

Ueber
die Natur der Flechten.

~~~~~  
Nach einem Vortrag in der Erlanger Philomathie  
(Mai 1878)

von

Dr. M. Rees,  
Professor der Botanik.

Mit 10 in den Text gedruckten Holzschnitten.

---

Berlin SW. 1879.

Verlag von Carl Habel.

(C. G. Lüderitz'sche Verlagsbuchhandlung.)  
33. Wilhelm-Strasse 33.

Das Recht der Uebersetzung in fremde Sprachen wird vorbehalten.

Auf die Natur der Flechten hat die botanische Forschung der zwei letzten Jahrzehnte überraschendes Licht geworfen. Die gewonnenen Aufschlüsse sind heute derart gesichtet und die Hauptfragen soweit erledigt, um eine Behandlung auch vor Nichtfachleuten zu vertragen. Daß sie eine solche in vollem Maße verdienen, wird der freundliche Leser bald zugeben.

Was die Botaniker Flechten, Lichenes, nennen, das sind niedere Pflanzenformen von zumeist so charakteristischem Gepräge, daß auch dem Laienauge ihre Eigenart sich aufdrängt. Von den grünen zartblättrigen Moosen sind sie durch den Mangel der Blätter scharf gesondert; auch die moosgrüne Färbung fehlt ihnen. Aber auch mit den übrigen niederen kryptogamischen Pflanzen, den Pilzen und Algen, läßt ihre durchaus eigenthümliche Tracht eine Verwechslung nur ausnahmsweise zu.

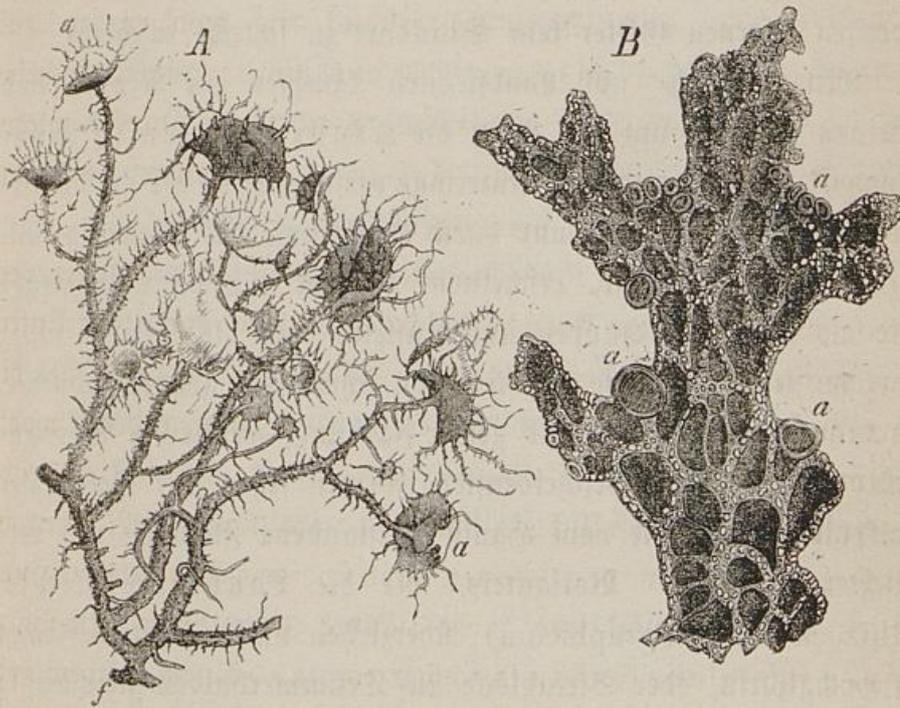
In ziemlichem Formenreichthum und oft ungeheurerer Anzahl der am gleichen Ort vereinigten Stöckchen der gleichen Art überziehen die Flechten Felsen, Steinblöcke und Mauern, Baumrinden, Bretter und Balken, Wald- und Haideboden mit buntem zwerghaftem Pflanzenwuchs. Bald theilen sie den gleichen Standort mit Moosen und Algen, seltener mit einigen Pilzen und Blüthenpflanzen, bald liefern sie den einzigen Pflanzenschmuck sonst verschmähter kahler und dürerer Stellen. Ihre stattlichsten

Formen lieben die Feuchtigkeit des Waldbodens und verwitternder Baumrinden. Aber selbst an den Orten, wo der ewige Schnee der Hochgebirge und Polarländer jeden empfindlicheren Pflanzenwuchs zurückdrängt, da fristen noch Lichenen ihr anspruchloses und zähes Leben. Und wo im glühenden Sonnenbrand jedes andere Pflänzchen verdorrend abstirbt, leisten Flechten noch kräftigen, nachhaltigen Widerstand: sie trocknen zu pulverisirbaren Krusten zusammen, die aus monatelangem Scheintod jede Befeuchtung zu langsamem Wachsthum immer wieder aufweckt. Alle erfreuen sich längerer Lebensdauer, als ihre zwerghaften Maße meist vermuthen lassen.

