FLORA

71. Jahrgang.

Nro. 30—32. Regensburg, 21. Oct., 1., 11. Nov. **1888.**

Inhalt. G. Lindau: Ueber die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien. (Mit Tafel X.) — Dr. J. Müller: Lichenes Portoricenses. — F. Stephani: *Porella Levieri* Jack et Stephani n. sp. — Einläufe zur Bibliothek und zum Herbar.

Beilage. Tafel X.

Ueber die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien.

Von **Gustav Lindau.**

(Mit Tafel X.)

Die Flechtenforschung, der durch die classischen Arbeiten Schwendener's neue Bahnen gewiesen wurden, bekam eine weitere, fruchtbare Anregung durch Stahl's[1]) Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte der *Collemaceen.* Aus ihr ergaben sich vor allen Dingen zwei wichtige Folgerungen. Einesteils erhielt die Ansicht de Bary's, dass bei den *Ascomyceten* eine Befruchtung stattfände, durch die Auffindung eines neuen Typus derselben eine Bestätigung, andernteils zeigte sich eine weitgehende Analogie mit den Befruchtungsvorgängen bei den *Florideen.*

Was den ersten Punkt betrifft, so hat sich zwar im Lauf der Zeit eine etwas andere Auffassungsweise[2]) bezüglich der von de Bary zuerst behaupteten Sexualität der *Ascomyceten* geltend gemacht, aber doch lässt sich diese Hypothese, nachdem sie durch Beobachtungen Brefeld's[3]), Krabbe's[4]) bei einigen Formen nicht bestätigt wurde, für andere noch nicht von der Hand weisen.

[1]) Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. I.
[2]) Vergl. dazu de Bary, Beiträge IV.
[3]) Brefeld, Schimmelpilze, namentlich IV.
[4]) Krabbe, Bot. Ztg. 1882.

Wir können in der ersten Differenzierung der Frucht bei den *Ascomyceten* 2 Typen unterscheiden, wenn wir diejenigen Fälle ausser Acht lassen, bei denen ein gesondertes Entstehen der Frucht- und Hüllhyphen bis jetzt nicht beobachtet ist.

Beim ersten treten an den Mycelfäden als Auszweigungen Archicarpien (Ascogone) und Pollinodien neben einander auf. Jedoch finden sich nicht bei allen hierher gehörigen Arten beide Organe ausgebildet (*Chaetomium, Melanospora* etc.), oder sie sind in ihrer ganzen äusseren Form so übereinstimmend gebaut, dass sie nicht unterschieden werden können (*Eremascus, Penicillium* etc.). Die Gattung *Eurotium,* die sich durch ein schraubig gewundenes Ascogon und ein an ihm hinaufwachsendes Pollinodium auszeichnet, diente zum Ausgangspunkt aller weiteren Deutungen bei anderen *Ascomyceten.* De Bary constatierte hier die Resorption der Membranen zwischen Pollinodium und Ascogon an einer Stelle und deutete auf Grund dieser Thatsache ähnliche Vorgänge bei anderen Arten. Da jedoch ein geschlechtlicher Act nur bei der Vereinigung des Plasmas beider Geschlechtsäste möglich ist, und diese hier wirklich stattfand, so musste man für die übrigen nicht mit einer so bequemen Uebergangsstelle versehenen Arten zu dem dunkeln Vorgang einer Plasmadiffusion durch die Wandung seine Zuflucht nehmen. Wie man sich allerdings die Diffusion des Plasmas oder vielmehr des Kerns, auf dessen Vereinigung mit dem der Ascogonzelle doch wohl allein die Befruchtung beruhen kann, vorzustellen hat, bleibt um so ungewisser, als nicht einmal Wahrscheinlichkeitsbeobachtungen für diese angenommene Thatsache vorliegen. Wenn man ferner bei den Pilzen, die zwar ein ausgebildetes Archicarp, aber kein oder nur ein rudimentäres Pollinodium besitzen, eine Reduction der männlichen Geschlechtsorgane als selbstverständlich annimmt, so erscheint doch eine solche naturphilosophische Speculation, falls sie sich nicht auf gewichtige Gründe stützt, eben so gewagt.

Während sich bei diesem ersten Typus der Fruchtentwicklung die als männlich und weiblich gedeuteten Zellen stets nahe bei einander entwickeln, und deshalb die Befruchtung unmittelbar ohne Ausbildung besonderer Organe an ihnen erfolgen kann, haben sich beim 2. Typus, der als der höher stehende anzusehen ist, die männlichen Organe total different von den weiblichen gestaltet.

Die fadenförmigen Pollinodien sind durch Behälter ersetzt, in denen auf Sterigmen kleine, stäbchenförmige Körper, Spermatien, abgeschnürt werden. Das weibliche Organ hat sich in 2 Teile differenziert, in ein unter der Rinde liegendes Ascogon und ein Empfängnisorgan, Trichogyn, das mehr oder weniger über die Oberfläche des Thallus hervorragt.

Die ersten Beobachtungen über die Function dieses eigentümlichen Apparates rühren von Stahl[1]) her, der auch die Terminologie dafür schuf im Anschluss an die ähnlichen Verhältnisse bei den *Florideen.*

Bei der Variation in der Fruchtentwicklung der letzteren können natürlich manche Gattungen zum Vergleich nicht herangezogen werden (z. B. *Dudresnaya*), aber dafür bieten andere *(Halymenia, Nemastoma)*[2]) manche Berührungspunkte mit den *Collemaceen.* Gewöhnlich finden sich die Carpogone als Endäste des Laubes; bei den letztgenannten Algen liegt aber das Carpogon im Gewebe, und das Trichogyn geht von ihm aus nach der Oberfläche, durchwächst also nachträglich erst die Rinde. Auch die Antheridien haben bei vielen *(Gracilaria, Corallineen)* eine Form, die der der Spermogonien der *Ascomyceten* sehr ähnlich ist.

Wenngleich nun eine Verwandschaft beider Pflanzenclassen durchaus nicht angenommen werden kann, so darf doch die Berechtigung, ähnliche Organe, auch wenn sie nicht homolog sind, ihrer Function nach ähnlich zu deuten, nicht abgesprochen werden, da ja auch die Phanerogamen manches Beispiel bieten, wie die Natur bei durchaus fernstehenden Familien verschiedene Organe durch gleiche Umbildung derselben Function anpasste. Ich erinnere nur an die merkwürdige Uebereinstimmung der *Papilionaceen* und *Polygalaceen* in ihrem Blütenbau. Stahl hat deshalb mit vollem Recht einen Vergleich zwischen *Florideen* und *Collemaceen* gezogen und die Spermatien als männliche Befruchtungsorgane angesprochen.

Von manchen Forschern sind allerdings die Vorgänge bei den *Collemaceen* anders aufgefasst und gedeutet worden.

Ueber die Natur des Ascogons als schlaucherzeugendes Organ, der Woronin'schen Hyphe bei vielen *Pyrenomyceten*[3])

---

[1]) Stahl, l. c.

[2]) Bornet et Thuret, Notes algologiques I.

[3]) Fuisting, Zur Entwicklungsgeschichte der *Pyrenomyceten.* Bot. Ztg. 1867 u. 1868.

entsprechend, ist wohl kein Zweifel laut geworden, um so mehr über die des Trichogyns.

Die Ansicht van Tieghem's, dass dasselbe ein Respirationsorgan für das Ascogon sei, trägt ihre Haltlosigkeit in sich selbst und bedarf keiner weitern Zurückweisung.

Man kann ferner das Trichogyn für einen wieder vegetativ werdenden Teil des Ascogons halten. Hierzu wäre hauptsächlich erforderlich, dass der Trichogynfaden in allen Punkten einer vegetativen Hyphe gliche. Dies ist nun weder bei den *Collemaceen* noch bei den in vorliegender Arbeit beschriebenen Flechten der Fall. Die Unterschiede sind im Gegenteil immer sehr deutliche. Das Trichogyn besitzt fast immer in der Breiten-, gewöhnlich auch in der Längenausdehnung ganz wesentlich differierende Zellen und reicheren Plasmainhalt, der sich durch die Dunklerfärbung mit Chlorzinkjod zu erkennen giebt. Auch an der Bildung der Rinde müsste es wie jede andere vegetative Hyphe teilnehmen und nicht dieselbe durchwachsen, während die anderen Fäden schon kurz vor der Oberfläche absterben.

Weshalb sich das Trichogyn so verhält, dafür steht allerdings, wenn man die Deutung Stahl's nicht anerkennt, eine hinreichende Erklärung noch aus; es genügt hier nicht, das Bestehende, wenigstens durch einige Analogieen Gestützte umzustürzen, sondern es muss auch ein Neues an die Stelle des Alten gesetzt werden, sofern man überhaupt danach strebt, Thatsachen unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen und nicht gleichsam ein Gebäude aufzuführen sich bemüht, dem durch Entziehung des Mörtels der nötige Halt geraubt wird.

Was einen ferneren wichtigen Punkt in der Sexualitätsfrage betrifft, nämlich die Function der Spermatien, so reichen allerdings die bis jetzt darüber gemachten Beobachtungen noch nicht hin, um ein allgemein gültiges Urteil darüber auszusprechen.

Wenn die Spermatien auch schon seit ihrer ersten Entdeckung für männliche Organe angesprochen wurden, so brachte doch die ersten stichhaltigen Gründe dafür erst Stahl. Freilich fehlt in seinem Beweise für ihre männliche Function das wichtigste Glied, der Uebertritt des Plasmas aus dem Spermatium in das Trichogyn. Die Unsicherheit, die hier in seinen Beobachtungen herrscht, giebt er selbst zu. Seit jener Zeit ist

noch bei mehreren Objecten[1]) die Anheftung der Spermatien am Trichogyn gesehen worden, aber immer wieder ergiebt sich dieselbe Unbestimmtheit wegen der Kleinheit der in Frage kommenden Gebilde. Dasselbe gilt in diesem Punkte auch von vorliegenden Untersuchungen. Bei allen Arten, bei denen ich das Anhaften beobachtete, schien mir die Verbindung eine festere zu sein, aber von einem Uebertritt des Plasmas oder von Verschmelzung der Membranen war nichts sicheres zu bemerken.

In neuester Zeit hat Möller[2]) die Frage nach der Keimung der Spermatien wieder in Angriff genommen, nachdem schon von Tulasne und Cornu bei vielen *Pyrenomyceten* das Auswachsen der Spermatien in einen kurzen Keimschlauch beobachtet worden war. Nach den bis jetzt veröffentlichten Resultaten Möller's keimten bei den untersuchten Krustenflechten die Spermatien, allerdings bei manchen erst nach längerer Zeit und wuchsen zu einem Flechtenthallus heran. Ob ihm dies auch für *Lecanora subfusca* und *Lecidella enteroleuca,* deren Fruchtentwicklung in einem Teil der vorliegenden Arbeit geschildert werden soll, geglückt ist, darüber lässt mich allerdings seine Abhandlung im Ungewissen, doch zweifle ich nicht, dass es ihm dank der vervollkommneten Brefeld'schen Culturmethoden gelungen ist oder noch gelingen wird. In wie weit er günstige Resultate bei den Strauch- und Laubflechten erlangt hat, müssen weitere Veröffentlichungen zeigen.

Sollte allerdings auch bei den *Collemaceen* das Auswachsen der Spermatien zum Thallus erfolgen, so wäre damit der Stahl'chen Hypothese der feste Boden entzogen, denn es erschiene doch zu wunderbar, wenn die Spermatien zu gleicher Zeit asexuelle Conidien und männliche Befruchtungsorgane wären. Eines von beiden können sie nur sein, denn es wäre ein solcher Fall von doppelter Function unerhört im Pflanzenreich und ohne jedes Analogon.

Vorliegende Untersuchungen verfolgen einen doppelten Zweck. Einesteils sollten sie den gesonderten Ursprung von Schlauch- und Hüllsystem, der bei mehreren von

---

[1]) Bei *Polystigma rubrum* (Fisch, Bot. Ztg. 1882, Frank, Landwirthschaftliche Jahrbücher 1883) und bei *Gnomonia erythrostoma* (Frank, Landw. Jahrb. 1886. Ob hier wirklich ein Trichogyn vorhanden?)

[2]) Untersuch. aus dem bot. Inst. zu Münster 1887.

