte käme aber außerdem die Fähigkeit zu, über die Flechte *Sphyridium* als Parasit herzufallen, und, da deren Gonidien den seinen artgleich sind, in diesem Fall vom Parasiten zum Parasymbionten zu werden. Doch scheint dieses Verhalten entweder nur gelegentlich oder lokal beschränkt vorzukommen. In einer solchen biologischen Auffassung, die nach Analogie der *Karschia*-Arten für *Mycobacidia* viel wahrscheinliches hat, aber an dem historischen Material nicht mehr festgestellt werden kann, sind alle vorliegenden Behauptungen über das Verhalten des Pilzes zur Flechte vereinigt. Schwierigkeiten bleiben zu überwinden — für die Systematik!¹⁾

1) Ich bin erst zu spät darauf aufmerksam geworden, daß eine Adoption der Gonidien des *Sphyridium* durch die *Arthrorraphis*-Hyphen, sowie ein analoges Verhalten

Zusammenfassung.

Es gibt Pilze, die insofern Flechtenpilze sind, als sie Algen umspinnen, ohne sie in allen Fällen damit zu töten, die aber auch parasitisch und saprophytisch auf Flechten oder anderem Substrat erscheinen können. Von dessen Beschaffenheit hängt bisweilen sicher die Natur der Pilze (ob Flechtenpilz, Parasit, Saprophyt) ab. Soweit Flechten selbst das Substrat sind, erweist sich deren Natur resp. morphologisches Verhalten als ausschlaggebend für den Punkt, auf dem der Wettstreit des sekundären und des primären Pilzes stehen bleibt.

Phylogenetische Bedeutung dürften nur die Objekte haben, die im Besitz einer derartigen wandelbaren Biologie wie die hier genannten *Karschia*-Arten und zugleich mit parallelen Flechtenarten vergleichbar sind. Ich verzichte vorläufig auf weiteres in dieser Richtung, bemerke nur, daß ein Verschwinden der charakteristischen Färbung einer Flechte unter dem Einfluß eines Parasymbionten kein Zeichen von Schädigung zu sein braucht. Es ist, nachdem ich (II) gezeigt habe, daß die charakteristischen Stoffwechselprodukte der Flechten der Vereinigung von Pilz und Alge bestimmter Arten ihren Ursprung verdanken, gar nichts anderes zu erwarten. Damit muß ich auch die Verallgemeinerung der Theorie des Endosaprophytismus von Elenkin, an die sonst einzelnes bei mir erinnert, schon hier ablehnen.)

Literatur-Verzeichnis. zu I.

- Elenkin, A., I. Les lichens facultatifs (russisch mit franz. Res.), 1901. Wo? (nur russisch).
- II. Zur Frage der Theorie des Endosaprophytismus der Flechten (russisch mit deutsch. Res.), 1902. Wo? (nur russisch).
- Kotte, J., Einige neue Fälle von Nebensymbiose (Parasymbiose). Münstersche Diss. 1909 (auch Bakt. Centralbl., Abt. II. Bd. 24).
- Lindau, G., Lichenologische Untersuchungen. H. 1: Über Wachstum und Anheftungsweise der Rindenflechten. Dresden 1895.
- Rehm, H., Ascomyceten. Pilze 1, III in Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, 2. Aufl., 1896.
- Saccardo, P. A., Sylloge Fungorum, Bd. VIII, 1889.
- Stein, B., Flechten (in Cohns Kryptogamen-Flora von Schlesien, II, 2, Breslau 1879).
- Tobler, F., I. Kritische Bemerkung über *Raphiospora*, *Arthrorrhaphis*, *Mycobacidia*. Hedwigia, 47, 1907.
- II. Siehe hinter der 2. Abh.

bei *Buellia scabrosa*, schon bei Fünfstück, a. a. O., S. 16 erwähnt ist. Ich kann also nur für die Begründung der Verschiebung des Verhältnisses von Pilz zu Flechte Originalität beanspruchen.

