

### 35. E. Bachmann: Zur Gonidienvermehrung bei Flechten.

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 29. Mai 1927. Vorgetragen in der Junisitzung.)

Von der im Flechtenthallus regelmäßig erfolgenden vegetativen Teilung der Algenzellen kommen bei etlichen Krustenflechten Abweichungen vor, die das Verhältnis der Gonidien zum Flechtenpilz beleuchten und deshalb Erwähnung verdienen. Noch wertvoller sind in dieser Beziehung einige Fälle, wo der Flechtenpilz von außen kommende Algenzellen festgehalten und sich einverleibt hat.

Der erste ist am Lager von *Lecidea expansa* Nyl. = *L. erratica* Koerb., die auf kleinen Lesesteinen im Oldenburgischen gewachsen war, beobachtet worden. In den systematischen Werken wird dieses Lager als dünn, zusammenhängend oder feintrissig, oft firnisartig, glänzend oder etwas rauh beschrieben. Diese Angaben entstammen zum Teil sicher der Pyknidenform des Lagers, die sich durch größere Mächtigkeit, fast heteromeren Bau und zusammenhängende, braune, wenn auch nur einschichtige Rinde auszeichnet. Das Lager der Apothezienform ist beträchtlich dünner, gonidienärmer und ohne jede Andeutung von heteromeren Bau, wie Abb. 1, Fig. 1, ein  $10\ \mu$  dicker Querschnitt durch einen  $142\ \mu$  langen Lagerabschnitt, zeigt. Durch schmale Lücken zerfällt er in vier voneinander getrennte Teile. Der erste ist  $38,3\ \mu$  mächtig, von sehr lockerem Bau und enthält kleine Gonidien durch seine ganze Dicke in 2—3 Schichten. Sie sind rundlich oder schwach tangential gestreckt und nie allseitig von Umhüllungszellen bedeckt. Der Gegensatz zwischen Mark und Gonidienzone besteht nirgends und auch eine Rinde hat sich nicht gebildet, wenn man nicht die 1—2 schichtige Lage rundlicher, farbloser Zellen so nennen will, die mit einigen Unterbrechungen zwischen R und R' hinzieht. Auch der zweite, gonidienreichere, aber nur  $23,4\ \mu$  mächtige Lagerteil wird von dieser Zellenlage überzogen, nicht aber der vorletzte und letzte mit 17 und  $7,7\ \mu$  Mächtigkeit. Hier hat der Flechtenpilz nichts als einige kugelige Umhüllungszellen und wenige fädige Verbindungshyphen gebildet.

Außerhalb des Lagers, jedoch mit ihm durch kurze Stielchen verbunden, befinden sich die drei Gonidien a, b und c, von denen die beiden ersten in radialer Richtung auf das Doppelte ihrer ur-

sprünglichen Länge gewachsen sind, worauf a durch eine Querwand in zwei Zellen geteilt worden ist. Sie ruht auf einem zweisehichtigen Stielchen, das außerdem eine kurze Hyphe bis zur Mitte des Gonidienpaares emporgesendet und damit begonnen hat, sie zu „umspinnen“. Bei b hat dieser Vorgang auch schon begonnen, wie der Querschnitt einer bis zur Mitte der Gonidie ge-