Krabbe uutersuchten Arten nicht nachzuweisen war, au einer Reihe von Flechten darlegen, andernteils die ersten Anfänge der Apothecien, die bis jetzt nur wenig bekannt sind, näher beleuchten. Wenn ich hierbei auf Thatsachen gekommen bin, die den Stahl'schen gleichen, so ist mir dies um so erfreulicher, als ich durch Herbeischaffung von neuem Material die brennende Frage nach der Sexualität der Flechten wenigstens um einen kleinen Schritt gefördert zu haben glaube.

Ich wende mich jetzt sofort zur Beschreibung der von mir untersuchten Arten.

Anaptychia ciliaris Krb.

Am Thallus der *Anaptychia* lassen sich deutlich, wie bei allen übrigen Strauchflechten, 3 Schichten uuterscheiden, Rinden-, Gonidien- uud Markschicht.

Im Gegensatz zu andern Gattungen der Strauchflechten, wie *Usnea, Cornicularia, Ramalina,* bei denen die Rinde die beiden andern Schichten des Thallus umschliesst, bedeckt sie bei unserer Flechte nur den obern, dem Substrat abgekehrten Teil der Lappen. Dieser Eigenschaft wegen bildet *Anaptychia* einen Uebergang zu den Laubflechten, ja einige Autoren stellen sie sogar zu *Parmeliaceen.*

An den Rändern der Thalluslappen reicht das Rindengewebe etwas über die Mittellinie nach der Unterseite herum und ist hier auch gewöhnlich etwas dicker als oben. Durch Lücken, die bei der eigentümlichen Anordnung der Gonidien häufig sind, reicht es oft tief in den Thallus hinein und berührt so unmittelbar das Mark. Seine einzelnen Fasern verlaufen im allgemeinen parallel nach oben, doch kommen häufig Fäden vor, die in wunderlichen Krümmungen zwischen den andern hindurchgewachsen sind. Ein typisches Pseudoparenchym kommt nicht zustande. Zwar ist es bei in Wasser liegenden frischen Querschnitten nicht möglich, die einzelnen Fasern in ihrem Verlauf zu verfolgen, doch gelingt dies leicht nach Behandlung mit Kali und Chlorzinkjod. Da die Rindenhyphen nicht alle in einer Ebene endigen, sondern viele von ihnen mit ihren Spitzen noch ein Stück über diejenige Stelle hinausragen, bis zu der sie mit anderen Hyphen verwachsen sind, so erscheint die

Oberfläche des Thallus nicht glatt, sondern mit kleinen Fadenspitzen besetzt, die etwas gebräunt sind und keinen oder nur sehr geringen Plasmainhalt besitzen. Die Membran der Spitzen ist oben gleichmässig dick, durch welche Eigenschaft sie sich leicht von den weiter unten zu besprechenden Trichogynen unterscheiden lassen.

Die Dicke der Fäden ist im gesammten Thallus ungefähr dieselbe und beträgt 3,5 μ, wovon etwa die Hälfte auf das Lumen fällt.

Die Gonidien sind grün. Meist liegen Haufen von ihnen zusammen, Lücken zwischen sich lassend; nur am Rand der Lappen ist ihre Verteilung eine gleichmässigere. Hier ist die ganze Schicht auch etwas dicker als an der Oberseite und reicht wie die Rinde nach unten herum. Durch Chlorzinkjod färbt sich der Inhalt der Algenzellen tief braun, die Membran violett. Letztere Reaction giebt eine leichte Unterscheidung zwischen Gonidien und Ascogonzellen, die ihnen in Form und Inhalt sehr ähnlich sind.

Die Markhyphen unterscheiden sich von denen der übrigen Schichten nicht, wie denn überhaupt die Unterscheidung mehrerer Gewebearten im Flechtenthallus eine rein äusserliche, nicht durch anatomische Verschiedenheiten der sie zusammensetzenden Grundelemente bedingte ist. Die Zellen haben eine durchschnittliche Länge von 10—12 μ und führen einen von Chlorzinkjod schwach gelb gefärbten Inhalt. Die Markhyphen verflechten sich nur locker und ganz unregelmässig. Trotzdem kommen bisweilen Stränge vor, die aus vielen parallelen Hyphen zusammengesetzt, vorwiegend in der Längsrichtuug der Lappen verlaufen.

Vom Mark gehen sehr häufig, namentlich an den Rändern Fadenbüschel ab, welche die bekannten braunen Zotten bilden, denen die Flechte ihren Speciesnamen verdankt. Sie bestehen aus in der Längsrichtung parallelen, gebräunten Hyphen, welche interstitienlos an einander schliessen und keine Gonidien zwischen sich enthalten.

Die Orte, wo Spermogonien anzutreffen sind, zeigen sich schon äusserlich durch kleine Erhöhungen an, in deren Mitte sich die Mündung als winziger, schwarzer Fleck zu erkennen giebt.

Die Entwicklungsgeschichte der Spermogonien zu untersuchen, lag mir fern. Soviel ist sicher, dass dieselben in der

Gonidienzone entstehen. Die Pilzfäden beginnen stark auszusprossen, schieben die hier liegenden Gonidien zur Seite und bilden einen dichten Knäuel, der auf einem Querschnitt eine lückenlose Verflechtung zeigt. Ueber die Entstehung des Hohlraums und des Ostiolums vermag ich nichts anzugeben. Die Höhlung des fertigen Spermogons ist selten einfach, gewöhnlich wird sie durch vorspringende Leisten unvollkommen geteilt. Wahrscheinlich entstehen diese vielkammerigen Gebilde durch Verwachsen mehrerer Anlagen.

Die Spermatien werden auf mehrzelligen Sterigmen abgeschnürt und sind cylindrisch, an beiden Enden abgerundet, 3,5 μ lang.

Ich komme jetzt zur Entwicklungsgeschichte des Apotheciums.

Ob diejenigen Gebilde, welche ich dafür ansehe, die ersten Anlagen der Ascogone sind, muss ich dahingestellt sein lassen; doch sprechen mehrere gewichtige Gründe dafür.

Auf Schnitten durch günstiges Material, wie man solches nach längeren Regenperioden im Winter an allen Orten trifft, wo die Flechte überhaupt die geeigneten Bedingungen zur Fructification findet, bemerkt man nämlich bei Betrachtung in Wasser in bestimmten Zellen einen stark lichtbrechenden, glänzenden Inhalt, der sich durch Chlorzinkjod tief braun färbt. Meist giebt nicht der gesammte Inhalt diese Reaction, sondern es bleiben an den Enden der Zellen Zipfel und mitten drin schmale Banden, welche die Gelbfärbung der vegetativen Hyphen zeigen (Fig. 1).

Am häufigsten findet man diese Primordien als seitliche Anhänge an einer Hyphe. Eine der vegetativen Zellen ist hervorgewachsen, und ihr Ende keulig angeschwollen. Oft sind diese Zellen wieder zu einem Faden ausgewachsen, der einer vegetativen Hyphe völlig gleicht. Endlich kommen die Primordien auch als Endzellen von Hyphen vor. Sie sind gewöhnlich einzellig, doch sind solche von 2 oder 3 Zellen nicht selten. Bei gutem Material gewöhnlich massenhaft vorhanden, beschränkt sich ihr Vorkommen auf die Gonidienzone in ihrer Mitte oder an ihrer unteren Grenze, also auf die Orte, an denen später Ascogone zu finden sind. Mehrmals beobachtete ich jedoch einzelne in der Markschicht. Die meisten von ihnen kommen nicht zur Weiterentwicklung, denn die Zahl der später vorhandenen Ascogone ist gering im Vergleich zu der Menge




a
b



jener. Regel dürfte sein, dass die sich nicht fortentwickelnden Primordien wieder vegetativ auswachsen, wie ich dies von dem in Fig. 1 a abgebildeten annehme.

Die Gründe, welche mich bestimmen, die geschilderten Zellen für Ascogoninitialen zu halten, sind folgende. Zuerst der reiche Plasmagehalt, der sie ganz besonders auszeichnet, sodann ihre eigentümliche, von der der übrigen Zellen abweichende Form und ihre Länge (15—30 μ gegen 10—12 μ der Markhyphenzellen). Endlich beobachtete ich mehrmals junge Ascogone[1]), deren Trichogyne die Thallusoberfläche noch nicht erreicht hatten, welche seitlich an einem Faden sassen, so dass sie durch Fortwachsen eines der geschilderten, seitlich hervorsprossenden Primordienzellen entstanden zu sein schienen (Fig. 2).

Die Weiterentwicklung der Primordien konnte ich nicht direct verfolgen. Als nächstes Stadium fand ich bereits fertige Ascogone. Diese bestehen aus einer unbestimmten Anzahl von dicken, fast tonnenförmigen, in Form und Grösse von den vegetativen völlig verschiedenen Zellen. Der Umriss ihres Lumens, und ihn kann ich aus weiter unten zu erörternden Gründen nur zur Betrachtung heranziehen, wechselt von der Kreis- bis zur Ellipsenform; eine grosse Anzahl Messungen ergaben eine durchschnittliche Länge von 6,8 und Breite von 4,4 μ.[2]) Die Ascogone, bald seitliche Fortsätze, bald Enden vegetativer Hyphen bildend, machen nur wenige Windungen, die häufig schraubig, in den meisten Fällen jedoch unregelmässig und unentwirrbar sind.

Der Inhalt der Ascogonzellen gleicht bei Betrachtung im Wasser dem der Primordien, nur färbt er sich durch Chlorzinkjod gleichmässig dunkelbraun. Die Membran verquillt sehr stark in Kali und Chlorzinkjod, ihre äussere Begrenzung ist deshalb an Präparaten, die längere Zeit in letzterem Reagens gelegen haben, nicht mehr zu erkennen. Dagegen hebt sich der braune Inhalt sehr scharf ab. Ungefärbt sind die Ascogone schwer und nur nach langer Uebung zu erkennen. Diese

---

[1]) In der Terminologie schliesse ich mich Stahl an, der den ganzen Fruchtapparat Carpogon, seinen schraubig eingerollten Teil Ascogon, den dasselbe fortsetzenden Faden Trichogyn nennt.

[2]) Alle Messungen von Ascogonzellen sind, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, an Präparaten ausgeführt, welche mit Kali und Essigsäure behandelt, längere Zeit in Chlorzinkjod gelegen hatten.

schwierige Sichtbarkeit auf frischen Schnitten veranlasste mich, alle meine Präparate in Chlorzinkjod aufzubewahren. Hierin hält sich die Färbung des Inhalts sehr lange und kann stets durch frischen Zusatz von Chlorzinkjod wieder aufs schönste hervorgerufen werden.

Die Ascogone finden sich fast immer im mittleren Teil der Gonidienzone, selten im untern. Gewöhnlich liegen mehrere zusammen, oft so dicht, dass ihre Windungen unentwirrbar sind, und es den Anschein erweckt, als ob wir es hier mlt Verzweigungen zu thun hätten. Doch ist entschieden letzteres nicht der Fall, denn mit Sicherheit konnte ich solche an keinem einzigen Ascogon sehen. Vegetative Fäden, aus Markhyphen entstehend, schliessen die Ascogone dicht ein, doch nicht so, dass man nicht ein deutliches Bild von ihnen bekommen könnte. Das Lumen dieser Fäden, welche die ersten Anfänge der Paraphysen darstellen, ist etwas schmaler als das der Markhyphen. Ihre Verzweigungen sind sehr verschiedenartig; oft entsendet ein Faden einen Ast, der in grossem Bogen sich noch unten krümmt, um erst dann senkrecht gegen die Thallusoberfläche zu wachsen. Trotz aller kleinen Modifikationen gewähren die Fäden doch im allgemeinen das Bild eines nach oben wachsenden Bündels paralleler Hyphen (Fig. 3).

Jede der geschilderten Anlagen bildet in der Gonidienzone einen Hof, der namentlich dicht auf beiden Seiten, weniger oben und unten von Gonidien umgeben wird. Seitlich liegen diese meist in so dichten Haufen, dass es unmöglich ist, zwischen ihnen Pilzfäden zu verfolgen. Einzelne Gonidien kommen auch mitten in der Anlage vor neben den Ascogonen oder in ihren Windungen. Was aus ihnen bei dem spätern Wachstum der Fruchtanlage wird, vermag ich nicht zu sagen; im fertigen Apothecium sind sie oder ihre Ueberreste nicht mehr nachweisbar. Die seitlich gelegenen Gonidien sind immer in lebhafter Teilung begriffen, woraus sich ihre verschiedene Grösse leicht erklärt. Für die spätere Ausbildung des Excipulum hat dieser Vorgang seine Bedeutung, wie wir sehen werden.