- Tobler, F., III. Mitteilung über die Verwendung von Milchsäure zur Beschleunigung und Verbesserung gewisser Jodreaktionen. Zschr. f. wiss. Mikroskopie, 27, 1910, S. 366.
- Tulasne, L.-R., Memoire sur les Lichens. Ann. des sciences natur., 3. sér., Botanique, t. 126, 1852.
- Zopf, W., I. Übersicht der auf Flechten schmarotzenden Pilze. Hedwigia, 35, 1896.
- II. Über Nebensymbiose (Parasymbiose). Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 15, 1897.
- III. Untersuchungen über die durch parasitische Pilze hervorgerufenen Krankheiten der Flechten. 1. Abh., Nova Acta d. K. Leop. Carol. Akad. d. Naturf., 70, 1897.
- IV. Dass., 2. Abh., ebenda 1898.

II. Die Entwicklung der *Cladonia*-Soredien.

Meine früheren mit Rücksicht auf die Bildung spezifischer Stoffwechselprodukte angestellten Kulturversuche mit Flechtenpilzen und Flechtenalgen hatten mir gezeigt, daß es besonderer Konstellationen äußerer Bedingungen bedarf, um eine Flechte entstehen zu lassen¹⁾. Die Möglichkeit einer langdauernden Vegetation von Pilz und zugehöriger Alge ohne Eintritt der eigentlichen Flechtenbildung neben- (ja auf- und an-) einander legte die Frage nahe, die Fälle, wo typisch aus einem formlosen Konglomerat der Flechtenkomponenten ein Thallus entstehen kann, nämlich die Entwicklung der Soredien, zu verfolgen.

1. Kulturversuche mit Soredien.

Ich wählte als Untersuchungsmaterial einige reichlich Soredien bildende *Cladonia*-Arten, vor allem *Cladonia glauca* Flke und *squamosa* (Scop.) Hoffm., von denen ich genügende Mengen besten und einheitlichen Materiales vom Kehnmoor bei Zwischenahn i. O. der Güte des Herrn H. Sandstede verdankte. Durch vorsichtiges Abstreichen der etwas trocken gewordenen Stämmchen konnten mit Leichtigkeit Haufen von Soredien abgestäubt werden. Bisweilen fielen dabei auch einzelne trocknere Astspitzen mit ab. Diese sind an sich so entwicklungsfähig wie die Soredien oder Isidien, aber jederzeit leicht zu unterscheiden von diesen und deshalb nicht störend.

a) Die Vorstadien. Als Substrat für die *Cladonia*-Soredien diente mir feine Erde in Blumentöpfen. Um aber das Aufkommen einer reichlichen Vegetation zu erleichtern, empfahl es sich, diese

1) F. Tobler, Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 27, 1909, S. 421.

Erde wenigstens oberflächlich zu sterilisieren. Ich tat das z. T. durch Einbringen der gefüllten Töpfe in den Dampftopf auf etwa $\frac{3}{4}$ Stunde, z. T. auch durch Übergießen der Oberfläche mit kochendem Wasser, zu mehreren Malen an mehreren Tagen. Die letzte — an sich weniger vollständig sterilisierende — Methode hatte den Vorzug, daß sie eine Art Krustenbildung auf der Erdoberfläche zur Folge hatte. Diese Krusten an den Rändern etwaiger Unebenheiten waren offenbar für die Thalli besonders günstige Ansiedelungsstellen.

Die Erde wurde mit Soredien so reichlich bestäubt, daß der Anflug schon mit bloßem Auge zu sehen war. Ein Anfeuchten mit sterilem Wasser geschah nur so oft, daß ein völliges Vertrocknen der Erde verhindert wurde.