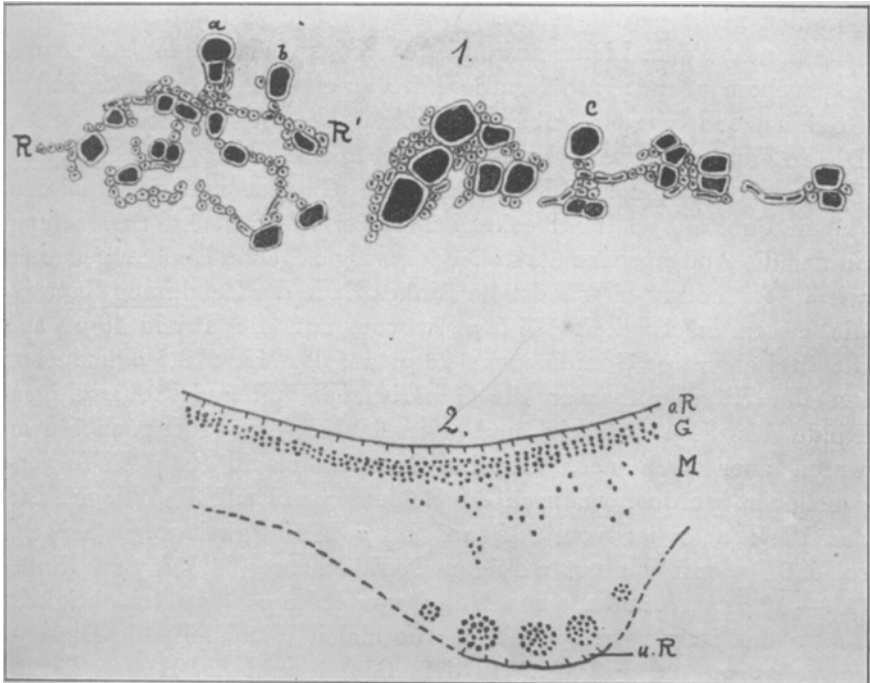


Abb. 1.

Fig. 1. Querschnitt durch den Thallus von *Lecidea expansa*. R R' = Rinde. Weiteres im Text (670/1).

Fig. 2. Querschnitt durch ein Blatt von *Cladonia ochrochlora*. G = Gonidienzone, M = Mark, o R = oberseitige Rinde, u R = unterseitige Rinde (68/1).

langten Umhüllungshyphe erkennen läßt; ihr fädiges Unterende konnte an dem Nachbarschnitt nachgewiesen werden. Die Gonidie c ist bis jetzt nur durch ein aus 2 rundlichen Zellen bestehendes Stielchen emporgehoben worden. Alle drei sind von außen her auf das Flechtenlager gelangt, entweder angeweht durch Wind oder hingespült durch Wasser, zuerst Gonidie a, zuletzt c. Die

Wachstumserscheinungen beider Komponenten können bloß durch gegenseitige günstige Beeinflussung erklärt werden.

In viel höherem Maßstabe konnten diese Wachstumssteigerungen an der Unterseite eines Lagerblattes von *Cladonia ochrochlora* Flrk. aus dem Schwarzwald (von LÖSCH zwischen Steinwasen und Nothschrei gesammelt) festgestellt werden. Auf der weißen Unterseite von Lagerblättern verschiedener *Cladonien* findet man einzelne Soredien nicht gerade selten. Wenn ein solches Blatt seine Unterseite dauernd dem Lichte zuwendet, kann es vorkommen, daß solche angewehten oder angespülten Soredien zu einer zusammenhängenden Gonidienzone werden, über der eine ebensolche Rinde entsteht. Diesen Fall veranschaulicht Abb. 1, Fig. 2, eine schematisch gehaltene Zeichnung mit genauer Darstellung der Umrisse und der Gonidien (kleine Punkte), während echte Rinde durch senkrechte Strichelung an der die Außengrenze darstellenden ausgezogenen Linie angedeutet wird. An normaler Wandstelle (linkes Ende der Zeichnung) beträgt die Gesamtmächtigkeit  $135,5 \mu$ , wovon auf die Rinde  $19 \mu$ , auf die dreischichtige Gonidienzone  $23 \mu$ , auf das Mark  $93,5 \mu$  kommen. An der Hügelstelle war die Gonidienzone unter der oberseitigen Rinde bis  $34 \mu$  mächtig und vierschichtig geworden; außerdem waren aber auch noch einzelne Gonidien bis in  $108 \mu$  Tiefe vorgeschoben worden, wodurch die Schichtenzahl auf 8 gestiegen ist; das Mark aber ist von  $93,5$  auf  $291 \mu$  Mächtigkeit angewachsen, so daß es mit der unterseitigen Gonidienzone ( $34,6 \mu$ ) und Rinde ( $12 - 16 \mu$ ) zusammen einen Hügel von  $425,6 \mu$  Gesamtmächtigkeit bildet; das ist verglichen mit der normalen Wandstelle ein Dickenzuwachs von 100 auf 314. In dem Gipfelpunkt des Hügels liegen drei größere Gonidiengruppen, ehemalige Soredien, seitwärts von ihnen zwei kleinere, die erst später von den Markhyphen erfaßt und umwachsen worden sind, wie daraus hervorgeht, daß sich das Mark unter ihnen noch nicht zu lückenloser Rinde zusammengeschlossen hat. Sie sind auch wesentlich zellenärmer (dreischichtig) als die drei großen Gruppen. Weil diese fünfschichtig sind, ist die Schichtenzahl der Gonidien in der Hügelstelle auf 13 gestiegen (gegen 3 an der normalen Wandstelle).