Nach oben setzt sich jedes Ascogon in ein Trichogyn fort, das meist gerade durch die Rinde emporgewachsen ist. Doch sind Trichogyne nicht selten, welche im Bogen die Oberfläche erreichen. Mit ihrer stets unverzweigten Spitze ragen sie ein Stück über die Rinde heraus, etwa eben so lang oder oft länger als die vorstehenden Spitzen der Rindenhyphen.

Beim Uebergang des Ascogons in das Trichogyn werden die Zellen länger, schmaler, bis schliesslich das Trichogyn mit einer langen, schmalen Zelle abschliesst, die bereits weit unter der Thallusoberfläche beginnt. Ungefärbt ist das Trichogyn kaum von den Rindenfasern zu unterscheiden, namentlich im Teil über dem Thallus. Gefärbt sind die Unterschiede leicht kenntlich. Der Inhalt der Rindenhyphen nämlich färbt sich gelblich, während er beim Trichogyn eine bräunliche, jedenfalls dunklere Farbe annimmt.

Die Trichogynspitzen werden an Breite von denen der Rindenfasern übertroffen. Die Membran dieser ist überall gleich dick und verquillt stärker in Kali, während sie bei jenen allmählich von der Thallusoberfläche bis zur Spitze dünner wird und oben nur noch als äusserst zarte Linie erscheint.

Da die Spermatien nach feuchtem Wetter massenhaft entleert werden, und die Trichogyne sich gewöhnlich in der Nähe eines Spermogoniums aus dem Thallus erheben, so war es mir nicht schwer, Trichogynspitzen zu finden, an denen Spermatien klebten. Ebenso gut hafteten sie natürlich auch an den Spitzen der Rindenhyphen.

Ich muss hier anführen, dass mir die Verbindung zwischen Trichogyn und Spermatium eine innigere zu sein scheint, als wenn zufällig ein Spermatium einer Rindenfaser anliegt. Im letzteren Falle gelang es mir stets, dasselbe mittelst Durchziehen von Wasser unter dem Deckglas oder durch sanften Druck vom Faden zu entfernen. Beim Trichogyn vermochte ich dies selbst bei stärkerem Druck nicht. Gewöhnlich pendelte das Spermatium mit seinem freien Ende um die Anheftungsstelle am Trichogyn.

Unmöglich war es mir, auch nur die Andeutung einer Membranbrücke selbst bei stärkster Immersionsvergrösserung zu sehen, wie sie Stahl bei *Collema* gesehen zu haben glaubt. Obgleich hier bei der Grösse der Spermatien, 3,5 μ, es schon leichter wäre, eine Verbindung zu sehen, wenn sie existierte, so ist man dennoch denselben Täuschungen ausgesetzt wie bei kleinern Objecten. Jede geringe Erhöhung der Membran, jedes Körnchen auf derselben kann leicht den Anschein einer Membranverbindung erwecken. Durch blosse mikroskopische Betrachtung wird sich wohl die Frage, ob Copulation stattfindet, nicht lösen lassen.

Von den Vorgängen, die nach der Befruchtung sich am

Trichogyn der *Collemaceen* abspielen, konnte ich bei *Anaptychia* nichts wahrnehmen. Weder vermochte ich ein Umknicken oder Schlaffwerden der Trichogynspitzen, noch eine von oben nach unten fortschreitende Verquellung der Querwände zu constatieren. In älteren Anlagen, in denen die Paraphysen bereits das Ascogon dicht umhüllen, so dass es nur noch schwer sichtbar ist, findet man von Trichogynen keine Spur mehr. Ich muss also die Frage nach dem Schicksal der Trichogyne noch unbeantwortet lassen.

Von gleicher Wichtigkeit ist folgendes. Wie wir gesehen, hat jedes Ascogon nur ein Trichogyn, mehrere solcher Carpogone liegen dicht zusammen in einer Anlage; bei der Weiterentwicklung wäre es wohl denkbar, dass sich an der Bildung des ascogenen Gewebes mehrere Ascogone beteiligten. Bestimmtes vermag ich darüber nicht zu sagen, doch ist es mir wahrscheinlich, dass nur ein Ascogon zur Fortentwicklung gelangt. Das Apothecium nämlich, das noch keine Asci enthält, hat im Querschnitt beinahe die Form einer zusammengedrückten Klammer (–⌣–), in deren unteren Winkel eine Gruppe dicker Zellen zwischen den Paraphysen liegt, die sich allem Anschein nach auf die Windungen nur eines Ascogons zurückführen lassen.

Nach dem Absterben des Trichogyns beginnt das Gewebe um die Ascogone mächtig zu sprossen. Die Fäden wachsen namentlich im mittleren Teil der ursprünglichen Anlage parallel in die Höhe, während das Wachstum im unteren Teil kein so intensives ist. Hier strecken sie sich nicht nach oben, sondern verflechten sich und umhüllen das Ascogon. Dies bleibt dadurch wesentlich in der Lage, die es schon früher einnahm. Auch seine Grösse scheint sich bis zur fertigen Ausbildung der Paraphysen nicht merklich zu ändern.

Das runde Thallusstück, das sich über der Anlage befand und Rinde und einige Gonidien enthielt, wird durch die Streckung der Paraphysen emporgehoben und zum Absterben gebracht. Oft kann man einzelne Fetzen des abgehobenen Gewebes noch am Excipulum hängen sehen.

Zugleich wird auf die seitlich von der Anlage liegenden Teile der Gonidienschicht, in denen, wie oben gesagt, lebhafte Teilung der grünen Zellen stattgefunden hat, ein energischer Zug ausgeübt. Das Gewebe folgt dem Wachstum der Paraphysen, die in der Mitte des spätern Discus ihre Ausbildung

zuerst erreichen, und wir finden schliesslich am weiter entwickelten Apothecium ein Excipulum thallodes, in dem die Gonidien ähnliche Verteilung zeigen wie in der Gonidienzone. Grössere oder kleinere Gonidiengruppen liegen unter dem Hypothecium, doch meist nur bei jüngeren Apothecien.

Inzwischen beginnt auch das Ascogon lebhafter auszusprossen und gleichmässig nach allen Seiten hin Verzweigungen zu treiben, die mit dem Paraphysengewebe sich dicht verflechten. Die letzten Auszweigungen dieses so entstehenden ascogenen Gewebes sind die Asci, die zwischen den Paraphysen nach oben wachsen. Schläuche und schlaucherzeugendes Gewebe färben sich mit Chlorzinkjod blau.[1])

Durch das fortwährende Einschieben von neuen Schläuchen vergrössert sich die Scheibe des Apotheciums sehr schnell. Das Excipulum, das in der Jugend um den Rand des Hymeniums nach oben etwas herumgriff, wird durch das Wachstum derselben herunter gedrängt und bildet viele Zacken und Spitzen, die schwarze Scheibe wie ein Kranz umgeben.

Unter dem Apothecium bildet sich durch stärkeres Wachstum der darunter liegenden Thalluselemente ein kleiner Stiel aus.

Die Paraphysen sind im Alter oben gebräunt.

Ramalina fraxinea Fr.

Im Gegensatz zu *Anaptychia* tritt uns in *Ramalina fraxinea* eine typische Strauchflechte entgegen, bei der Rinden- und Gonidienschicht das Mark vollständig umschliessen.

Die Lappen des Thallus besitzen verschiedene Breite, sind meist unregelmässig wellig verbogen und tragen auf beiden Seiten Spermogonien und Apothecien. Die Verteilung dieser beiden Fructificationsorgane ist eine solche, dass an der Spitze der Lappen die Spermogonien beinahe ausschliesslich vorhanden sind und gegen die Basis hin an Zahl allmählich abnehmen, um den Apothecien Platz zu machen.

Die Rinde hat an Stellen des Thallus etwa gleiche Dicke und besteht aus einzelnen dicht verflochtenen Fäden. In Wasser liegende Schnitte zeigen sie als hellen Streifen, an dem nur

---

[1]) Einige Male beobachtete ich an älteren Apothecien eine Braunfärbung der Schlauchmembranen bei längerem Liegen in Chlorzinkjod.

einzelne undeutliche Striche den Verlauf der Hyphen kenntlich machen. Ihre oberste Schicht ist als abgestorben zu betrachten und bildet eine glatte Oberfläche, aus der nicht wie bei *Anaptychia* Hyphen hervorragen. Kali isoliert die einzelnen Fasern aufs deutlichste. Ihr Verlauf ist ziemlich regellos, doch lässt sich im ganzen eine der Oberfläche parallele Richtung der Hyphen nicht verkennen. In Betreff weiterer Details im Bau der Rinde verweise ich auf Schwendener's Abhandhandlung: Untersuchungen über den Flechtenthallus.

Die Gonidien sind ziemlich regelmässig, lückenlos verteilt. Gegen die Rinde setzt sich die Gonidienzone scharf ab, nicht so gegen das Mark. Gruppen von Algenzellen oder einzelne kommen auch im Mark vor, das an manchen Stellen sich überhaupt nicht als differente Schicht darbietet, da häufig ein Zusammenstossen der oberen und unteren Gonidienschicht stattfindet. Am regelmässigsten sind alle Schichten an jüngeren, noch glatten Thalluslappen verteilt.

Die Breite der Hyphen im Mark ist sehr variabel, während die dünnsten etwa einen Durchmesser von 2 μ haben, beträgt er bei den dicksten beinahe das Dreifache. Das Lumen der langgestreckten Zellen ist sehr schmal. Weitere Einzelheiten siehe in Schwendener's citierter Abhandlung.

Diejenigen Thalluslappen, in denen man Anlagen von Apothecien erwarten kann, sind äusserlich mit kleinen Runzeln und Höckern besetzt, tragen wohl auch mitten auf der Fläche kleine Aussprossungen. Geeignetes Material fand ich auch von dieser Flechte nur in den Wintermonaten nach reichlicheren Niederschlägen.

Zarte Querschnitte gewähren folgendes Bild. Die oberen und unteren Begrenzungslinien der Schnitte erscheinen wellenförmig, oft recht regelmässig verbogen. An den Erhöhungen beiderseits liegen die Gonidien gewöhnlich sehr dicht, und hier finden sich immer die Spermogonien und Apothecienanlagen.

Die Spermogonien sind grosse, weite Behälter, die auf der ganzen Innenseite Sterigmen tragen, welche Spermatien abschnüren. Vom Grunde der Höhlung erheben sich gewöhnlich ein oder zwei kegelförmige Erhöhungen, die auch mit Sterigmen besetzt sind und den Zweck haben, die Innenfläche des Behälters möglichst zu vergrössern. Ueber die Entstehung dieser Vorsprünge vermag ich nichts anzugeben. Eben so interessant wie die Lösung dieser Frage dürfte die einer andern sein, das

weitere Schicksal der Spermogonien betreffend. Aeltere Thallusstücke nämlich sind reichlich mit kleinen Schüppchen und Auswüchsen bedeckt, die vermutlich durch Auswachsen des Randes der Spermogonienöffnung entstehen, wenn die Sterigmen abgestorben sind.

Die Apothecienanlagen finden sich an den vorhin erwähnten Erhöhungen des Thallus und sind am Schnitt auf den ersten Blick dadurch zu erkennen, dass über eine grössere Fläche hin die Gonidien ausserordentlich dicht liegen und in lebhafter Teilung begriffen sind. Fast immer ragen dann an solchen Stellen Trichogyne über der Rinde hervor. Ascogone lassen sich, ohne die Anlage zu zerdrücken, nicht unterscheiden, weil sie so dicht zwischen den Gonidien und den übrigen Hyphen eingebettet liegen, dass selbst auf ganz dünnen Querschnitten ein ganz deutliches Bild nicht gewonnen werden kann. Um so schneller führt Zerdrücken zum Ziel.

Der Zusammenhang der Ascogone mit den vegetativen Fäden ist sehr deutlich. Die Zellen der letzteren werden kürzer, schwellen bauchig an und beginnen einen Inhalt zu führen, der sich durch Chlorzinkjod braun färbt. Das Ascogon war an Stellen, wo ich Messungen vornehmen konnte, im Mittel noch einmal so stark als der vegetative Faden (Fig. 4).