Cladonia glauca bildete in 6—8 Wochen deutlich grüne Überzüge, die im vierten Monat zuerst untersucht wurden und sich als so gut wie rein erwiesen. Von einer wirklichen Lagerbildung war aber nirgends etwas zu sehen. Das Aussehen der Objekte war vielmehr ein klumpig-gallertiges, indem meist mehrere Soredien zusammenlagen, verklebten und verwuchsen. Die Farbe wechselte: auf den eingesunkenen Mittelpartien, die jedenfalls feuchter waren, erschien sie mehr grün, gelblicher bis weiß mehr zum Rande und fast rein weiß am Rande des Topfes selbst. Daß auch die rein weißen Klümpchen dem *Cladonia*-Pilz angehörten, bewies nicht nur die Ähnlichkeit in Form und Konsistenz mit den grünen Klümpchen, sondern auch die mikroskopische Betrachtung der charakteristischen Hyphen. Die gelblicheren Massen enthielten einige Algen, die grünen zeigten das Bild stark vergrößerter und vielfach nachweislich zusammengewachsener Soredien. Es fanden sich auch gelbgrüne Häufchen, aus denen der Pilz mit rein weißer Farbe allein hervorbrach. Die Oberfläche dieser Gebilde war lebhaft bewegt, schwellend und frisch. Aus dem an verschiedenen „Standorten“ auf der Erdoberfläche vorhandenen und aus Feuchtigkeitsdifferenzen zu erklärenden Modifikationen in der Entwicklung war zu schließen, daß auch das Hervorwuchern des Pilzes einer eingetretenen Feuchtigkeitsveränderung zuzuschreiben war. Wie empfindlich übrigens diese Pflänzchen gegen Austrocknen waren, zeigte sich bei der Untersuchung oft genug in dem stark veränderten Aussehen. In weniger als einer Stunde schrumpften solche Pilz-Algenhäufchen oft auf die Hälfte des Volumens zusammen. Das Aussehen der gallertig-gewölbten Häufchen veränderte sich so stark zu einer feinkörnigen, krausen Beschaffenheit der Oberfläche, daß man die Gebilde nicht als dieselben würde wiedererkannt haben.

Eine andere Gruppe von Kulturen wurden (ähnlich meinen früheren nach Stahls Angaben) auf Tontellerchen ausgeführt. Diese wurden samt einer sie aufnehmenden Glasschale, Glasscheibe usw. sterilisiert. Dann wurde nach Aufbringen der Soredien die Glasschale niedrig mit Wasser soweit gefüllt, daß der Tonboden stets vollgesaugt war. Wohl infolge des starken Luftabschlusses gedieh in dem feuchten Raum auf dem Teller anfangs eine üppige Schimmelpilzvegetation. Ich gab nach einigen Monaten die Kulturen schon verloren und unterließ die weitere Anfeuchtung. Als ich sie aber nach einer Pause von etwa zwei Monaten wieder aufnahm, entwickelten sich doch noch einige Klümpchen, ähnlich den Soredien auf Erde. Auch hier war das quantitative Verhältnis von Pilz und Alge ganz ungleich. Neben rein weißen (Pilz-)Häufchen entwickelten sich gleichmäßig grüne und grünweiß gefleckte. Alles war dem Verhalten auf Erde gleich. Nur blieb im Laufe der weiteren Entwicklung der Pilz hier zurück. In 6—8 Wochen nach dem Sichtbarwerden des Wachstums war an den reinen Pilzmycelien kein Zuwachs und an den mit Algen versehenen kein Aussprossen der Hyphen zu erkennen. Nur einzeln traten solche aus den äußerst kompakt bleibenden Soredienknäueln hervor. Erst einen Monat später erscheinen beide Flechtenkomponenten in Zunahme, neben- und auch aufeinander, ohne Flechtenthalli zu bilden. Die Soredien haben sich ziemlich alle aufgelöst, aber trotz Entwicklung der Teile ist keine Flechte entstanden. Im ganzen ist die Entwicklung noch langsamer als auf Erde.

Endlich sei auch noch der Versuche gedacht, eine Entwicklung der Soredien im Hängetropfen zu erzielen. Sie hielten sich in sterilem Erdaufguß bei den nötigen Vorsichtsmaßregeln gegen Infektion beinahe ein halbes Jahr. Anfangs war keine Entwicklung zu bemerken. Lediglich die Farbe nahm an Lebhaftigkeit in den ersten Wochen zu. Nach einem Vierteljahr waren die Algenhaufen wesentlich vergrößert, aber auch die Hyphen sproßten allseitig strahlig aus den Ballen heraus. Offenbar ist (wie bei der Art der Kultur natürlich) zuerst die Alge zu kräftigerer Entwicklung gelangt, hat aber in einem späteren Stadium den Pilz im Wachstum gefördert, wie ich ein analoges Verhalten bei den Regenerationsbeobachtungen früher hinsichtlich bestimmter Elemente gefunden habe¹⁾. Damit stimmt auch das weitere Befinden der

1) Tobler, a. a. O., S. 426.