Die am reichsten ausgestalteten Flechten sind allseitig verästelte und verzweigte strauchähnliche Stöckchen, von ihrer Unterlage aufstrebend oder herabhängend: Strauchflechten. Als die vornehmste gehört zu diesen die jedem Hochwaldwanderer wohlbekannte Bartflechte (*Usnea barbata* Fig. 1. A.). Ihre reichbefranzten grauen Stränchlein flattern da als fußlange Mähnen an verwetterten Lärchen, dort scheinen sie in üppigem Wuchern zu Hunderten und aber Hunderten ganze Bäume zu ersticken. Zu ihnen gesellen sich kleinere Formen in schwarzem und grauem, gelbem und graugrünem Gewand. Auf sandigem Waldboden, unter Kiefern, Preiselbeeren und Haidekraut, breiten sich ganze Bestände der hellgrauen, geweihartig verzweigten Rennthierflechte (*Cladonia rangiferina*) aus. Im alten Reichswald zwischen Erlangen und Nürnberg trifft man leicht Strecken, auf denen überhaupt nur die Rennthierflechte wächst. Sie geben im Kleinen ein Bild der ausgedehnten nordischen Flechten-Haide, in deren Zusammensetzung neben der Rennthierflechte eine andere Strauchflechte, *Cetraria islandica*, eine Hauptrolle spielt. Diese letztere, als Arzneimittel irrthümlich „isländisches Moos“ genannt, gehört

auch in unseren Gebirgsgegenden zu den ansehnlichsten Erdlichenen.

Formen mit bandartigen flachen Zweigen bilden den Uebergang zum Typus der Laubflechten. Diese breiten ihren Körper mit reichverzweigtem, oft emporgekräuseltem Rand auf



Figur 1.

A. *Usnea barbata*, die Bartflechte (nat. Gr.). B. *Sticta pulmonacea*, die Lungenflechte, von der Unterseite gesehen (nat. Gr.). a Apothecien oder Früchte. f Haftscheibe, womit die Bartflechte auf der Rinde eines Baumes angewachsen ist. (Aus Sachs, Lehrb. d. Bot.)

ihrer Unterlage aus. Bei ganz ungestörter Ausbildung kokardenähnlich gefaltete, kreisförmige Scheiben mit geferbtem Rand, bilden sie bei gedrängterem Vorkommen unregelmäßig zwischen einandergreifende buchtige Lappen. Unter ihnen ist die Lungenflechte (*Sticta pulmonacea*), als „Lungenmoos“ früher arznei-

gebräuchlich, wohl die stattlichste. (Fig. 1. B.) Ihre vielfach ausgezackten, lederbraunen, unterseits weiß geaderten, grubig vertieften Pflänzchen sind auf moosigem Bergwaldboden bei uns nicht selten. Am meisten verbreitet, auffällig und bekannt aber ist wohl die goldgelbe Wandflechte (*Physcia parietina*), zu deren Ansiedelung vom reichlich nährenden Rindenstück bis zum staubbedeckten eisernen Gitter kein Standort zu schlecht erscheint.

Mit Strauch- und Laubflechten kämpfen an Rinden und Steinen siegreich um den Platz die Krustenflechten in bunter Menge. Innig mit ihrer Unterlage verschmolzen, oft in dieselbe eingesenkt, aus Steinen nur durch Auflösung des Gesteins mittelst Säuren befrei- bar, erscheinen sie dem unbewaffneten Auge bald als winzige Schuppen und Pusteln, bald als körnige, rissig warzige, reich gefelderte Krusten von schwarzer, grauer, brauner, oft auch brennend rother und gelber Färbung, welche der Sonnenglanz steigert. Ihre bescheidensten Formen sehen auf Solenhofen Kalkplatten aus wie vom Hauch entstandene Fleckchen mit verwischten Umrissen. Vorlautere, wie die Landkartenflechte, (*Rhizocarpon geographicum*), überziehen nackte Gesteinsflächen an Hochgipfeln, oder Steinblöcke auf Trümmerhalden gleichmäßig mit hellfarbiger Kruste. Vom Lufengipfel des Böhmerwaldes leuchtet die gelbe *Rhizocarpon*-decke seines Trümmerfeldes weit hinaus ins Land.

Die älteren Botaniker machten zwischen den als Flechten eben gekennzeichneten Pflanzenformen und den Moosen noch keinen Unterschied. Daher auch heute noch Volksnamen wie Lungenmoos, isländisches Moos, für Lungenflechte, isländi-

sche Flechte. Erst Tournefort bildete aus diesen Gewächsen eine besondere Pflanzenklasse Lichenes, die er den Klassen der Algae (Algen) und Fungi (Pilze) an die Seite stellte (1694).

Seither hat sich zunächst die äußerliche Kenntniß, Unterscheidung und Classification der Flechtenformen breit entwickelt. Aus den verhältnißmäßig wenig zahlreichen Typen, deren Verschiedenheit schon dem flüchtigen unbewaffneten Auge einleuchtet, sind allmählich an 5000 über die ganze Erde vertheilte Arten in zahlreichen Gattungen unterschieden und beschrieben worden. Ueber tausend davon kommen auf Deutschland und die Schweiz. Aber eine fruchtbarere Erforschung des inneren Baues, der Fortpflanzung, der Lebens eigenthümlichkeiten der Flechten überhaupt ist erst seit wenigen Jahrzehnten angebahnt und durchgeführt. Was diese Forschung von anerkannten Aufschlüssen zunächst zu Tag förderte, das schienen unversöhnliche Widersprüche und unlösbare Räthsel. Unsere Aufgabe ist, zu zeigen, wie die Widersprüche zum Ausgleich, die Räthsel zur Lösung allmählich gelangt sind.