In jeder Anlage finden sich viele Ascogone, welche ähnlich wie bei der später zu besprechenden *Lecanora subfusca* neben einander stehen, nur dass hier die einzelnen sich nicht von einander trennen lassen, weil ihre Verflechtung unter einander und mit den andern Elementen des Thallus eine zu verwickelte ist. Sehr häufig sind Verzweigungen der Ascogone. Es gelang mir nicht zu entscheiden, ob sich bei unserer Flechte jeder Zweig des Ascogons in ein Trichogyn fortsetzt; nach Analogie der ihr in manchen Stücken ähnlichen *Lecanora* halte ich es für wahrscheinlich.

Nach oben läuft jedes Ascogon in ein über die Oberfläche hinausragendes Trichogyn aus, in dessen langgestreckte Zellen die kurzen, fast rundlichen des Ascogons allmählich übergehen (Fig. 5). Die oberste Trichogynzelle ist wie bei *Anaptychia* sehr lang und beginnt schon weit unter der Oberfläche. Die Dicke des Trichogyns nimmt vom Ursprung am Ascogon allmählich ab bis zur Spitze. Dabei ändert sich der Durchmesser des Lumens nicht wesentlich, dagegen nimmt die Membran an Stärke von unten nach oben ab. Vielleicht ist diese

Abnahme der Wandstärke nur eine scheinbare, denn es wäre denkbar, dass die Membran vom Innern des Thallus nach aussen immer weniger quellbar in Kali und Chlorzinkjod würde. Thatsache ist z. B., dass die Cellulose der Ascogone stärker verquillt, als die der Markhyphen (vergl. Fig. 4).

Zwischen den Trichogynen ist von einer Rindenschicht kaum noch etwas zu bemerken. Sie erscheint oben uneben und corrodiert, wie wenn durch das Herauswachsen der Trichogyne Stücken ihres abgestorbenen, obersten Teils abgerissen worden wären. Ihre Begrenzung nach der Gonidienzone ist undeutlich, da die Algen fast bis zur Oberfläche dicht gelagert sind.

Die gewöhnlich in grosser Anzahl über einer Anlage stehenden Trichogyne sind nicht alle senkrecht zur Oberfläche, manche ragen schräg hervor, andere krümmen sich nach der Seite oder etwas nach unten zurück. Die Länge der hervorragenden Spitzen wechselt in hohem Grade. Wenn ich die der kürzesten zur Einheit wähle, so fand ich häufig solche von der 4- und 5fachen Länge. Im Mittel dürfte sie etwa 8—12 μ betragen.

Besonders überraschend war bei der vorliegenden Flechte das häufige Ansitzen von Spermatien an Trichogynen. Gewöhnlich klebte eins daran fest, doch sah ich Spitzen mit 2, 3 ja 16 Spermatien. Diese sind klein, walzenförmig und färben sich mit Chlorzinkjod fast gar nicht. Einen Zusammenhang der Plasmainhalte beider Gebilde zu constatieren gelang mir infolge dessen nicht; dagegen schien es mir häufig, als ob vom Spermatium durch die Membran des Trichogyns sich ein dunkler Streifen zöge. Ob dieser auf einen Canal, der vom Spermatium durch die Wandung nach dem Lumen des Trichogyns hinführt, zu deuten ist, lasse ich dahingestellt sein. Es gelang mir nicht, durch mechanische Eingriffe das Spermatium zu entfernen.

Der weitere Entwicklungsgang des Apotheciums, soweit er bei der dichten Hyphenverflechtuug überhaupt erkennbar ist, gestaltet sich folgendermassen.

Nach dem Absterben der Trichogyne, das auch hier von besonderen Erscheinungen nicht begleitet sein dürfte, beginnen die vegetativen, die Ascogone umgebenden Fäden auszusprossen und ein Paraphysengewebe zu bilden. Was unterdessen aus den Ascogonen wird, ob sie auswachsen oder nicht, entzieht sich der Beobachtung. Höchst wahrscheinlich beteiligen sich,

wie bei *Physma,* mehrere vielleicht alle in einer Anlage befindlichen Ascogone an der Bildung der ascogenen Hyphen des Apotheciums.

Die Paraphysenbildung schreitet von der Mitte der Anlage centrifugal nach allen Seiten fort. In der Mitte erreichen die Paraphysen zuerst die Oberfläche des Thallus. Da die Rinde über einer Anlage entweder sehr dünn oder überhaupt nicht mehr vorhanden ist, so kann hier von einem Zerreissen und Abheben von Thalluspartieen nicht die Rede sein. Die Paraphysen durchwachsen einfach das über ihnen liegende Gewebe oder drängen es, nachdem die Durchwachsung einmal in der Mitte stattgefunden hat, zur Seite, indem immer neue Paraphysen nach dem Rande fortschreitend eingeschoben werden. Der Unterschied in der Art des Durchbruches der Apothecien bei *Anaptychia* und *Ramalina* ist also klar. Während bei jener die Paraphysen sich unter dem darüber liegenden Gewebe ausbilden und bei ihrem weiteren Wachstum dasselbe emporheben und zum Absterben bringen, durchwachsen bei dieser die ersten Paraphysen in einem Punkte das Gewebe darüber und drängen die seitlich davon liegenden Teile des Thallus an den Rand der sich ausbildenden Scheibe. Es kommt so auf die einfachste Weise ein excipulum thallodes zustande. Im fertigen Apothecium liegen auch im Hypothecium zahlreiche Gonidiengruppen, so dass die Gonidienschicht continuierlich das Apothecium umgiebt. Das ascogene Gewebe unterscheidet sich auf zarten Schnitten nur dadurch von den Fäden, aus welchen die Paraphysen ihren Ursprung nehmen, dass sich seine Membran mit Jod oder Chlorzinkjod blau färbt. Das gleiche Verhalten zeigt auch, wie bei allen übrigen Flechten, die Membran der Asci.[1])

Physcia stellaris Nyl.

Physcia stellaris bildete den Ausgangspunkt der ganzen vorliegenden Untersuchung. Stahl giebt nämlich in seinen Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Flechten[2]) an, dass er bei ihr und bei der nächstverwandten *Physcia pulverulenta* Ascogone und Trichogyne gesehen und an günstigen

[1]) Eine Ausnahme von dieser Regel hat Krabbe beobachtet bei mehreren Arten der Gattung *Sphyridium* (Bot. Ztg. 1882).

[2]) l. c. p. 42.

Stellen auch Zusammenhang beider constatiert habe. Ich kann diese Notiz in vollem Umfange bestätigen; freilich gelang es mir, so lange ich die Schnitte nur mit Kali und Jod behandelte, selbst wenn sie noch so zart waren, sehr selten, klare Bilder zu bekommen. Stahl dürfte es ebenso mit seinen Schnitten gemacht haben, und daraus erkläre ich mir, dass er blos „an einzelnen, besonders günstigen Präparaten" das Ascogon habe in das Trichogyn übergehen sehen. Es ist nun gar nicht schwer, selbst bei dickeren Schnitten nach Behandlung mit Kali und Essigsäure und nach längerem Liegen in Chlorzinkjod vorzügliche Bilder zu erhalten. Durch diese Reagentien wird die Verbindung der einzelnen Fäden gelöst, und man erhält statt des undurchsichtigen Pseudoparenchyms die Fäden, welche man nun leicht nach oben und unten verfolgen kann, zumal ihr Inhalt gelb resp. braun gefärbt ist.

Bevor ich zur Beschreibung der Fruchtentwicklung übergehe, muss ich einige Bemerkungen über den Aufbau des Thallus vorausschicken.

Der Thallus ist beiderseits berindet, doch unterscheidet sich die Rinde der obern wesentlich von der der untern Seite.

Die Rinde der obern, d. h. der dem Substrat abgekehrten Seite ist parenchymatisch. Der Verlauf der Hyphen kann nur durch Anwendung von Reagentien deutlich gemacht werden, denn die Lumina der Zellen liegen selbst an dünnen Schnitten so regellos durcheinander und decken und kreuzen sich so mannigfaltig, dass eine fädige Structur der Rinde nicht zu erkennen ist. Kali und Chlorzinkjod thun auch hier die besten Dienste, um die Rinde in ihre einzelnen Hyphen aufzulösen. Die Richtung der Rindenfasern ist vorwiegend senkrecht zur Oberfläche; die eigentümliche Erscheinung, dass in der untern Zone der Rinde die Zellen breiter und länger sind als in der obern, hat bereits Schwendener ausführlich beschrieben und erklärt (l. c. II).

Die untere, nicht pseudoparenchymatische Rinde zeigt sich gegen die darüber liegende Markschicht nicht scharf abgesetzt. Ihre Fäden, die etwa parallel der Oberfläche verlaufen, besitzen eine gebräunte Membran und langgestreckte Zellen.

Mark- und Gonidienschicht bieten nichts besonderes. Ersteres besteht aus vorwiegend in radialer Richtung verlaufenden, locker verflochtenen Fäden, zwischen denen sich häufig grössere oder kleinere, lufterfüllte Lücken befinden.

Die Gonidien sind gross, von grüner Farbe und nur unter der oberseitigen Rinde gelagert. Sie verteilen sich selten gleichmässig in der Gonidienzone, sondern liegen gewöhnlich zu Gruppen vereinigt, zwischen denen sich Lücken befinden, durch welche die Rinde tiefer hinabreicht.

Die Flechte bildet an Bäumen grosse Rosetten, welche im Centrum meist so dicht mit Apothecien besetzt sind, dass vom Thallus nichts mehr zu sehen ist. Am zierlich gelappten Rande stehen Spermogonien und Apothecienanlagen, nach aussen überwiegt wieder die Zahl der Spermogonien. Mit blossen Augen erkennt man die Spermogonien als kleine, schwärzliche Punkte, die Anlagen, namentlich fortgeschrittenere, als kleine Erhöhungen. Letztere kommen nicht bei allen Rosetten in gleicher Menge vor, selbst bei Material, das unter denselben Verhältnissen gesammelt wurde.

Die jüngsten Anlagen, die ich auffand, hatten an frischen, in Wasser liegenden Schnitten, ein ähnliches pseudoparenchymatisches Aussehen wie das Rindengewebe, nur dass hier die Zellen bedeutend kleiner und nahezu isodiametrisch waren. Längeres Liegen in Chlorzinkjod zeigte mir später, dass das Pseudoparenchym aus einer Anzahl von geknäuelten Fäden bestand, welche sich nach oben in die Trichogyne fortsetzten. Die Ascogone liegen auch hier in grösserer Anzahl auf einem rundlichen Fleck inmitten der Gonidienzone oder nahe ihrer unteren Grenze zusammen. Einzelne Gonidien finden sich häufig in den Windungen der Ascogone oder zwischen den dieselben einschliessenden vegetativen Fäden. Die Grösse der ganzen Anlage, die sich gegen die ringsum liegenden Gonidiengruppen scharf absetzt und schon bei Betrachtung der Schnitte in Wasser sich durch die glänzende, helle Färbung deutlich abhebt, variiert zwischen weiten Grenzen. Nur so viel lässt sich sicher feststellen, dass die Breite geringer ist als die Höhe, so dass die Anlage im Querschnitt als Ellipse erscheint, deren grosse Axe senkrecht zur Oberfläche steht.

Die Zellen der Ascogone sind kurz, dick und nahezu isodiametrisch. Die aus zahlreichen Messungen berechnete Länge des Lumens beträgt c. 2,9 μ, der Breite c. 2,7 μ.

Das Ascogon ist unregelmässig gewunden und bietet sich dem Beobachter oft nur als eine Gruppe neben und über einander liegender Zellen dar. Nach oben beim Uebergang in's Trichogyn werden die Ascogonzellen schmaler, länger und

führen auch nicht mehr so reichen Plasmagehalt. Trotzdem ist die Färbung dieser Zellen mit Chlorzinkjod immer noch dunkler als die der vegetativen.

Das Trichogyn geht nicht immer gerade nach der Thallusoberfläche empor, sondern erreicht sie oft erst in grossem Bogen. Die oberste Zelle ist wieder länger als die darunter liegenden. Oft zeigt die Spitze eine kleine Anschwellung an der Stelle, wo sie sich über der Oberfläche erhebt, wodurch die Aehnlichkeit dieser Carpogone mit denen von *Collema* eine sehr grosse wird. Auffallend gross erscheint die Zahl der über einer Anlage sichtbaren Trichogyne. Da ein dünner Querschnitt durch eine grössere Anlage oft 8 Trichogyne zeigt, so würden sich doch nach geringer Schätzung mindestens 20—30 Trichogyne über derselben befinden, denen eben so viele Ascogone entsprechen würden. Die über dem Thallus hervorragenden Spitzen sind fast alle von gleicher Länge, etwa 7 μ.