Objekte gut überein: die Soredienhaufen lösen sich auch hier auf, doch sichtlich auf Veranlassung der Alge, die bei späterer Beobachtung frei gelegen viele kleine kuglige Zellen zeigte. (Ich kann, da Pausen in der Beobachtung dazwischen lagen, nicht angeben, ob diese Abkömmlinge der Gonidien Aplanosporen oder bewegliche Zustände gewesen waren. Beides wäre für *Chlorococcum humicola*, den sog. *Cystococcus*, den *Cladonia glauca* enthält, möglich¹⁾). Auf diese Weise liegen die Hyphen nun viel freier und werden nur noch gelegentlich den neuen Algenzellen angeschmiegt gefunden. Der Pilz bleibt jetzt in der Entwicklung zurück.

Auf künstlichem festem Nährboden, wie Bierwürze und Erdagar und Gelatine habe ich nie Soredien ziehen können, weil stets überreich Infektionen aus dem Soredienstaub auftraten.

b) Die Thallusbildung habe ich in den Erdkulturen, den bestgelungenen aller Versuche, nach 6—9 Monaten endlich erhalten. Aus grünlichen, gut entwickelten Häufchen von Pilz und Alge, die jedes aus mehr als einem Soredium stammen dürften, entstanden Thallusanfänge in Gestalt gelbgrüner Gebilde. Die veränderte Färbung zeigte sich hervorgerufen durch ein oberflächliches Festerwerden der Pilzhyphe und ein Einsinken der Gonidien. Damit sind die Vorbedingungen zur Weiterentwicklung des laubigen *Cladonia*-Lagers gegeben. Anfänglich erschienen solche Bildungen nur vereinzelt, allmählich aber weit verbreitet auf der Topfoberfläche. In im übrigen unveränderter Kultur erfolgte nach so langer (rund dreivierteljähriger) Entwicklung eine Entscheidung über den Charakter der Gemeinschaft von Pilz und Alge.

c) Isidienartige Teile. Die Entwicklung von isidienartigen Elementen ließ sich an *Cladonia squamosa* gut verfolgen. Als von Stämmchen dieser Art, die einige Monate bereits im (kalten) Zimmer gewesen waren, zur Gewinnung von Soredienaussaaten (wie oben) auf Erde, die Stammoberflächen vorsichtig abgestreift wurden, enthielt das abfallende Pulver von den stärker beblätterten Stämmchen auch reichlich neben den Soredien kleine Laubfetzchen, Stammstückchen usw. Während bei *Cladonia glauca* früher anfangs keine wesentliche Entwicklung zu erkennen war, zeigten sich hier nach

1) Vgl. Fünfstück, Flechten in Engler-Prantl I, 1*, S. 14. Zahlbruckner, Flechten, systematischer Teil (Engler-Prantl I, 1*, S. 143) gibt versehentlich *Pleurococcus*-Gonidien für *Cladonia* an.

einigen Tagen schon unter etwa gleichen Bedingungen viel Pilzanflüge, die ein sehr feines Netz über die Erdoberfläche zogen. Es erwies sich, daß diese Mycelien ihren Ursprung aus den Rändern und Bruchstellen der Thallusfetzen nahmen, auch die Unterseiten der blattartigen Stücke waren reichlich ausgewachsen, die Oberseiten dagegen fast unverändert. Bezüglich dieser ist das Verhalten offenbar dasselbe, wie es früher die Regenerationsversuche an *Xanthoria* zeigten, lockere und gonidienhaltige Partien gingen in der Entwicklung voran. Es ist übrigens möglich, daß das Zurückbleiben der Algen dem starken Austrocknen des verwendeten Materiales zuzuschreiben ist.