Betrachten wir zuerst die Gliederung des Flechtenkörpers im Ganzen. Ein Blick auf Figur 1 läßt auf dem Vegetationskörper, Lager oder Thallus der Flechten die Früchte oder Apothecien (a) unterscheiden. Es sind tellerförmige Gebilde, bei der Bartflechte auf Zweigenden sitzend, und ringsum zierlich bewimpert, bei der Lungenflechte auf der Unterseite des Thallus randständig.

Der Thallus selbst bildet außer seinen vielgestaltigen Zweigen Haftorgane, welche ihm die fehlenden Wurzeln ersetzen. Bei Strauchflechten einfache Haft scheiben (Fig. 1 f.) am Grunde des Hauptstämmchens; bei Laubflechten Haftfasern oder Rhizinen (Fig. 5 r.), die ins Substrat lose eindringen. An

Krustenflechten entgeht die Art ihrer Verbindung mit der Unterlage flüchtiger Betrachtung. Sie können unverfehrt nicht abgehoben werden.

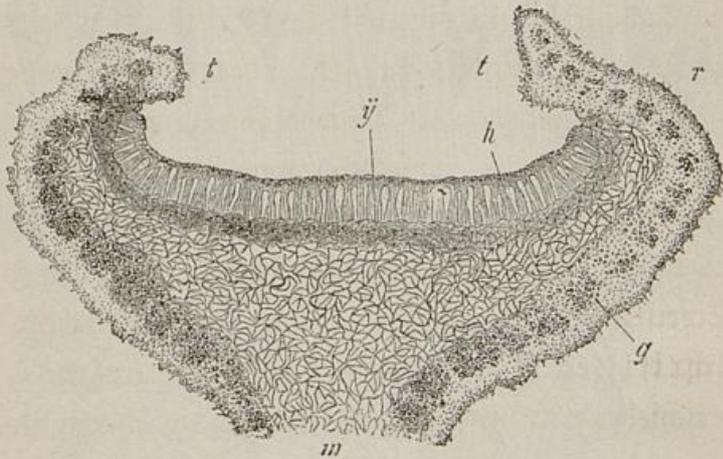
Es gilt nun, die Fortpflanzungsorgane der Flechten eingehend zu untersuchen. Vor Allem die Früchte oder Apothecien. Ihr äußerer Bau ist mannigfaltiger, als nach den zwei übereinstimmenden Typen Fig. 1 zu vermuthen scheint. Die Extreme sind: oberflächlich-hervortretende, auffällig gefärbte, centimeterbreite, flache Scheiben einerseits (nacktfürchtige, gymnocarpe Flechten); andererseits in den Thallus eingesenkte, mikroskopisch kleine, kugelige oder flaschenförmige Höhlungen, von welchen man höchstens die enge Mündung äußerlich wahrnimmt (bedecktfürchtige, angiocarpe Flechten). Gewissen Krustenflechten haben ihre strichförmigen, im Zickzack gezogenen Früchte, dunkeln Schriftzügen auf hellen Baumrinden gleichend, den Namen Schriftflechten (Graphideen) eingetragen.

So verschiedenartig ihr äußeres Ansehen, so übereinstimmend ist in den wichtigsten Punkten der innere Bau all dieser Flechtenfrüchte. Fig. 2 und 3, einer nacktfürchtigen Strauchflechte entnommen, mögen hierüber Auskunft geben.

Ein mitten durch den Teller und dessen Stiel geführter Längsschnitt zeigt bei h das Hymenium, in welchem die mikroskopisch kleinen Samen oder Sporen der Flechtenfrucht entstehen. Das Hymenium ruht auf einer besonderen, als Subhymenialschicht y bezeichneten Gewebelage. Den Uebergang zum Thallus bildet der aus lockerem Mark (m) und dichter Rinde (r) bestehende Stiel. Die Rinde formt über dem Hymenium einen vorspringenden Rand (t), welcher an der jungen Frucht eine geschlossene, erst später aufbrechende Wölbung darstellt. Ein-

gesenkte Früchte angiocarper Flechten sind vom Gewebe des Thallus ohne weitere Sonderung unmittelbar umgeben. —

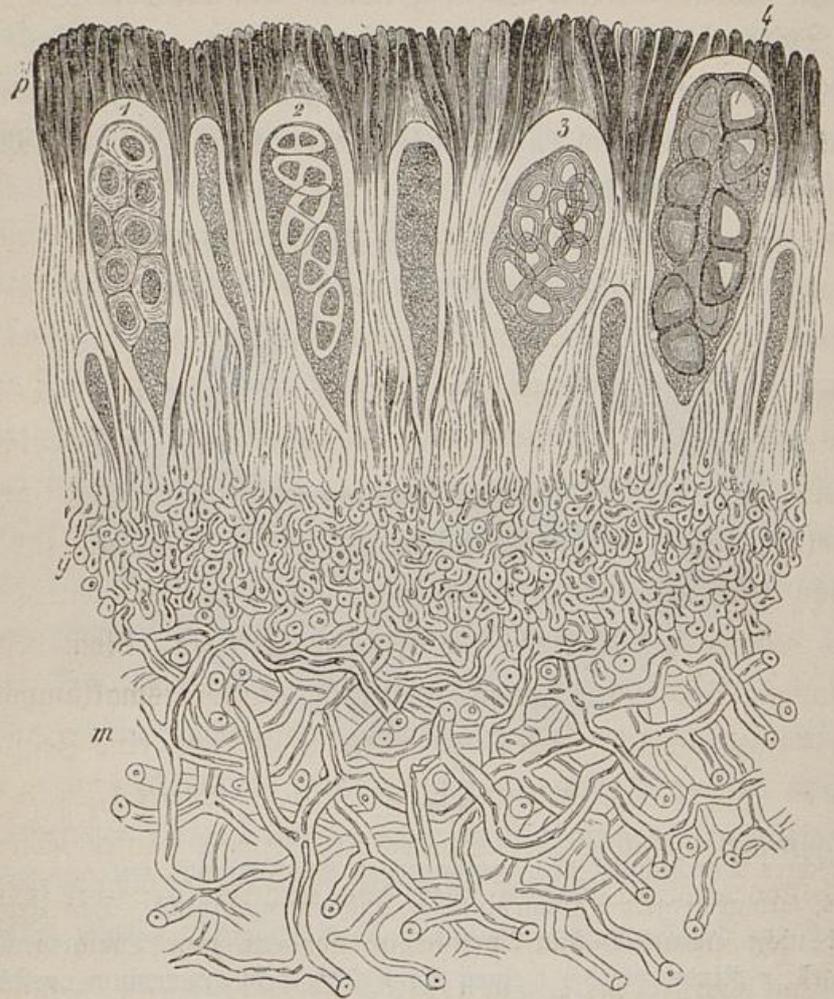
Stärkere mikroskopische Vergrößerung läßt uns in den feineren Bau der Frucht tiefer eindringen. (Fig. 3.) Wir erkennen an Hymenium (h), Subhymenialschicht (y) und Mark (m) folgende Einzelheiten:



Figur 2.

Senkrechter Durchschnitt des gymnocarpen Apotheciums von *Anaptychia ciliaris*, 50mal vergr.; h Hymenium, y Subhymenialschicht. Das Uebrige gehört nicht eigentlich zum Apothecium, sondern zum Thallusgewebe. m Mark, r Rinde, die bei t einen Rand über dem Hymenium vorstülpt. g Gonidien (vergl. S. 19 u. f.). (Aus Sachs, Lehrb. d. Bot.)

Das Mark (m) ist aus reichverzweigten, netzförmig verbundenen Fäden filzartig verflochten, deren Zwischenräume luft-erfüllt sind. Die Subhymenialschicht (y) besteht aus dichter verfilzten, zwischenraumlosen Fäden, welche das Messer meist ange-schnitten oder durchgeschnitten hat. Im Hymenium selbst son-deru sich die von Subhymenialfäden unmittelbar entspringenden,



Figur 3.

Ein Theil der vorigen Figur (550 mal vergrößert). *m* Markschicht, *y* Subhymenialschicht, *p* Paraphysen des Hymeniums, deren Spitzen gebräunt sind. Dazwischen die Sporenschläuche in verschiedenen Reifegraden. Von 1—4 aufeinanderfolgende Zustände der Sporenentwicklung. Das Protoplasma, welchem die Sporen eingelagert sind, durch Eintrocknung der Flechte vor der Präparation zusammengezogen.

(Aus Sachs, Lehrb. d. Bot.)

fast parallelen zahlreichen Nebenfäden oder Paraphysen (p) von den keulenförmigen, samen- oder sporenerzeugenden Schläuchen (Ascii).

Die Sporenschläuche sind für uns die Hauptsache. Ihrem Bau, ihrer Entwicklung, ihrer Bedeutung müssen wir besonders nachgehen.

Dieselben finden sich in schlauchreicheren Früchten dicht nebeneinander auf allen möglichen Reifegraden. Der reife Schlauch führt in der Regel 8, hier spindelförmige und zweifächerige Sporen. (Fig. 3. 4.) Der jugendliche dagegen ist eine viel kleinere, keulenförmige Zelle, von eiweißhaltigem wasserreichem Schleim, Protoplasma, noch gleichmäßig erfüllt. Er wird länger und dicker, schiebt sich zwischen den Paraphysen vor, und sondert alsdann sein vermehrtes Protoplasma, in dem gleichzeitig acht junge Zellchen als Anlagen der Sporen auftreten. Noch besteht die junge Spore aus einem hautlosen Protoplasmaflümpchen. Kurz darauf scheidet dieses auf seiner Oberfläche eine Zellstoffhülle ab (Fig. 3. 1.). Hierauf fächert sich die Spore (Fig. 3. 2.). Bis zur Reife wachsen die Sporen noch etwas, häufen Eiweiß- und Fettvorräthe in ihren Fächern auf und verdicken ihre schließlich in der äußeren Schicht sich bräunende Zellwand. (Fig. 3. 3. 4.)

Für diesen ganzen, als freie Zellenbildung bekannten Zellenbildungsproceß im Ascus, dessen Ergebnis die Sporen darstellen, ist gegenüber den meisten anderen Zellenbildungsvorgängen bezeichnend, daß die Sporen im Protoplasma des Ascus freischwebend angelegt werden und reifen.