Die Weiterentwicklung der jungen Anlage erfolgt bei *Physcia* nach einem anderen Modus wie bei den bisher besprockenen Flechten.

Während bei *Anaptychia* und *Ramalina* die Ascogone bereits zwischen Fäden lagen, die in ihrer Form und Lagerung von den gewöhnlichen vegetativen Hyphen abwichen, liegen sie bei *Physcia* zwischen solchen, die völlig mit den Markhyphen übereinstimmen; Form der Zellen, Quellbarkeit der Membran in Kali und auch ihre Anordnung ist dieselbe. Die nächste Veränderung, die mit dem Carpogon vorgeht, ist das Verschwinden des Trichogyns und die Blaufärbung durch Chlorzinkjod an einem Punkt etwa in der Mitte der Anlage. Die Fäden um das Ascogon beginnen erst später nach Ausbildung der ersten Asci auszusprossen.

Das Ascogon hat Auszweigungen getrieben, welche sich nach oben durch das entgegenstehende Gewebe einen Weg gebahnt haben. Es sind bereits Asci, deren Membran sich blau färbt. Auch die Wandungen des Ascogons müssen sich chemisch verändert haben, denn sie zeigen ebenfalls eine Blaufärbung, die allerdings nicht so intensiv ist.

Dass hier mehrere Ascogone sich an der Bildung eines Apotheciums beteiligen, dagegen spricht der Umstand, dass die Blaufärbung, also die Bildung der Asci stets nur von einem Punkte ausgeht.

Die Anlage beginnt sich jetzt schnell zu vergrössern, da

die Anzahl der Asci in der Richtung der Peripherie sehr zunimmt, während sich zugleich die ersten Paraphysen zwischen den Schläuchen bemerkbar machen. Die Ausbildung der Schläuche geht also bei unserer Flechte der des Hüllgewebes voraus. Die ganze Anlage ist jetzt annähernd kugelförmig, noch von Rinde überdeckt.

Während dieser Wachstumsvorgänge in der Anlage nimmt auch das herumliegende Gewebe lebhaften Anteil an der ferneren Ausbildung des Apotheciums. Es beginnt eine schnelle Teilung der Gonidien unterhalb und seitlich von der Anlage, während die oberhalb derselben liegenden sich nicht zu vermehren scheinen. Auch die Pilzhypen, namentlich die unter der Anlage, zeigen ein erhöhtes Wachstum und heben die ganze Anlage empor, wodurch sie schon äusserlich als kleine Pustel sichtbar wird.

Genau über der Mitte der Anlage zeigt sich dann später meist eine Stelle, an der keine Gonidien liegen. Diese scheinen vielmehr von den vegetativen Hyphen zur Seite gedrängt zu sein. An dieser Stelle erfolgt wohl auch das Zerreissen der über den bereits weit ausgebildeten Schläuchen liegenden Gewebeschichten. Sobald in der Mitte ein Loch vorhanden ist, beginnt sich durch massenhafte Paraphysenbildung und Einschieben neuer Schläuche zwischen den bereits vorhandenen die Scheibe schnell zu vergrössern. Rinde und Gonidienschicht, die zur Seite gedrängt werden, bilden wieder ein excipulum thallodes.

Das Apothecium ist in der Jugend von einem aus vegetativen Gewebe gebildeten Stiel getragen, der später, wenn das Apothecium älter wird, dadurch unscheinbar wird, dass er sehr an Dicke zunimmt, während er sich nicht merklich verlängert.

Von der Familie der *Parmeliaceen* untersuchte ich noch 3 Vertreter. Leider ist es mir nicht möglich, den Entwicklungsgang vollständig anzugeben, da das mir zu Gebote stehende Material weniger günstig war als das zur Untersuchung der übrigen Arten verwendete.

Physcia pulverulenta Nyl.

unterscheidet sich im Aufbau des Thallus von *Ph. stellaris* nicht. Auch die Fruchtentwicklung ist mit geringen Differenzen

dieselbe. Die Ascogone liegen ebenfalls zu mehreren in der Gonidienschicht, jedoch lässt sich die fädige Structur einer Anlage bei dieser Flechte auch schon ohne Anwendung von Reagentien erkennen. Auch in späteren Stadien ist es nicht schwer, die einzelnen Zellen der Ascogone zu unterscheiden. Trichogyne sind stets vorhanden. Ueber die Weiterentwicklung der Anlage konnte ich nichts beobachten.

Parmelia tiliacea Hoffm.

bietet im vegetativen Teil wesentliche Verschiedenheiten von *Physcia.*[1]) Die Anlagen, in denen sich deutlich gewundene Ascogone mit dicken, kurzen Zellen erkennen lassen, liegen hier an der oberen Grenze der Gonidienschicht, so dass sich meist keine Gonidien über ihnen befinden.

Trichogyne sah ich nicht, da die Anlagen, welche ich fand, sich mit Chlorzinkjod bereits in der Mitte bläuten, die Trichogyne also schon abgestorben sein mussten; ich zweifle jedoch nicht, dass sie vorhanden sind.

Xanthoria parietina Th. Fr.

In Betreff des Thallus verweise ich auf die oft citierte Abhandlung von Schwendener. Die Entwicklung des Apotheciums ist der von *Ph. stellaris* ähnlich. Als jüngstes Stadium tritt ein pseudoparenchymatisches Gewebe auf, das auch mit Reagentien nur undeutlich fädige Structur erkennen lässt. Erst durch Zerdrücken der Anlage bekam ich Ascogone, deren Zellen sich durch tonnenförmige Gestalt wieder scharf von denen der vegetativen Hyphen unterschieden. Trichogyne bemerkte ich nicht, doch bin ich überzeugt, dass sie sich bei gutem Material eben so zahlreich finden werden bei *Ph. stellanis.*

Die Anlage, welche an der obern Grenze der Gonidienschicht, aber noch von Gonidien überdeckt liegt, vergrössert sich schnell, namentlich durch Aussprossen des Ascogons. In ihrer Mitte tritt zuerst eine Blaufärbung ein. Zerdrückt man sie jetzt, so findet man reich verzweigte, dickzellige Fäden,

---

[1]) Was die Unterschiede der einzelnen Gattungen der *Parmeliaceen* betrifft, so verweise ich auch hier auf Schwendener, Untersuchungen etc. II

deren Inhalt sich braun färbt. Die Membran dieser ascogenen Hyphen bläut sich nur schwach, stärker die ihrer letzten Verzweigungen, der Schläuche. Diese sind bereits sehr früh vorhanden. Erst nach ihrer Bildung beginnen die Paraphysen aus dem den Ascogonen benachbarten Gewebe auszusprossen. Sie entstehen zuerst in der Mitte der Anlage, darauf weiter randwärts. Bei ihrem fortgesetzten, schnellen Wachstum bildet sich zwischen ihren Scheiteln und den darüber liegenden Gewebeschichten ein linsenförmiger Hohlraum, der rasch an Grösse zunimmt. Wie er zustande kommt, ist mir nicht recht klar geworden.

Durch den Zug, den das hauptsächlich marginalwärts fortschreitende Wachstum der Paraphysen auf die darüber liegende Rinde ausübt, wird letztere in einzelne Lappen zersprengt, welche bald absterben. Das Hymenium, das bereits jetzt bis zum Rande ausgebildete Asci trägt, wird dadurch frei und vergrössert sich durch Einschieben neuer Asci und Paraphysen in gewöhnlicher Weise.

Das beiseite geschobene Rinden- und Gonidiengewebe bildet ein thallodisches Gehäuse; auch unter dem Hypothecium liegen zahlreiche Gonidiengruppen.

In älteren Apothecien lassen sich die ascogenen Hyphen namentlich durch die Blaufärbung unschwer vom übrigen Gewebe unterscheiden. Die Paraphysen sind sehr reich verzweigt; alle ihre Verzweigungen sind annähernd parallel nach oben gerichtet.

Placodium saxicolum Krb.

Die wenigen Krustenflechten, die ich in das Bereich meiner Untersuchungen ziehen konnte, boten des Interessanten namentlich im Bau des Thallus so viel, dass ich ein genaueres Eingehen darauf für nötig erachte.

Wir wollen der bessern Uebersicht halber auch bei den Krustenflechten die Unterscheidung der 3 Thalluschichten beibehalten. Diese sind zwar an Thallusläppchen, deren Ausbildung durch andere nicht gestört worden ist, different von einander ausgebildet und demnach leicht zu trennen, aber stellenweise bei verwachsenen oder über einander gelagerten Lappen gehen sie ineinander über oder sind in ihrer regelmässigen Lagerung verschoben.

Die Rinde besteht aus dicht verflochtenen ein Pseudoparenchym bildenden Fäden, dessen oft sehr schön reihenweise gelagerten Zellen die Richtung der Hyphen angeben. Dieselbe ist gewöhnlich senkrecht zur Oberfläche. Gegen die Ränder der Lappen geht der Verlauf der Fäden allmählich in den der Markhyphen über, welche parallel der Oberfläche wachsen. Ganz ähnliche Anordnung der Fasern beobachtete Schwendener auch bei anderen Arten der Gattung *Placodium* (l. c. II. Taf. VIII Fig. 8).

Die ganze Rindenschicht ist bräunlich gefärbt, wie dies besonders im Vergleich mit dem glänzend weissen Mark hervortritt. Ihr oberster Teil ist dunkelbraun und abgestorben. Die Grösse der Rindenzellen variiert. In der Mitte eines Lappens übertrifft die Länge des Lumens die Breite, anders am Rande, wenn 2 Lappen verwachsen sind. Hier haben die Zellen rundliche Gestalt. Ich komme auf solche Unregelmässigkeiten nachher zurück.

Die unterseits vorhandene Rinde steht mit der obern in Verbindung, jedoch weicht sie von ihr dadurch ab, dass die Fäden kein Pseudoparenchym bilden, sondern nur ein dichtes Geflecht, das in dünner Schicht das Mark nach unten abschliesst. Wegen dieser die übrigen Gewebe vollständig umschliessenden Rindenschicht trennt Schwendener *Placodium* von den typischen Krustenflechten und stellt es den Laubflechten näher.

Die Hyphen der Gonidienzone verlaufen genau der Richtung der Rindenfasern correspondierend. Die Gonidien sind gewöhnlich in Gruppen gelagert, die durch dicke Stränge paralleler, Rinde und Mark verbindender Hyphen getrennt werden. Da sie nach unten zu lockerer liegen, so grenzt sich die Gonidienschicht nicht scharf gegen das Mark ab. Häufig findet man denn auch mitten in letzterem einzelne Algen oder kleinere Gruppen von ihnen. Die Gonidien sind grün und besitzen die auch bei andern Flechten, welche dieselbe Alge enthalten, charakteristische rundliche Form an den Stellen, wo sie gruppenweise zusammenliegen, also meist in der Mitte der Lappen. Betrachten wir dagegen die Gestalt der Gonidien am Rande zwischen den etwas divergierenden Pilzhyphen oder dort, wo durch irgendwelche Einflüsse die Fäden von der gewöhnlichen Richtung abgelenkt sind, so glauben wir hier nicht mehr dieselben Algen vor uns zu haben, denn sie sind länglich,

mehr oder weniger zusammengedrückt und oft sogar eckig. Diese eigentümliche Erscheinung erklärt sich daraus, dass die Algen von den Hyphen in der Wachstumsrichtung gezerrt und gleichsam in die wunderlichen Formen gepresst werden, die sie auch später behalten. Die Längsaxe der Gonidien ist daher stets dem Verlauf der Fäden parallel. Nirgends finden sich die Gonidien so schön reihenweise gelagert wie gerade an solchen Stellen.[1]) Man findet von der Mitte eines Lappens ausgehend ganz allmähliche Uebergänge von runden zu elliptischen und unregelmässig in die Länge gezerrten Gonidien vor. Trotz des beschränkten Platzes, der ihnen von den Hyphen gelassen ist, fühlen sich die Algen ganz wohl und teilen sich ebenso lebhaft wie dort, wo sie mehr Raum zu ihrer Verfügung haben.

Das Mark besteht aus sehr locker verflochtenen Fasern mit vorwiegend radialem Verlauf, deren Breite 2,5—3,5 μ beträgt. Die Dicke des ganzen Markgewebes ist sehr verschieden. Während es an normal ausgebildeten Lappen die Breite von Rinden- und Gonidienschicht zusammen besitzt, kann es an andern Stellen die 5 und mehrfache Dicke erreichen.