d) Über die Austrocknungsfähigkeit der Soredien sind folgende Beobachtungen gemacht worden. Von *Cladonia (glauca* und besonders *squamosa)*-Stämmchen, die 5 Monate trocken im kalten Zimmer gelegen hatten (ca. 10° C.), sproßten noch reichlich die Soredien aus. Nach wenigen Tagen war an den Kanten und Ecken ein flaumig vordringendes Mycel zu erkennen. Die Algen erwiesen sich aber zum Teil schon als vertrocknet und die Entwicklung stockte deshalb oft nach kurzer Zeit. Andere dagegen waren entwicklungsfähig geblieben und gediehen auch nach der halbjährigen Trockenheitsperiode völlig normal.

e) Feststellung der auf Pilz und auf Alge im einzelnen günstig oder ungünstig wirkenden Faktoren wäre natürlich erwünscht. Doch setzen die an sich schon so sehr lang dauernden Kulturen und ihr häufiges Mißlingen Schwierigkeiten. Es zeigte sich aber durch Beobachtung von auf der Erdoberfläche stets entstandenen, im Feuchtigkeitsgehalt differierenden Lokalitäten, daß ohne einen auf der Erde bemerkbaren Grad von Feuchtigkeit die Entwicklung stockt, ja daß bei einem auch nur eben beginnenden Körnigwerden der Oberfläche die Vorstadien der Lager stark kollabieren (s. o. S. 410), daß ferner an dauernd feuchteren Orten die Alge, nach ihnen aber auch der Pilz, also die Gesamtentwicklung begünstigt sind. Hier tritt gerade auch die Trennung von beiden Komponenten trotz guter Entwicklung beider am ehesten hervor.

Dunkelheit hemmt die Entwicklung der Algen, kann aber eine Zeitlang die des Pilzes bei genügender Feuchtigkeit gestatten, vielleicht fördern, wenigstens wiesen dunkel angesetzte Kulturen

1) Vgl. Tobler, a. a. O., S. 426.

von *Cladonia squamosa*-Soredien auf einige Wochen lediglich aussprossende und zwar auffallend weit über die Erdoberfläche verbreitete Pilzhyphen auf. Als sie in etwa 1—2 Monaten verschwanden, war von Algen nichts zu bemerken. Auch später, wieder am Lichte, blieb die Entwicklung erloschen. Es ist möglich, hier an einen Saprophytismus des Pilzes auf den Soredienalgen zu denken.

2. Natürliches Vorkommen sich entwickelnder Soredien.

Es lag nahe, die in Kulturen gewonnenen Resultate mit der Natur zu vergleichen. Besaßen sie irgend welche Bedeutung, so mußte auch im Freien sich Analoges vorfinden. Es ist bekannt, daß sorediöse Anflüge (Lepra, früher Lepraria u. dgl.) über einen niederen Grad der Entwicklung vielfach nicht hinaus gelangen, d. h. auf dem Stadium des laubartigen Thallus (höchstens) stehen bleiben und jedenfalls nie die meist erst mit der Fruktifikation erscheinenden Artcharaktere erkennen lassen¹⁾. Besonders massenhaft trifft das auf Cladonien zu, denen an Baumstümpfen, Wegrändern in Wald und Heide ein hervorragender Anteil der Besiedelung zukommt. Da ihre Verbreitung durch Soredien die hauptsächlichste sein dürfte, wie schon öfter angegeben wurde²⁾, so mußte in Cladonienanflügen das Bild meiner Kulturen auf Erde wiedererwartet werden. Das ist in der Tat der Fall.

Unter solchen grünlichgrauen Flechtenanflügen z. B. in der Nähe von *Cladonia (Cladina) silvestris* am Rande eines Heideweges bemerkte man³⁾ des öfteren neben verschiedenen Stufen gelungener Soredientwicklung, ja Thallusbildung auch verfärbte mißlungene Stadien, sowohl fast oder ganz rein weiße Pilzklümpchen (durch Hyphencharakter als Flechtenpilz, durch Ballenform als sorediöser Abstammung gekennzeichnet), als auch stärker ergrünte

1) Vgl. Branth, a. a. O., S. 168.