Zu all diesen Veränderungen kommt noch, daß die oberseitige Rinde in der Region des stärksten Wachstums, d. h. soweit die unterseitige Rinde reicht, bis zu  $52 \mu$  dick geworden ist, indem ihre Zellen auf mehr als das Doppelte gewachsen und ihre Höhlungen entsprechend weiter geworden sind, ohne daß ihr Plasma degeneriert wäre.

Beide Komponenten der Flechte sind in ihrem Wachstum bedeutend gefördert worden von dem Augenblick an, da die Hyphen des unterseitigen Marks von den angespülten Soredien Besitz ergriffen hatten.

Näheres über die Einwirkung fremder Soredien auf die Unterseite eines *Cladoniablattes* müßte sich meines Erachtens durch Versuche erforschen lassen, wozu sich großblättrige Arten mit mehrkündigen Podetien, wie *ochrochlora*, *digitata* usw., besonders gut eignen dürften.

Ähnliche Wachstumssteigerungen sind an den dicken Lagern einiger Krustenflechten beobachtet worden; sie stehen mit dem Dickenwachstum des Thallus in Zusammenhang und werden nicht von außen veranlaßt, sondern aus dem Inneren der Flechte selbst.

Sehr schön war das an einer thüringischen *Diploschistes scruposus* mit 870  $\mu$  dickem Lager zu sehen; von diesem stellt Abb. 2, Fig. 3 die obersten 91  $\mu$  auf einer 84  $\mu$  langen Strecke dar: Die Rinde besteht aus einer äußeren hellen Zone mit 2 — 3 Schichten weithöhliker, plasmaarmer Zellen und einer inneren dunkleren, deren in senkrechten Reihen angeordneten Zellen etwas dünnwandiger und mit blauschwarzem Plasma gänzlich erfüllt sind; ihre Mächtigkeit schwankt zwischen 19,4 und 38,7  $\mu$ . Die aus 2 — 3 Schichten großer, vorwiegend isodiametrischer Zellen bestehende Gonidienzone ist 23,2 — 42,6  $\mu$  mächtig und wird von dem Mark unterlagert, einem Gemenge von leeren Gonidienhüllen und abgestorbenen, entleerten Umhüllungszellen von 783  $\mu$  Mächtigkeit. Die Zone lebender Algenzellen nimmt demnach höchstens 5 Hundertteile der Gesamtmächtigkeit ein.

Die Oberfläche des *Diploschisteslagers* ist grob höckerig; die Höcker erheben sich 200  $\mu$  und mehr über ihre Umgebung und sind Stätten intensivsten Dickenwachstums der Kruste. Einen der kleineren Hügel stellt Abb. 2, Fig. 4 dar: über seiner 193,6  $\mu$  langen Grundlinie steigt er bis auf 72  $\mu$  an und ist von einer einschichtigen Rinde bedeckt, deren Zellen braunwandig, rundlich oder schwach tangential gestreckt sind und einen 0,5  $\mu$  großen, blauschwarzen Protoplast enthalten. An 7 Stellen aber ist sie von empordringenden Gonidien unterbrochen worden, und an mehreren von diesen Stellen sind die Algenzellen samt ihren Umhüllungshyphen über die Rindenschicht hinausgewachsen. Die in dem Hügelgewebe übriggebliebenen Luftlücken sind spärlich und klein, weil die Gonidien meist allseitig von Hyphen umwachsen sind und weil sie sich selbst vergrößert und stark vermehrt haben. Ihrer Vermehrung ist ein auf-

fallendes radiäres Wachstum vorangegangen; zwar sind nur wenige von ihnen radiär gestreckt, dafür umso mehr in radiären Reihen angeordnet, weil ihrer Streckung sofort Teilung rechtwinklig zur Streckungsachse gefolgt ist.