Von der untern Rinde gehen Bündel von gebräunten, locker verflochtenen Hyphen aus, die zur Befestigung auf dem Substrat, das bei unserer Flechte aus Steinen, namentlich Dachziegeln besteht, dienen.

Diesen eben geschilderten typischen Bau des Thallus findet man nur an einzeln liegenden, in ihrem Wachstum nicht gestörten Lappen.

Gemäss dem allgemeinen Habitus der Krustenflechten erscheint auch bei *Placodium* nur der Rand regelmässig lappig.

Nach dem Centrum des rosettenförmigen Thallus hin werden die Lappen kleiner und irregulärer und sind immer über einander gelagert. Die Mitte der Rosette ist dicker als die Ränder, weil die Markschicht hier stärker ausgebildet zu werden pflegt. An den Lappen mit stark entwickeltem Mark verschwindet die untere Rinde fast ganz, weil das Mark unmittelbar sich in eine Menge kleiner Haftfasern auflöst.

Aus dem Durcheinanderwachsen der Lappen erklärt sich manche Unregelmässigkeit im Thallusbau. So kann man häufig

---

[1]) Aehnliche Erscheinungen hat Neubner bei den *Calicieen* beobachtet (E. Neubner, Beiträge zur Kenntnis der *Calicieen,* Flora 1883).

von der Rinde aus breite Banden (vom Querschnitt gesprochen) pseudoparenchymatischen Gewebes weit in den Thallus nach unten verfolgen. Sie bestehen aus Rindengewebe, das aber grössere, fast rundliche Zellen besitzt, die äusserst regelmässig in parallelen Reihen angeordnet sind. Natürlich kommen sie durch Verwachsung zweier Lappen zustande. In der Mitte eines solchen Streifens zeigt noch ein dunkler Strich die Verwachsungslinie. Auf beiden Seiten wird diese einspringende Rinde oben von Gonidien, weiter unten vom Mark begleitet; manchmal geht aber die Gonidienschicht continuierlich um sie herum.

Häufig verwachsen auch Lappen auf grössere oder kleinere Strecken mit ihrer Unterseite. Dann erscheint ein solches Stück nach dem Schema der Strauchflechten gebaut mit allseitig das Mark umgebender Rinden- und Gonidienzone.

Doch ich will mich nicht länger bei der Schilderung aller dieser kleinen Abweichungen aufhalten, auf die ich bei den anderen Krustenflechten doch teilweise zurückkommen muss, sondern will zur Beschreibung des Entwicklungsganges des Apotheciums übergehen.

Anlagen finden sich nur an völlig ausgewachsenen Lappen, daher meist nach der Mitte der Thallusrosette zu. Die Gonidien sind an solchen Stellen nicht gezerrt, sondern rundlich und meist gruppenweise angeordnet. Die Ascogone liegen mitten zwischen den Gonidien, die ober- und unterhalb der Anlage in kleinen Gruppen, innerhalb sehr selten vorkommen.

Der dadurch zwischen den Gonidien befindliche freie Raum wird durch locker verflochtene Fäden ausgefüllt, die nach oben in die Rinde übergehen. Zwischen ihnen liegen die Ascogone, die sich auch hier zahlreich in jeder Anlage finden. Ihre Zellen sind wie gewöhnlich etwas dicker und kürzer als die der vegetativen Hyphen. Die Länge des Lumens beträgt im Mittel 6, die Breite 3 μ. Die Ascogone zeigen nicht immer deutliche Windungen, ja oft endigen sie ohne jede Windung in das Trichogyn. Meistens sind sie einfach, unverzweigt, doch sind verzweigte nicht selten. Gewöhnlich teilte sich dann das Ascogon unmittelbar nach seiner Differenzierung aus dem vegetativen Faden in 2 Aeste, die ganz die Eigenschaften einfacher Ascogone besassen. Jeder Zweig kann mehrere Windungen machen und läuft nach oben in das Trichogyn aus (Fig. 6 bei a). Niemals bemerkte ich, dass einer der Zweige

wieder vegetativ wurde, wie es doch denkbar wäre. Das vollkommene Getrenntsein des Ascus und Paraphysengewebes findet dadurch neue Bestätigung.

Nach oben läuft jedes Ascogon in ein Trichogyn aus, das wie bei den schon besprochenen Flechten langgestreckte Zellen besitzt und an der Spitze mit einer sehr langen, schmalen Zelle abschliesst. Obgleich die Ascogone zerstreut an verschiedenen Punkten des in der Gonidienzone befindlichen Hofes liegen, wachsen doch alle Trichogyne nach dem höchst gelegenen Punkt der Anlage hin und durchbrechen hier gemeinsam, jetzt annähernd parallel die Rinde. Im oberen Teil derselben beginnen sie sich wieder etwas auszubreiten. Der Widerstand, den ihnen die innig vereinigten Rindenhyphen entgegensetzen, ist also oben geringer als unten. Die Trichogyne besitzen etwa die Breite der vegetativen Fäden, aber reichern Plasmagehalt. Keulige Anschwellung ihrer Spitze bemerkte ich nicht. Ihre Membran bleibt gleichmässig dick, auch an der äussersten Spitze. Eine gewisse Aehnlichkeit der Anlage mit der von *Anaptychia* ist unverkennbar, namentlich in der Grösse der Ascogonzellen und der Art ihrer Lagerung zwischen den Hyphen.

Die Aehnlichkeiten und Verschiedenheiten werden bei Vergleichung der Fig. 3 und Fig. 6 sofort in die Augen fallen.

Anlagen kommen nicht blos in den an der Oberfläche liegenden Lappen vor, sondern auch an solchen, die von andern überdeckt werden. Durch das Hervorbrechen solcher Apothecien, deren Trichogynspitzen aber stets frei endigen, entstehen natürlich mannigfache Verschiebungen der darüber liegenden Lappen, eine Erscheinung, die zusammen mit den übrigen Wachstumsvorgängen ein hervorragendes Charakteristikum der Krustenflechten ausmacht.

Von der Weiterentwicklung des Apotheciums vermag ich folgendes anzugeben.

Die Bildung der Asci und Paraphysen geht gleichzeitig vor sich. Das erste Auftreten der Schläuche findet an einem Punkte in der Mitte statt, vielleicht deshalb, weil sich nur ein Ascogon zum Schlauchgewebe des Apotheciums weiter entwickelt. Jedoch bestimmtes weiss ich darüber, sowie über das Schicksal der Trichogyne nicht.

Das Paraphysengewebe besteht aus langen, parallelen Fäden, die hauptsächlich aus dem untern Teil der Anlage

hervorsprossen. Das ascogene Gewebe wird durch dies starke Wachstum der unter ihm liegenden Fäden emporgehoben, denn sonst könnte es in der reifen Frucht nicht über dem mächtig entwickelten Hypothecium zu liegen kommen.

Die Paraphysen scheinen die Rinde zuerst an der Stelle zu durchwachsen, wo schon früher die Trichogyne den Durchbruch bewerkstelligt hatten. Haben erst Paraphysen die Oberfläche erreicht, so wird Rinden- und Gonidienschicht einfach zur Seite geschoben.

Die Scheibe des Apotheciums vergrössert sich dann sehr schnell in bekannter Weise.

Das reife Apothecium hat folgenden Bau. Ringsum läuft ein dickes excipulum thallodes. Der Kern des Apotheciums ist im Querschnitt nicht halbkreisförmig, sondern dreieckig mit weit nach unten gehender Spitze. Das oberste Drittel des Dreiecks nimmt das Hymenium und eine pseudoparenchymatische Schicht ein, deren einzelne Zellen teils dem ascogenen Gewebe, teils dem Paraphysensystem angehören. Den ganzen untern Teil des Dreiecks füllt das mächtige Hypothecium aus, das aus dünnen, die Dicke der Markhyphen nicht erreichenden Fäden besteht, welche von der untersten Spitze annähernd strahlig verlaufen. Sie besitzen ganz das Aussehen der Paraphysen, und wir haben hier auch die Ursprungsstätte derselben zu suchen. Asci und ascogenes Gewebe färben sich lebhaft blau durch Chlorzinkjod. Im Alter verschwinden die Paraphysen allmählich.

Spermogonien kommen mit Apothecien zusammen in denselben Lappen vor.

Lecanora subfusca Ach.

Wenn auch *Placodium saxicolum* dem ganzen äusseren Aussehen des Thallus nach zu den Krustenflechten zu rechnen ist, so bildete es doch durch das Vorhandensein einer untern Rindenschicht einen Uebergang zu den Laubflechten, für die die Differenzierung der untern Zone des Markes zu einem dichteren Gewebe charakteristisch ist. Bei der jezt zu besprechenden Flechte, *Lecanora subfusca,* ist dies nicht der Fall.

Was den Bau der Rinde betrifft, so ist diese nicht an allen Stellen gleichmässig dick und verhält sich auch ihrem anatomischen Bau nach nicht überall gleich. Ihre untere

Begrenzung wird durch die Gonidienzone, welche fast in einer Ebene abschliesst, gekennzeichnet. Die zwischen den Gonidien liegenden Pilzhyphen ragen noch ein Stück über die Gonidienschicht hinaus und bilden ein lockeres Geflecht, das die Rinde darstellt. Darüber folgt eine Schicht, die vollkommen weiss aussieht, und in der sich mittelst Färbung keine Hyphen mehr nachweisen lassen. Sie ist durch das Absterben der obersten Fadenspitzen und Verschmelzen der Membranen zu einer compakten Masse entstanden. In ihr treten nach Behandlung mit Chlorzinkjod zahlreiche Membranen von abgestorbenen Gonidien hervor. Sehr oft wird der untere, noch aus lebenden Fasern bestehende Teil der Rinde sehr schmal, und die ganze Rindenpartie erscheint dann bloss noch als weisser Streifen mit eingestreuten Algenmembranen.

Vorliegendes erlaubt einen Schluss auf das Wachstum des *Lecanora-* und des Krustenflechtenthallus überhaupt.

Bei den Laub- und Strauchflechten lassen sich in der Rinde niemals tote Gonidien nachweisen, die Rindenschicht bleibt also stets von derselben Dicke und aus denselben Fasern zusammengesetzt, d. h. das Wachstum des Thallus ist ausschliesslich marginalwärts; nur der Rand ist in fortwährender durch das Wachstum bedingter Veränderung begriffen, und alles vom Rande nach dem Centrum hin liegende Gewebe bleibt zwar lebend, aber nicht mehr fähig, die einmal gewordenen Formen des Thallus wesentlich zu verändern. Anders bei den Krustenflechten. Ein Marginalwachstum ist hier zwar eben so gut zu beobachten wie bei den übrigen Abteilungen der Lichenen, wenn es auch hier in etwas anderer Weise vor sich geht, aber daneben finden wir zugleich eine immerwährende Neubildung des schon vorhandenen Thallus. Dieser wird durch eine fortdauernde Umsetzung, um mich dieses bei dem ähnlichen Vorgang im Thierreich gebräuchlichen Ausdrucks zu bedienen, erneuert. Dabei bleiben die relativen Verhältnisse zwischen den einzelnen Schichten dieselben. Die Gonidienzone, welche immerfort nach oben rückt, dem Wachstum der darunter und dazwischen liegenden Fäden folgend, bleibt doch immer ungefähr an derselben Stelle des Thallus, da die nach oben gedrängten Gonidien absterben und mit den zugleich emporwachsenden Hyphen eine neue, hyaline Rinde bilden an Stelle der alten, welche abgestorben ist und schliesslich abgestossen wird. Hiebei sterben die in die Rinde kommenden Gonidien

eher ab als die Hyphen. Es scheint danach, als ob die Algen nur in der für sie bestimmten Thalluszone die geeigneten Bedingungen zur Vegetation fänden, denn auch die bisweilen unter der Gonidienschicht gelagerten Algen sind ebenfalls meist abgestorben.

Die Gonidienzone ist, wie ich schon erwähnte, nach oben scharf abgegrenzt, nach unten geht sie allmählich in das Mark über. Bis zum Substrat finden wir grössere oder kleinere Gruppen von Gonidien zwischen den Hyphen. Nur im Substrat zwischen den gelockerten, obersten Zellschichten habe ich keine beobachtet. Im strengen Sinne des Wortes dürfte also nur solchen Hyphencomplexen, welche im Substrat wachsen, der Name Mark beigelegt werden, eben weil sie keine Gonidien enthalten.