Ueber die nächste Bestimmung der Sporen giebt ein leicht anzustellender Versuch Aufschluß. Man bringt eine trockene Flechtenfrucht, von einem dünnen Glasplättchen lose überdeckt, in einen feuchten Raum. Etwa auf einer Uhrschale in eine

mit feuchtem Fließpapier ausgekleidete Untertasse, über welche eine ebenso ausgekleidete kleine Glasglocke gestülpt wird. Nach wenigen Stunden, oft schon in kürzerer Frist, zeigt die mikroskopische Prüfung des Glasplättchens die meist zahlreich ausgeworfenen Sporen in achtzähligen Gruppen. Dieselben sind durch den seitlichen Druck der gequollenen Paraphysen auf die Asci herausgedrängt und sogar mit einer gewissen Gewalt emporgeschleudert worden. Sie fliegen leicht auf 1 cm Entfernung. Es genügt nun, die sporenbefäete Glasplatte, vor Staub und Schimmel geschützt, in feuchter Luft während einer Reihe von Tagen zu verwahren. Als bald beginnen die Sporen zu keimen. Sie quellen, sie schieben an beiden Polen durch eine Oeffnung in ihrer äußeren braunen Wand den von der inneren farblosen Wandschicht bedeckten Inhalt warzenförmig heraus. Die Warze streckt sich zum dünnen Faden, dieser verlängert sich, gliedert sich durch Querswände und verzweigt sich (vergl. Fig. 6 A, s = Spore, h = Keimfaden). Vielkammerige Sporen erzeugen eine entsprechend größere Anzahl von Keimfäden (Fig. 9. 10.), ebenso einzelne sehr große einkammerige Flechtensporen.

Unter den bezeichneten Umständen wachsen die Keimfäden, meist ziemlich langsam, so lang, bis die letzten Vorräthe der Sporen an ihrem Wachsthum dienlichen Baustoffen erschöpft sind. Dabei treten häufig die verschiedenen Fadenzweige untereinander in netzförmige Verbindung. Schon Tulasne erhielt (1851) in dieser Weise aus einzelnen größeren Flechtensporen reichmaschige Netze von Keimfäden. Doch ist unter lediglich diesen Bedingungen und sogar, wenn dieselben durch Hinzutreten solcher mineralischen Nährstoffe, wie sie den fraglichen Flechten sonst genügen, erweitert und ver-

bessert werden, die Erziehung einer charakteristischen jungen Flechtenpflanze aus den Keimfäden der Spore allein bezeichnender Weise niemals gelungen.

Wir müssen die ganze wichtige Frage nach der Neubildung eines Flechtenstockes aus den Flechtensporen für einen Augenblick vertagen, um noch einem zweiten wesentlichen Fortpflanzungsorgane der Flechten, dem Spermogonium mit seinen Spermastien, unsere Aufmerksamkeit zu widmen.

Die Spermogonien sind auch in ihren größten Formen höchst unscheinbare Gebilde, bald sehr zarte Wimpern am Thallus, bald winzige Warzen, deren Körper größtentheils in den Thallus eingesenkt ist. Sie sind deshalb auch viel später bekannt geworden als die Apothecien. Die Kenntniß ihrer allgemeinen Verbreitung und ihres feineren Baues verdanken wir wieder Dulasne.

Vom innern Bau der Spermogonien nur soviel: sie erzeugen in ihrer Höhlung massenhaft sehr kleine rundliche, oder längliche, kurz stäbchenförmige Zellchen, Spermastien, durch Abgliederung an besonderen zarten fadenförmigen Trägern. Befeuchtet quellen die gallertumhüllten Spermastien als ein winziges Schleimtröpfchen aus dem Spermogoniumhalse heraus. Unter diejenigen Bedingungen gebracht, bei welchen die Sporen keimen, zeigen die Spermastien keine weitere Veränderung. Aus ihrer oft erprobten Keimungsunfähigkeit ist die Vermuthung, sie möchten männliche Geschlechtszellen sein, welche an irgend einer Stelle des Entwicklungsganges der Sporen oder Sporenfrüchte diese zu befruchten bestimmt seien, seit Dulasne immer wieder abgeleitet worden. Den thatsächlichen Beweis indessen, daß und wie die Spermastien ein fadenförmiges Empfängnißorgan der sehr jugendlichen Fruchtanlage wirklich befruchten, hat erst vor zwei Jahren Stahl geliefert.

In dem Maße nun, als die geschilderten geschlechtlichen Fortpflanzungsorgane der Flechten zusammen mit den analogen Organen der Pilze nach Bau, Entwicklung und Funktion erkannt wurden, ist die bis ins Einzelne vollständige Uebereinstimmung dieser Verhältnisse bei den Flechten einerseits, den sogenannten Schlauchpilzen oder Ascomyceten (von denen Morcheln, Trüffeln, Becherpilze bekannte Repräsentanten sind) andererseits an den Tag getreten. Die Gleichwerthigkeit der durch freie Zellenbildung in den Schläuchen erzeugten Sporen der Flechten und der Ascomyceten gab schon 1850 Schleiden Veranlassung, die Schlauchpilze von den übrigen Pilzabtheilungen, welche keine Schlauchsporen erzeugen, abzutrennen, und kurzweg mit den Flechten in ein und dieselbe Klasse zu stellen. Und Alles, was frühere und spätere Forschungen über Entstehung, Ausschleuderung und Keimung der Sporen, dann über die entsprechenden Vorgänge im Spermogonium und über die Keimungsunfähigkeit der Spermarien, zuletzt über den hier nicht eingehender zu behandelnden Vorgang der Befruchtung selbst und die sich anreihende Entwicklung der geschlechtlich erzeugten jungen Frucht dargethan haben, das sind für Flechten und für Schlauchpilze durchaus identische Vorgänge.