Die Schichtenzahl lebender Gonidien ist vom Grunde des Hügels bis zu seinem Gipfel oder nach den Seiten hin gemessen

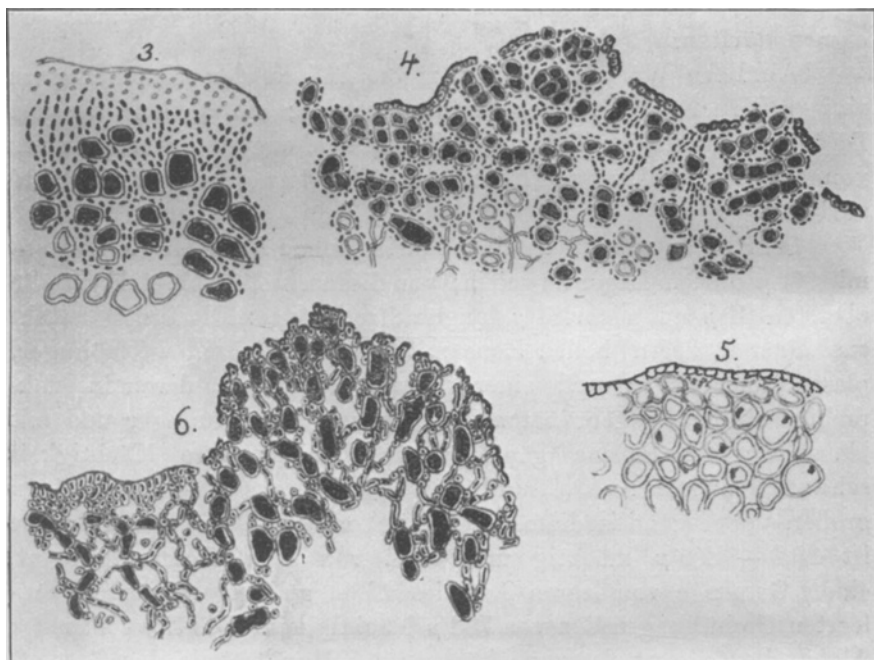


Abb. 2.

Fig. 3. Querschnitt durch eine kleine Partie des normalen Thallus von *Diploschistes scruposus* (256/1).

Fig. 4. Querschnitt durch einen kleinen Thallushöcker von *Diploschistes scruposus* (256/1).

Fig. 5. Querschnitt durch eine kleine Partie des Hyponecralgewebes von *Diploschistes scruposus* (256/1).

Fig. 6. Querschnitt durch den obersten Teil des normalen Lagers von *Lecanactis Stenhammari* und eine warzenartige Wucherung desselben (256/1).

auf mindestens 10 gestiegen, und mit ihrer Vermehrung hat die der Flechtenpilzhyphen gleichen Schritt gehalten. Beide Komponenten sind gefördert worden; welcher von beiden den Anstoß zu dieser Wachstumssteigerung gegeben hat, ob der Flechtenpilz, der in die Dicke wächst, oder die Algen, wie bei *Cladonia ochrochrola*, läßt sich nicht entscheiden; denn alle Wachstumsvorgänge

greifen so ineinander, wie es bei einem einheitlichen Organismus nicht vollkommener geschehen kann. Es ist in diesen Hügeln weder das Anzeichen eines Kampfes, wie er nach der Ansicht mancher zwischen dem Flechtenpilz und seinen Gonidien bestehen soll, zu bemerken, noch eine an Sklaverei erinnernde Unterdrückung der Alge durch den Pilz.