An den meisten meiner Schnitte durch *Lecanora* fand ich ausser den erwähnten, gelbgrünen Gonidien andere, die gleichfalls von Pilzhyphen umsponnen waren. In Buchten zwischen Thalluslappen nämlich oder auch mitten im Gewebe bemerkte ich Colonieen von blaugrünen Algen, welche ganz das Aussehen von Gloeocapsa-Colonieen besassen. Ihre Ausdehnung war an der scharfen Grenze der Gallerthülle deutlich zu erkennen. Die Schichtung der Gallerte, weiche die einzelnen die Grösse der andern Gonidien erreichenden Zellen umgab, trat bei Anwendung von verdünntem Kali sehr schön hervor; Chlorzinkjod färbte die Membran so gut wie nicht, wie dies auch bei freilebenden Gloeocapsen der Fall ist. Die in diese Colonieen eingedrungenen Hyphen wichen in der Form etwas von den gewöhnlichen der *Lecanora* ab und glichen etwa denen, die bei Anlagen als Initialhyphen für die Paraphysen zu betrachten sind.

Es erscheint mir einigermassen zweifelhaft, ob diese Algen als Teile des *Lecanora*-Thallus anzusehen sind. Wären sie es, so würde dies eben beweisen, dass die Flechtenpilze gelegentlich sich auch einmal von anderen Algen, als sie gewöhnt sind, ernähren liessen. Eine ähnliche Beobachtung, dass Algen aus verschiedenen Gattungen in einem Thallus vorkommen hat Neubner[1]) bei den *Calicieen* und Forssell[2]) bei den *Gloeolichenen* gemacht.

---

[1]) Neubner, l. c.

[2]) Forssell, Monographie der *Gloeolichenen.*

Endlich beobachtete ich auch kleinere Gonidien. Dieselben besassen etwa den 4. Teil des Durchmessers der *Gloeocapsa*-zellen und waren ebenfalls von einer sehr schmalen aber deutlich geschichteten Gallerthülle umgeben. Gewöhnlich lagen sie in der Nähe einer normalen *Gloeocapsa*-Colonie und bildeten einen dichten Haufen, der sich auch durch Gallertumgrenzung vom andern Gewebe abhob. Von der Zugehörigkeit dieser Gonidien zum *Lecanora*-Thallus gilt natürlich dasselbe wie von den grossen Gloeocapsen.

Das Substrat, von dem ich die zur Untersuchung dienenden Stücke der *Lecanora* abhob, war ein altes Geländer aus Kiefernholz. Die obersten Schichten der Tracheiden waren von den eingedrungenen Hyphen gelockert und in ihre einzelnen Zellen zersprengt worden. Reste der Membranen lagen oft noch mitten im Thallus. Ob die Pilzhyphen hier die Fähigkeit haben, die Cellulose zu lösen, müssen erst genauere Untersuchungen zeigen.

Die Apothecienanlagen bestehen wieder aus 2 Arten von Hyphen, den Ascogonen und dem Paraphysengrundgewebe. Letzteres besteht aus Hyphen, die sich von den übrigen durch kürzere und etwas dickere Zellen auszeichnen. Ihre Richtung ist etwa parallel den Ascogonen, eben so die ihrer Verzweigungen. Gonidien liegen nur spärlich unter einer Anlage, sehr dicht dagegen oberhalb.

Die Ascogone sind wieder zahlreich, selten nur zu 2 oder 3 in einer Anlage. Sie stehen alle in beinahe gleichen Zwischenräumen neben einander, so dass manche Anlage eine ziemliche Ausdehnung in die Breite besitzt. Der Ursprung der Ascogone ist nicht immer in derselben Höhe im Thallusinnern zu suchen; manche entstehen in der oberen Zone der Gonidienschicht, manche sehr viel tiefer fast in der Nähe des Substrates. Doch gilt die Regel, dass alle Ascogone einer Anlage etwa in gleicher Linie entspringen (vom Querschnitt gesprochen).

In den meisten Fällen machen die Ascogone nicht mehr als $^1/_2$—2 Windungen, die regelmässig schraubig oder sehr verwickelt sein können. Verzweigungen des ascogenen Gewebes beobachtete ich häufig, doch macht es im Gegensatz zu *Placodium* hier den Eindruck, als ob nicht das Ascogon sich als solches teilte, sondern erst sein Fortsatz, das Trichogyn. Während also bei *Placodium* aus einem vegetativen

Faden 2 Ascogone mit je einem Trichogyn hervorgehen können, kann hier ein Ascogon in 2 Trichogyne auslaufen (s. Fig. 7, die Trichogyne sind fortgelassen und ihre Richtung durch Pfeile angedeutet).

Das Lumen der Ascogonzellen misst c. 4,6 μ in die Länge und 3,2 μ in die Breite. Die Längenausdehnung überwiegt also etwas.

Das Trichogyn besitzt wieder längere Zellen, die etwa von gleicher Beschaffenheit sind untereinander. Die Spitze ragt nur wenig hervor, die Membran ist gleichmässig dick.

Von der Weiterentwicklung der Anlage kann ich folgendes angeben. Nachdem die Trichogyne spurlos verschwunden sind, beginnen die Ascogone lebhaft auszusprossen und ein ascogenes Gewebe zu bilden, das als letzte Verzweigungen die sporenbildenden Asci erzeugt. Das Wachstum der Paraphysen geht damit gleichzeitig vor sich. Ihr Ursprung ist wieder bei den die Ascogone umhüllenden Fäden zu suchen, deren Zellen ohnehin schon denen der fertigen Paraphysen ähnlich sind. Die Ausbildung des Hüllgewebes ist beinahe vollendet, wenn die ersten Asci auftreten.

Je nach der Zahl der in einer Anlage stehenden Ascogone, scheinen sich mehr oder weniger an der Bildung des Apotheciums zu beteiligen. Häufig findet man kleinere Apothecien, bei denen das ascogene Gewebe nur von einem Punkt ausgeht, also Abkömmling eines Ascogons ist. Bei anderen Apothecien aber, die dann an Durchmesser jene übertreffen, sieht man deutlich mehrere Punkte, von denen ein Geflecht sich bläuender Hyphen ausgeht. Am ungezwungensten erklärt sich diese Erscheinung aus der Annahme, dass mehrere Ascogone Aussprossungen getrieben haben.

Ueber das Durchbrechen der jungen Apothecien durch die Rinde konnte ich nur wenige Beobachtungen machen. Manchmal schien es mir, dass die Paraphysen die Rinde durchwüchsen und das seitliche Gewebe auseinander drängten, einigemale fand ich über der Lamina abgestorbene Gewebereste, so dass Abstossung der obern Schichten stattgefunden haben musste. Wahrscheinlich kommt beides vor, was mir bei dem sonstigen variabeln Bau der Krustenflechten nicht wunderbar erscheint.

Das fertige Apothecium umgiebt ein dickes excipulum thallodes, das namentlich bei jüngern als starker Wulst ausgebildet ist. Gonidien sind unter dem Hypothecium stets vorhanden.

Die dicht beisammen stehenden Paraphysen entspringen im Hypothecium und verzweigen sich selten. Das Lumen der einzelnen Zellen ist c. 2 μ breit und etwa doppelt so lang.

Unter dem eigentlichen Hymenium findet sich wie gewöhnlich eine aus dichtverflochtenen ascogenen Hyphen und Paraphysen bestehende Zone, die bei älteren Apothecien fast pseudoparenchymatisch und in Chlorzinkjod als blauer Streifen erscheint. Unter dieser Schicht liegt das Hypothecium, dessen Ausbildung höchst variabel ist; bald ist es nur in Form eines schmalen Streifens auf Querschnitten sichtbar, bald wieder als mächtig entwickeltes Lager. Es besteht aus regellos verlaufenden, dicht verwebten Hyphen. In ihm finden sich die Ausgangspunkte der ascogenen Hyphen, dieselbe Blaufärbung wie die Asci zeigend. Die Dicke des Hypotheciums richtet sich danach, ob die Ascogone tiefer im Thallus ihren Ursprung nahmen oder in der Gonidienschicht.

Die Spermogonien stehen gewöhnlich in der Nähe des Substrates in flachen Thalluslappen, oft mitten zwischen Tracheiden. Ich bekam nur solche zu Gesicht, deren Sterigmen bereits erschöpft waren. Sie bildeten elliptische Höhlungen im Thallus; die Sterigmenschicht erschien weisslich, homogen, ohne nachweisbare lebende Zellen oder deren Spuren und gegen den Hohlraum im Innern scharf abgegrenzt. In einigen Fällen fand ich einige lebende, den Raum durchkreuzende Fäden. Spermatien sah ich nicht.

Lecidella enteroleuca Krb.

Der Thallus von *Lecidella enteroleuca* baut sich ähnlich auf wie der von *Lecanora*. Ich kann mich daher auf Anführung des Wichtigsten beschränken.

Die Rinde findet man gewöhnlich als weisse hyaline Schicht über den Gonidien. Nur ihr unterer Teil enthält noch Spitzen lebender Fäden, während oben sich von einem Zellinhalt nichts mehr nachweisen lässt. Einigemale beobachtete ich bei Anlagen, dass einige lebende Fäden sich bis zur Oberfläche des Thallus durch die Rinde hinzogen. Ich möchte sie nicht für zugehörig zur Rinde, sondern erst für später eingewachsen ansehen; wahrscheinlich sind sie zum Paraphysengewebe zu rechnen.

Ueber die wechselnde Dicke der Rindenschicht, in der

gleichfalls tote Gonidien nachweisbar sind, gilt dasselbe wie für *Lecanora*.

Die Gonidienschicht ist gegen die Rinde deutlich abgegrenzt, nicht so nach unten. Die Algen liegen im ganzen übrigen Thallus beinahe regelmässig verteilt, und von einer Markschicht kann deshalb kaum die Rede sein.

Häufig kommen in grössern Haufen kleine Gonidien vor. Ihr Auftreten ist nicht an eine bestimmte Zone gebunden, sondern man findet sie bald in der Gonidienschicht, bald nahe dem Substrat. Für bemerkenswert halte ich das häufige hypophloeodische Wuchern von Thalluspartieen. Dass sich nach Lockerung der obersten Peridermschichten der Rinde[1]) die Flechte auch nach den hier entstandenen Zwischenräumen ausbreitet, kann nicht befremdlich erscheinen. Wohl aber, wenn sich Gonidien und Hyphen in tiefer gelegenen Zellreihen vorfinden, bei denen von einer Lockerung noch nicht viel zu bemerken ist. Man muss hier an ein rein hypophloeodisches Wachstum des Thallus denken. Sehr häufig sind in diesen Partieen die erwähnten kleineren Gonidien.

Wie bei der *Lecanora* höchst wahrscheinlich die Hyphen die Fähigkeit hatten, die Cellulose zu lösen und die Auflösungsproducte zu ihrer Ernährung[2]) zu verwenden, so muss man dasselbe auch von der *Lecidella* annehmen. Dass hier verkorkte Membranen in Betracht kommen, ist gleichgültig. Ganze Zelllagen werden durch die Hyphen aus ihrem Zusammenhang losgerissen und durch das nach oben gerichtete Wachstum nach aussen gedrängt. Während die Membranen jetzt noch völlig intact aussehen, macht sich bei der weitern Wanderung nach oben die lösende Thätigkeit der Hyphen immer mehr geltend. Die einzelnen Reihen werden in ihre Zellen zersprengt und die Membranen allmählich zerstört. In der Gonidienzone werden die letzten Trümmer der Zellwände noch nutzbar gemacht, in der Rinde vermochte ich keine Spur mehr von ihnen zu entdecken.

Wie man es sich vorzustellen hat, dass die Hyphen Cellulose zu lösen vermögen, darüber können vorläufig noch nicht einmal Vermutungen ausgesprochen werden.

Die Spermogonien sind auf Querschnitten denen von

---

[1]) Mein Material stammte von der Rinde von *Fagus silvatica*.

[2]) s. Schwendener, Die Algentypen der Flechtengonidien, am Schluss.