2) Branth, a. a. O., S. 168 u. Krabbe (Entwicklungsgeschichte u. Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*, Leipzig 1891, S. 19) gibt sogar an, daß die Thallusentwicklung in der Natur stets von Soredien ausgehe. Er betrachtet in vielen Fällen (erloschener Ascussporenbildung) die Soredien als die einzig mögliche Vermehrungsweise. Krabbe schildert in einem Satz die Thallusbildung von Soredien aus, der aber nur als Mutmaßung ausgesprochen ist, jedenfalls nicht dem von mir Beobachteten entspricht.

3) Am besten im stereoskopischen Mikroskop mit auffallendem Licht.

mit oberflächlich sitzenden Algen. Außerdem sind daneben auch allenthalben verwachsende und verwachsene Soredien vorhanden (vgl. Taf. III, Fig. 11).

Geht man nun den Anflügen an sichtlich abweichende und für die normale Lagerentwicklung ungeeignete Standorte und Winkelchen nach, etwa in benachbarte Moosräschen, Erdlöcher, Astwinkel u. dgl. hinein, so überwiegen die mangelhaften Exemplare. In kleinen (feucht-dunklen?) Löchern bildete der Pilz wohl auch ein Luftmycel, während die Farbe stets heller wurde, d. h. die Algen zurücktraten. Wenigstens war am Lichte die Gesamtfärbung grüner.

Es liegen nach allen Beobachtungen die Verhältnisse wohl also nicht ganz so einfach, wie es Branth (a. a. O., S. 167) darstellt. Es läßt sich nicht generell behaupten¹⁾, daß die starke Feuchtigkeit den Pilz vernichtet (man denke an die Hängetropfenkulturen!) und ebensowenig ist die undeutlich ausgesprochene Annahme eines Reizes, den die Hyphen auf die Algen ausüben, völlig bewiesen²⁾. Auf die bei Branth, mit Bezug auf Nilson³⁾ erwogene Auffassung der Soredien als zufälliger, abnormer Zustände will ich hier nicht weiter eingehen. Das häufige mangelhafte Gedeihen derselben, vor allem die daneben beobachteten Entwicklungen von Bruchstücken verschiedener Art (die ich isidienartig nannte) als einer Parallele, ließen sich wohl in dem angedeuteten Sinne verwerten. Auch das Verhalten der isolierten und auf feuchter Erde kultivierten Soredien mit dem Freiwerden der Algen stimmt mit Nilsons³⁾ Annahmen überein.

1) Stahl hat (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, II, Über die Bedeutung der Hymenialgonidien, 1877, S. 19) beobachtet, daß anhaltende übermäßige Feuchtigkeit eine abnorme Anschwellung der Hyphen zeitigt, sowie, daß dann Rindenzellen auswachsen können.

2) Branth schreibt (a. a. O., S. 167), die relative Größe der Gonidien gegenüber den freilebenden Algen teils einem Reiz der Hyphen, teils dem Schutz gegen Austrocknen zu. „I Vand“ fährt er fort, „ødelaegges Lavsvampens Hyfer totalt ved Maceration, saa at Algerne bliver fri. Fugtig Luft bringer Hyferne i en sygelig Tilstand, saa at de fra at vaere en ansprende Pirring (d. i. Reiz) for Algerne, kommer til at virke paa disse saaledes som i Soredierne, nemlig haemmende og svaekkende“.

3) Nilson, B., Zur Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Systematik der Flechten (Bot. Notiser 1903), besonders S. 14 ff. Nilsons biologische Angaben sind immerhin beachtenswert, trotzdem er leider auf Ausführlichkeit verzichtet, ja unbegreiflicherweise dies betont (S. 19). Seine Mitteilung über *Cladonia* ist übrigens schon bei Krabbe gegeben, dessen Arbeit ihm wohl entgangen ist.

Zusammenfassung.