Allerdings haben schon einige der am Grunde des Hügels liegenden Gonidien ihren Inhalt verloren, und von demselben Schicksal werden alle übrigen später auch noch ergriffen werden, ebenso wie die Umhüllungszellen und Verbindungshyphen des Flechtenpilzes. Beide bilden dann zusammen das hier  $783\ \mu$  mächtige Hyponekralgewebe, von dem in Abb. 2, Fig. 5 eine kleine,  $77,4\ \mu$  lange und  $51\ \mu$  mächtige Partie dargestellt ist. Sie stammt aus  $270 - 321\ \mu$  Tiefe und läßt bei 320facher Vergrößerung nur die mit doppelten Konturen gezeichneten, dicht aneinander gedrängten, leeren Gonidienhüllen erkennen; sieben von ihnen enthalten noch einen spärlichen Plasmarest, von dem das Hämatoxylin nur mit grauer Farbe aufgespeichert worden ist. Darüber ist als einziger Rest des Flechtenpilzes ein Streifen der braunen rindenartigen Schicht zu sehen, durch welche der Hügel nach außen abgegrenzt war. Erst bei Betrachtung mit stärkeren Vergrößerungen und Öl-immersion werden auch die äußerst zarten Umhüllungshyphen sichtbar, von denen ehemals die Gonidien so reichlich bedeckt gewesen waren. Beide, Gonidien und Flechtenpilzzellen, geben beim Absterben ihre Inhaltsbestandteile an die jugendlichen, weiter außen gelegenen Zellen ab; ihr Tod hat demnach erhöhte Lebens-tätigkeit der am Leben gebliebenen Flechtenbestandteile zur Folge und zwar beider in gleichem Maße.

Ähnliche Hügelbildungen habe ich noch bei zwei anderen dickkrustigen Gesteinsflechten, bei *Rhizocarpon grande* (Flrk.) und *Lecanactis Stenhammari* (E. Frs.) gefunden. Von ihnen will ich nur die letzte noch kurz besprechen, weil sie *Trentepohliagonidien* enthält. Ihr normales Lager ist wenigstens  $352\ \mu$  mächtig, hat weder Epi- noch Hyponekralzone und ist im linken Abschnitt der Abb. 2, Fig. 6 bis zu  $61\ \mu$  Tiefe dargestellt. Die Rinde besteht aus radial gerichteten Hyphen, die aber meist nur auf kurze Strecken dicht aneinander gelagert, öfters bündelartig verwachsen und dann durch kleinere oder größere Zwischenräume voneinander getrennt sind. Unter ihr liegt eine sehr lockere Gonidienzone von  $50 - 62\ \mu$  Mächtigkeit, die aber, wie alle Flechten mit *Trentepohliagonidien*, Ausläufer weit tiefer hinabsendet ( $270\ \mu$ ). — Der rechts davon

befindliche Hügel erhebt sich  $63 \mu$  über seine Umgebung und zeichnet sich auf den ersten Blick durch größere Dunkelheit bis fast in  $100 \mu$  Tiefe aus. Die Außengrenze wird von einer ein- bis zweischichtigen Lage rundlicher oder radial gestreckter Zellen mit verdickter, brauner Außenwand gebildet; sie besitzt viele Unterbrechungen und muß als Rindenrest angesehen werden. Der ganze Raum unter ihr ist mit einem gonidienreichen Plektenchym erfüllt; fast alle Algenzellen sind radial gestreckt, manche schwach gebogen, wesentlich größer als im normalen Wandteil und fast nie zu Fäden vereinigt, sondern durch Umhüllungszellen auseinandergedrängt, aber so, daß man die ehemalige Zusammengehörigkeit noch erkennen kann. Die Umhüllungszellen des Flechtenpilzes haben nicht nur an Zahl sehr zugenommen, sondern haben auch ihre Gestalt verändert: aus der kugeligen sind sie meist in radial gestreckte Form übergegangen, ein Zeichen, daß in diesem Hügel das Wachstum in der genannten Richtung allgemein herrschend ist.

Daß die Hügel von *Lecanactis* der Verdickung des Thallus dienen, bezweifle ich. Besser ist es, sie den Warzen von *Anaptychia ciliaris* f. *verrucosa* Ach.<sup>1)</sup> an die Seite zu stellen, d. h. sie als Isidien aufzufassen, die der Assimilation und Durchlüftung dienen. Aber auch für diese Gebilde gilt, was für die Thallushöcker von *Diploschistes scruposus* gesagt worden ist, an der Wachstumsförderung, die in ihnen konstatiert werden konnte, nehmen beide Bestandteile der Flechte in gleichem Maße teil.

---

1) BACHMANN, E. Über das Verhältnis der Gonidien zum Flechtenpilz. Hedwigia, 64, p. 236. Dresden, 1923.