Lecanora sehr ähnlich. Wie diese liegen sie meist in der Nähe des Substrates, gewöhnlich dicht von Zellen desselben umgeben. Von einigen gewann ich den Eindruck, dass sie unter der obersten Zellschicht des Substrates angelegt seien und erst bei ihrem Wachstum die hindernden Zellen zersprengt und bei Seite geschoben hätten. Lebende, noch Spermatien abschnürende Spermogonien konnte ich nicht finden, ebensowenig sah ich Spermatien. Die Spermogonien stellten regelmässige, etwa flaschenförmige Behälter dar, mit längerem oder kürzerem Halse. Die Sterigmenzone setzte sich scharf als ein weisser, gallertartiger Ring vom umgebenden Gewebe, namentlich vom inneren Hohlraum ab. Von den Sterigmen war nichts mehr zu sehen.

Immer durchzogen das Innere des Spermogoniums von der Hülle ausgehende vegetative Fäden, welche augenscheinlich den Zweck haben, den im Gewebe entstandenen Hohlraum wieder zu schliessen. Diese Erscheinung dürfte bei den Lichenen allgemein verbreitet sein.[1])

Ueber die Apothecienentwicklung vermag ich nur wenig zu sagen, weil das von mir im April gesammelte Material nicht mehr recht günstig war. Ich fand nur wenige gute Stellen, an denen der Bau der Anlage deutlich zu übersehen war.

Die Primordien liegen mitten in der Gonidienschicht, auf allen Seiten von Gonidien umgeben, nur oben sind die Gruppen etwas auseinander getreten und bilden für die Trichogyne und die später heranwachsenden Paraphysen einen Durchlass. Entsprechend dem sonstigen Bau des Thallus der *Lecidella,* sind die Eäden auch hier nicht dicht gelagert, jeder einzelne lässt

---

[1]) Besonders schön lässt sich diese Beobachtung bei *Usnea barbata* und *Cornicularia aculeata* machen. Bei ersterer Strauchflechte liegen die Spermogonien mitten im Verlauf eines der dünnen Thallusfäden. Für die Flechte muss es nun von grossem Vorteil sein, wenn nach Absterben der Sterigmen der hier beinahe kugelrunde Hohlraum wieder ausgefüllt wird. Denn natürlich ist an solchen Stellen die Gefahr, dass ein Faden bei äussern Einflüssen abbricht, grösser als an denen, wo der Strang noch solide ist. Die Hohlräume sind denn auch hier sehr bald von einem dichten Hyphengewirr durchzogen und später nur noch an der Umgrenzung durch das dichtere, ein Gehäuse bildende Gewebe kenntlich.

Aehnlich bei *Cornicularia aculeata,* wo die Spermogonien in der Spitze kleiner Aestchen liegen mit der Mündung im Scheitel derselben. Der Nutzen, den hier die Ausfüllung des Hohlraums der Flechte birgt, springt nicht so in die Augen, wie bei *Usnea.*

sich deutlich auf weite Strecken verfolgen. Nur an den Punkten, wo Ascogone liegen, zeigt slch die Tendenz zu einer dichteren Verflechtung. Dieser Umstand erschwert es ungemein von den Ascogonen ein deutliches Bild zu gewinnen; ich kann nicht einmal mit Sicherheit angeben, ob mehrere Ascogone in einer Anlage vorhanden sind.

Die Ascogonzellen zeichnen sich vor den vegetativen durch ihre Form aus, sind aber so verschieden von einander an Grösse und Gestalt, dass ich es unterliess Messungen vorzunehmen, da bei solchen Variationen ein Mittel zu berechnen wenig Zweck gehabt hätte. Oft übertrifft die Ausdehnung in die Breite ganz bedeutend die Länge. Die Färbung des Inhaltes mit Chlorzinkjod ist die bereits bekannte. Die Windungen des Ascogons sind unentwirrbar, jedoch konnte ich an einem günstigen Präparate den Uebergang in das Trichogyn deutlich wahrnehmen. Die Breite der Zellen verringerte sich allmählich, die Länge nahm zu, und endlich setzten lange, schmale Zellen das Trichogyn zusammen, welche auffallend dünn sind im Vergleich zu denen des umgebenden Gewebes, das, wie gewöhnlich bei allen Anlagen, etwas kräftiger ist als die Hyphen im übrigen Thallus.

In dem Falle, wo ich Trichogyne von der Anlage emporgehen sah, konnte ich dieselben nur bis etwa zur Mitte der Rinde verfolgen, wo sie sich in der hyalinen Schicht verloren. Auch Chlorzinkjod zeigte nur eine ganz schwach gelbliche Färbung des Inhaltes. Ich bin geneigt, anzunehmen, dass hier die Trichogyne bereits im Absterben begriffen waren, denn man darf wohl unbedenklich annehmen, dass analog den übrigen Fällen auch bei *Lecidella* die Spitze des Trichogyns während seiner Lebensdauer den Thallus überragt. Haben wir es hier wirklich mit Absterbenserscheinungen zu thun, so wäre damit eine neue Analogie mit den Trichogynen der *Collemaceen* gegeben. Wie diese sterben auch jene von oben nach unten ab.

Ihre Membran und Inhalt wandeln sich in gleicher Weise um, wie die der vegetativen Fäden, wenn sie die Rinde bilden.

Die Paraphysen nehmen wie immer ihren Ursprung aus den Fäden, die das Ascogon umschliessen und haben bereits ihre charakteristische Form und Anordnung, wenn von Schläuchen noch nichts zu bemerken ist.

Auf welche Art das Hervorbrechen zustande kommt, konnte

ich nicht beobachten, doch ist es wahrscheinlich, dass die Paraphysen die Rinde teils durchwachsen, teils abheben.

Anfangs ist die Scheibe völlig eben, aber bald wölbt sie sich durch massenhaftes Einschieben von Paraphysen und Schläuchen convex hervor. Das Wachstum der Paraphysen schreitet marginalwärts vor und bedingt die fächerförmige Anordnung der Hyphen im Hypothecium. Im Hymenium selbst stehen sie streng parallel nach oben.

Nach dem Rand der Scheibe zu beginnen sie sich nach der Seite zu krümmen und andere Structurverhältnisse anzunehmen. Während sie in der Fruchtscheibe aus cylindrischen Zellen bestehen, deren Membran in Chlorzinkjod etwas verquillt, weisen sie am Rand kürzere, beinahe kuglige Zellen auf, deren Membran auch in Chlorzinkjod scharf begrenzt erscheint und an der Grenze der Zellen eine leichte Einschnürung zeigt. Stets ist die Membran gebräunt, im Alter fast schwarz. Diese umgebildeten Paraphysen beginnen als excipulum proprium das Apothecium nach aussen abzugrenzen. Die ersten Anfänge des Gehäuses kommen also am obersten Rand der Scheibe zustande, und allmählich erst schliesst es sich nach unten, indem auch vegetative Fäden sich in ähnlicher Weise nach aussen krümmen und umformen wie die Paraphysen. Der Verschluss des Gehäuses kommt daher am untersten Punkt des Hypotheciums zustande, dort, wo man eigentlich den Ausgangspunkt einer solchen Bildung vermuten sollte.

Das excipulum proprium ist bei älteren Apothecien schwarz, pseudoparenchymatisch aus mehreren Zellreihen bestehend, an Structur den Gehäusen mancher *Pyrenomyceten* ähnlich. Innerhalb des von ihm umschlossenen halbkugligen Raumes finden sich keine Gonidien.

Das Hypothecium ist nicht immer gleich stark ausgebildet. Das Hymenium zeigt eine grünliche Färbung, die nach oben zu etwas intensiver wird, weil die Spitzen der Paraphysen, von denen dieser Farbenton herrührt, stärker blaugrün tingiert sind. In Chlorzinkjod tritt das prächtige Grün durch den Gegensatz zu den blaugefärbten Schläuchen noch deutlicher hervor.

Das Apothecium sitzt nach seiner Ausbildung nur locker im vegetativen Gewebe; daher erklärt sich, dass namentlich wenn die Flechte trocken ist, schon durch Darüberstreichen mit der Hand die Apothecien ausfallen. Dasselbe ist auch

bei anderen, steinbewohnenden *Lecideen* mit grösseren Apothecien der Fall.

Das Apothecium zeigt nun noch weitere Veränderungen während der Ausbildung des Gehäuses, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit denen haben, die an den Apothecien von *Gyrophora, Lecidea Pilati* etc. vor sich gehen und von Krabbe[1]) genauer studiert sind.

Bei fast allen Apothecien der *Lecidella* nämlich stets vor Schliessung des Excipulums an der untern Fläche neigen sich an mehreren Punkten (in Bezug auf Querschnitte gesprochen) die Paraphysen gegen einander und zeigen dieselben Veränderungen, die wir bei Bildung des Excipulums gesehen haben. Es entstehen auf diese Weise von oben nach unten fortschreitende Spaltungen der Lamina. Alle Schläuche, welche im Bereich der sich gegen einander neigenden Paraphysen stehen, werden zum Absterben gebracht; ihre Membranen sind nachher an der Blaufärbung leicht nachweisbar.[2])

So entstehen innerhalb des Hauptexcipulums kleinere Excipula, deren Wände sich schliesslich mit der des ersteren unten vereinigen. Wir erhalten also aus dem ursprünglichen Apothecium eine ganze Menge kleinerer, deren jedes sein excipulum proprium hat. Das ascogene Gewebe wird durch diese Wachstumsvorgänge in mehrere Teile gespalten und jedes Teilapothecium erhält ein Stück davon. Bei älteren Apothecienhaufen erscheinen natürlich die einzelnen Apothecien selbstständig, und uur die Entwicklungsgeschichte kann uns über die Entstehung dieser zusammengesetzten Gebilde Auskunft geben.

Die wichtigsten beiden Resultate der vorliegenden Untersuchung sind kurz folgende.

1) Bei allen untersuchten Arten entstehen beim Apothecium Schlauch- und Hüllsystem getrennt.
2) Es tritt bei allen eine weitgehende Aehnlichkeit mit den *Collemaceen* im Entwicklungsgang des Apotheciums hervor.

---

[1]) l. c.

[2]) Das Vorkommen abgestorbener Asci ist übrigens auch häufig im Hauptexcipulum zu beobachten.

Absichtlich habe ich mich in vorliegender Arbeit keiner der vorhandenen Deutungen über die Natur und Funktion der Trichogyne und Spermatien angeschlossen, weil meiner Ansicht nach noch zu wenig Thatsachen bekannt sind, welche eine endgültige Beurteilung der Vorgänge gestatten. Bevor nicht aus sämmtlichen Flechtenfamilien Vertreter auf die Entwicklung des Apotheciums untersucht sind, bleibt der Streit, ob man sich für oder gegen die Annahme einer Sexualität entscheiden soll, ein ziemlich müssiger.

Figuren-Erklärung.

(Sämmtliche Figuren sind nach Chlorzinkjodpräparaten mit der camera entworfen und dann freihändig ausgeführt.)

Fig. 1. *Anaptychia ciliaris.* $^{570}/_{1}$. Jüngste Apothecienanlagen. a. Wieder vegetativ auswachsende Anlage.

Fig. 2. *Anaptychia ciliaris.* $^{570}/_{1}$. Junges Ascogon, dessen Trichogyn die Thallusoberfläche noch nicht erreicht hat, seitlich an einem Faden ansitzend.

Fig. 3. *Anaptychia ciliaris.* $^{250}/_{1}$. Apothecienanlage mit ausgebildeten Ascogonen und Trichogynen. Die Färbung der Gonidien ist in Wahrheit dieselbe wie die der Ascogone, in der Figur sind sie heller gefärbt zum Unterschied von letzteren.

Fig. 4. *Ramalina fraxinea.* $^{570}/_{1}$. Stück eines Ascogons mit der Ursprungsstelle am vegetativen Faden. (Aus einer zerdrückten Anlage.)

Fig. 5. *Ramalina fraxinea.* $^{570}/_{1}$. Oberes Stück eines Ascogons mit Trichogynfortsatz. (Aus einer zerdrückten Anlage.)

Fig. 6. *Placodium saxicolum.* $^{570}/_{1}$. Apothecienanlage mit ausgebildeten Ascogonen und Trichogynen. Bei a Teilung eines Ascogons. (Der Uebersichtlichkeit wegen ist die Braunfärbung der Gonidien und vegetativen Fäden fortgelassen.)

Fig. 7. *Lecanora subfusca.* $^{570}/_{1}$. Teilung eines Ascogons. Die Trichogyne sind fortgelassen und ihre Richtung durch Pfeile angedeutet.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: 71

Autor(en)/Author(s): Lindau Gustav

Artikel/Article: Ueber die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien 451-489