Auch im speciellern Bau der Spermogonien und der Apothecien geht die Uebereinstimmung, zwischen bestimmten Flechten und bestimmten Ascomyceten in alle Einzelheiten. Den nacktfrüchtigen Flechten entsprechen Ascomyceten mit offener, teller- oder schüssel- oder scheibenförmiger Frucht (Discomyceten, Scheibenpilze). Den bedecktfrüchtigen Flechten dagegen Schlauchpilze mit warzenförmiger, eingesenkter Frucht (Kernpilze, Pyrenomyceten).

Besonderes Gewicht ist endlich auf die Einheit des ana-

tomischen Elementarorganes zu legen, aus dem alle diese Flechten- und Pilz-Fortpflanzungsorgane entstehen. Das ist die Pilz- oder Flechtenfaser, auch als Hyphe, Faden, kurzweg bezeichnet.

Die Hyphe, so wie sie als Keimfaden der Spore entspringt, wie sie verzweigt und verflochten Spermogonien und Apothecien aufbaut, ist durch ganz bestimmte, bei Pilzen und Flechten übereinstimmende Eigenschaften gekennzeichnet, und von den anatomischen Elementen der Algen, Moose und höheren Gewächse durchaus unterschieden. Wir müssen auf diesen hochwichtigen Punkt später ausführlich zurückkommen.

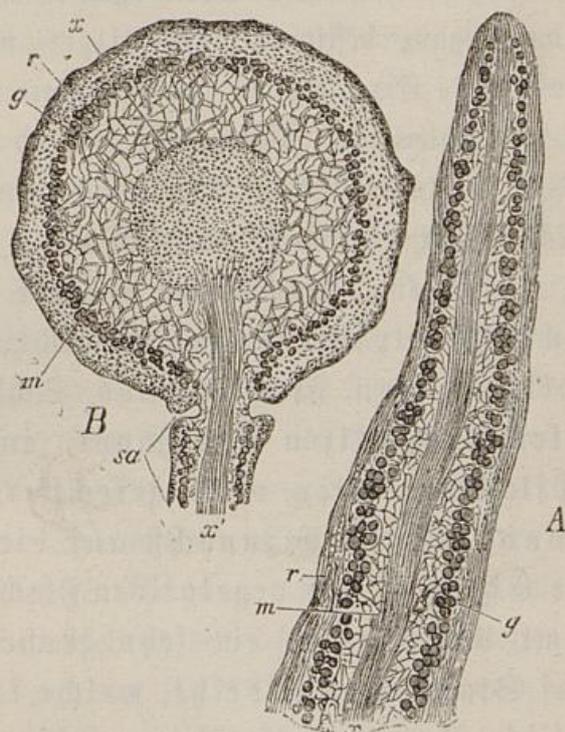
Somit wäre denn, wenn man nur die Organe der geschlechtlichen Fortpflanzung berücksichtigt, die übliche Sonderung von Flechten und Schlauchpilzen, bezw. Flechten und Pilzen überhaupt, in zwei verschiedene Pflanzenklassen nicht gerechtfertigt. Aber diese Trennung stützt sich zunächst auf die oben schon geschilderte Eigenart des vegetativen Flechtenkörpers. Dazu kommt weiter, daß ein sehr großer Theil der Flechten auf Standorten gedeiht, welche keine andere, als mineralische Nahrung gewähren, während die Pilze aller Ordnungen auf organische Nährstoffe nothwendig angewiesen sind.

Um nun diese völlige Pilzähnlichkeit der Flechten bezüglich der geschlechtlichen Fortpflanzung und daneben ihr gänzlich abweichendes Verhalten hinsichtlich ihrer Lebensweise und Tracht zu begreifen, müssen wir die erschöpfende mikroskopische Untersuchung des Vegetationskörpers der Flechten zu Rathe ziehen.

Figur 4 giebt einen Längs- und einen Querschnitt durch den

Thallus einer Strauchflechte und zwar der oben besprochenen  
Bartflechte. (Fig. 4.)

Das Gewebe sondert sich in Rinde (r) und Mark (m).  
Durch das Mark zieht in unserem besonderen Falle noch ein

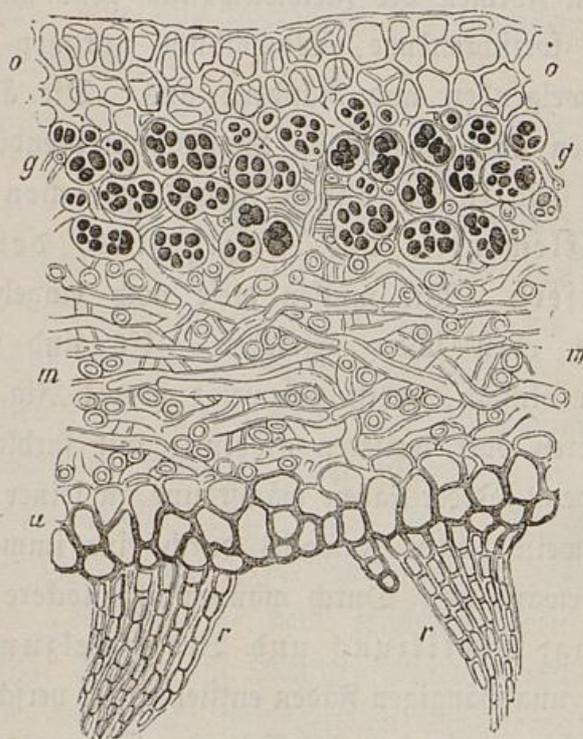


Figur 4.