Wie Kulturen und freies Vorkommen zeigen, entwickeln sich *Cladonia*-Soredien, vielfach zu mehreren verwachsend, sehr langsam und zeigen wesentliche Zunahme beider Komponenten, ehe sie später unter Zurücktreten der Alge in die Lagerbildung übergehen. Viele Soredien finden hierfür nur schwer die offenbar sehr spezialisierten optimalen Bedingungen und schwanken deshalb bei ihrer Entwicklung zwischen einem Übergewicht des Pilzes und einem solchen der Alge lange Zeit hin und her. Von einseitig wirkenden Faktoren ist Dunkelheit als den Pilz gegenüber der Alge fördernd, stärkere Feuchtigkeit namentlich für Anfangsstadien die Gesamtentwicklung hebend (vielleicht weil den Algen dienlich) erkannt. Die Soredien sind etwa ein halbes Jahr gegen Trockenheit ziemlich resistent, ohne die Entwicklungsfähigkeit zu verlieren, wo dies geschieht, leiden die Algen zuerst.

Literatur-Verzeichnis zu II.

- Branth, J. S. D., Soredium, Lepra, Isidium. Botan. Tidskrift, 29, 1909, S. 167.
 Fünfstück, M., Lichenes (Flechten) A. Allgemeiner Teil. Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien I, 1*.
 Krabbe, G., Entwicklungsgeschichte und Morphologie der polymorphen Flechtengattung *Cladonia*. Leipzig 1891.
 Nilson, B., Zur Entwicklungsgeschichte, Morphologie und Systematik der Flechten. Botan. Notiser, 1903.
 Stahl, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten II. Über die Bedeutung der Hymenialgonidien. Leipzig 1877.
 Tobler, F., II Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 27, 1909, S. 421.
 Zahlbruckner, A., Lichenes (Flechten) B. Spezieller Teil. Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien I, 1*.

Erklärung der Tafel-Figuren.

Tafel III.

Fig. 1. *Phacopsis vulpina*, Parasymbiont in *Evernia vulpina*. Nach mit Jod gefärbtem Präparat (*Phacopsis*-Hyphen blau). Links Gonidienschicht, rechts Mark im Längsschnitt. Vergr. 490.

Fig. 2. Wie vor. Rechts der Flechtenthallus noch nicht infiziert; links *Phacopsis* bereits mit herausgetretenem *Ascus*-Lager. Auf diesem die abgestorbene Flechtenrinde. Die Hyphen der *Phacopsis* nähern sich den u. l. vermehrten Gonidien. Nach mit Jod gefärbtem Präparat; etwas schematisiert. Vergr. 100.



Fig. 3. *Phacopsis*-Hyphen um *Evernia*-Algen. Diese mit starker Vergällung. Nach mit Jod gefärbtem Präparat. Flechtenhyphen fortgelassen. Vergr. 490.

Fig. 4. *Phacopsis*-Hymenium, durch *Evernia*-Spermogonium unterbrochen. Abnahme der *Phacopsis*-Hyphen mit Unterbrechung der Gonidienschicht. Flechtenhyphen fortgelassen. Nach mit Jod gefärbtem Präparat. Etwas schematisiert. Vergr. 100.

Fig. 5. *Karschia destructans*, steril auf *Chaenotheca chrysocephala*; fertil auf *Larix*-Borke. Rechts ein *Karschia*-Apothecium an einem fertilen Flechtenthallusrest. Vergr. etwa 20.

Fig. 6. *Karschia* auf *Chaenotheca*, darunter die *Larix*-Borke. Verteilung der Algen. Flechtenhyphen fortgelassen und etwas schematisiert. Vergr. 80.

Fig. 7. Wie vor., aber älter. *Karschia* bis auf die Borke herabgesunken. Flechtenhyphen fortgelassen. Etwas schematisiert. Vergr. 80.

Fig. 8. Ascus und Paraphysen von *Karschia destructans*. Vergr. ca. 750.

Fig. 9. Ascussporen von *Karschia destructans*. Vergr. 800.

Fig. 10. Rand der *Karschia* über *Chaenotheca*, bereits bis zur Borke durchgedrungen. Algen von links teilweise umspinnen. Vergr. 190.

Fig. 11. *Cladonia*-Soredien aus der Natur. Verwachsend. Vergr. 490.

Münster (Westf.), Botan. Inst. d. Univ., 12. 11. 10.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [49](#)

Autor(en)/Author(s): Tobler Friedrich

Artikel/Article: [Zur Biologie von Flechten und Flechtenpilzen. 1. II. 389-417](#)