Bartflechte. A Längsschnitt eines Zweigendes, B Querschnitt eines älteren Stämmchens, das bei *sa* einen Seitenzweig trägt. 300 mal verg. Scheitel des Zweigendes oben, *r* Rinde, *m* Markgeflecht, *x* axiler Faserstrang, *g* Gonidien-schicht (vergl. S. 19 u. f.). (Aus Sachs, Lehrb. d. Bot.)

axiler Strang (x). Dieser besteht aus parallel streichenden Fäden, das Mark aus locker verfilzten, die Rinde wieder aus dicht verflochtenen. Auch die dichteste Rinde kann durch zerfasernde Reagentien in ihre ursprünglichen Fäden wieder zerlegt werden.

Vergleichen wir mit Fig. 4. den Durchschnitt eines Laubflechtenthallus, z. B. Fig. 5. von der Lungenflechte, so treten uns eigentlich nur solche Abänderungen des Baues entgegen, welche mit der Ausbreitung des Thallus auf einer Unterlage im Zu-



Figur 5.

Lungenflechte. Querschnitt des Thallus, 500 mal vergr. *o* Rinde der Ober-, *u* die der Unterseite, *r* Rhizinen oder Haftfasern, welche der Rinde entspringen; *m* Markschicht, deren Fäden theils im Längs-, theils im Querschnitt zu sehen sind; *g* die Gonidien, gruppenweise von Gallerthüllen umschlossen (vergl. S. 19 u. f.). (Aus Sachs, Lehrb. d. Bot.)

sammenhang stehen. Oben eine dichtere Rinde (*o*), dann lockeres Mark (*m*), hierauf meist eine ausgeprägte untere Rinde (*u*), aus welcher die Haftfasern oder Rhizinen als Fadenstränge oder

einzelne Fäden ins Substrat gehen. Einfachere Formen entbehren die untere Rinde, ebenso die meisten Krustenflechten, deren unterseitige Fäden einzeln so tief in der Unterlage sich verbreiten, daß man, wie schon erwähnt, den Thallus unverletzt nicht abheben kann.

Bei allen Formen des Flechtenthallus geht das, übrigens sehr langsam fortschreitende, Wachsthum nur von den Fadenspitzen an Zweigenden und Rändern aus. Die älteren, einwärts gelegenen Theile haben ihr Wachsthum beendigt.

Auch die thallusbauenden Fäden gleichen den anatomischen Elementen des Pilzthallus, den Hyphen oder Pilzfasern. Wir müssen diese noch eingehender kennzeichnen, als oben schon geschehen. Es sind vielgestaltige Fäden, selten einfach, meist verzweigt (vergl. Fig. 5 bei m), in ihrer engeren oder weiteren Höhlung mit farblosem Protoplasma versehen. Jeder Faden wächst nur an seiner Spitze und grenzt schrittweise seinen Zuwachs durch eine immer quer stehende Scheidewand ab. Durch mannigfache, lockere und engere Verflechtung, Verfilzung und Verschmelzung der sonst von einander unabhängigen Fäden entstehen die verschiedenen Gewebe des Flechten- wie des Pilzkörpers. Dagegen kommen die Gewebe aller anderen Pflanzen durch vielfach wiederholte, allseitigwendige, innere Fächerung einzelner Mutterzellen zu Stande. Endlich unterscheidet sich die Zellwand der Pilz- und Flechtenhyphne meist stofflich von den Zellwänden der übrigen Gewächse durch abweichendes Verhalten gegen gewisse chemische Reagentien, insbesondere gegen Jod.

Soweit gleicht also auch das Thallusgewebe der Flechten dem Gewebe der eigentlichen Pilze.

Schon ein flüchtiger Blick auf unsere bereits besprochenen

Thallusdurchschnitte Fig. 4 und 5 lehrt aber, daß die Hyphen und das ihnen entstammende Filzgewebe nicht das einzige anatomische Element des Flechtenthallus ausmachen. Zwischen den Hyphen liegen andersgefärbte, grüne oder grünliche Zellen (g) von ganz anderer Art. Diese fehlen den Pilzen. Sie sind in unseren Abbildungen durch Schraffur hervorgehoben.

Es giebt zwei verschiedene Typen für die Vertheilung dieser grünen Elemente im Flechtenkörper.

Bei der großen Mehrzahl der Flechtenformen beschränken sich die grünen Elemente auf bestimmte Lagen des Hyphenfilzes und bedingen so eine Schichtung des Flechtenthallus in grüne und nichtgrüne Lagen: geschichtete oder heteromere Flechten. Die grünen Schichten sind ausnahmslos der beleuchteten Oberfläche genähert, und schimmern an durchfeuchteten Flechtenkörpern merklich durch. So liegen sie bei der Strauchflechte Fig. 4. sogleich unter der Rinde (bei g), das Mark ringsum einschließend. Ebenso an dem fruchttragenden Thalluszweige Fig. 2. Bei Laub- und Krustenflechten dagegen, mit ausgesprochenen Licht- und festgehefteten Schattenseiten, liegen die grünen Zellen nur unter der oberen Rinde (Fig. 5. g.) (Manche Krustenflechten bestehen gewissermaßen aus einem Schirme von Hyphen, unter dessen Mitte grüne Zellen beisammen liegen, während der fortwachsende Rand des Thallus derselben entbehrt.)

Abweichend verhält sich eine Minderzahl von weniger reich ausgestalteten niedriger stehenden Flechtengattungen. Ihre grünen Elemente gehen unterschiedslos durch den ganzen Thallus, so daß jeder mikroskopische Durchschnitt Hyphen und grüne Elemente in gleichmäßiger Mischung aufweist: ungeschichtete, homöomere Flechten.

Von ihnen ist schwerlich irgend eine Form auch in Laienkreisen allgemein bekannt, obgleich sie auf Erdboden und Steinen, zumal in Kalkbergen, zahlreich und mannigfaltig auftreten. Aber sie bilden bei trockener Witterung nur mißfarbige, unscheinbare spröde Krusten und Ueberzüge, welche in diesem Zustande zuweilen jede Flechtenähnlichkeit verlängnen. Auffällig werden sie erst nach starken Regengüssen. Dann bildet ihr aufgequollener Körper blaugrüne oder braungrüne, feste oder zitternde Schleimstöckchen, selten strauchartig verzweigt, öfter laubflechtenähnlich gelappt, gefrösartig gefurcht, körnig u. s. f.

Die gallertartige Quellungsfähigkeit der Zellenwände ihrer grünen Elemente hat diesen Flechten den bezeichnenden Namen Gallertflechten eingetragen. (Vergl. Fig. 7 und 9, Collema, und Fig. 8 die ganz eigenartige Ephebe.)

Im Inneren der Früchte und Spermogonien fehlen bei fast allen Flechten die grünen Zellen. Nur soweit das Thallusgewebe die Früchte trägt und umhüllt, pflegen die grünen Zellen vorzudringen. (Fig. 2 g.)

Die wissenschaftliche Entdeckung der grünen Elemente und ihrer verschiedenen Anordnung im Thallus gehört Wallroth (1825.) Er nannte sie Gonidien, Brutzellen, weil er ihnen eine Bestimmung zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Flechten zuschrieb. Wie weit sich bei dieser Anschauung Wahrheit und Irrthum mengten, soll später dargethan werden. Von anderer Seite ist zur Vermeidung von Mißverständnissen vorgeschlagen worden, die grünen Zellen mit Rücksicht auf ihre charakteristische Färbung als Chromidien zu bezeichnen.

Die Gonidien sind grün oder grünlich. Das heißt: sie enthalten einen Farbstoff, welcher mit dem Blattgrün, dem Chlorophyll der grünen Pflanzen überhaupt identisch ist, entweder für

sich allein, oder begleitet von einem zweiten Farbstoff von verschiedener Nuance um blau und braun. Der zweite Farbstoff ist identisch mit dem Phycochrom, einem Farbstoff, der in Verbindung mit Chlorophyll die blaugrüne bis braungrüne Färbung zahlreicher niederer Algenformen bedingt. Wenn man den Gonidien ihr Chlorophyll durch Alkohol gelöst entzieht, so bleibt der etwa vorhandene zweite Farbstoff unverändert zurück. In Folgendem soll der Kürze halber nur von grünen, d. h. bloß Blattgrün führenden, und von blaugrünen Gonidien gesprochen werden, d. h. solchen, welche neben dem Blattgrün noch Phycochrom enthalten.

Das Blattgrün oder Chlorophyll ist nachgewiesenermaßen das Organ, welches die Vegetation befähigt, zu assimiliren, d. h. Kohlensäure zu zerlegen und aus deren Kohlenstoff und den Elementen des Wassers unter Betheiligung gewisser Mineralstoffe organische Pflanzensubstanz zu erzeugen. Die Gonidien sind also, physiologisch genommen, die Assimilationsorgane der Flechten, welchen sie den gleichen Dienst leisten, wie die Laubblätter den Bäumen. Auch sterben im Flechtenthallus die alten Gonidien ab und werden von ihren jüngeren Nachkommen physiologisch abgelöst, wie am Baume die Blätter. Weil die Assimilationsfunction der Gonidien an den Eintritt von Lichtstrahlen in dieselben geknüpft ist, liegen die Gonidien überall auf den Lichtseiten des Thallus. Uebrigens ist diese Assimilationsfunction für die Gonidien zuerst von Fries (1831) klar ausgesprochen worden.

Die Existenz der Gonidien im anatomischen Aufbau, und die hierdurch bedingte Assimilationsfähigkeit der Flechten reiht zwischen diesen und den eigentlichen Pilzen eine

Kluft, wie sehr auch bei beiden das Hyphengewebe, einschließlich der geschlechtlichen Fortpflanzung, identische Dinge sein mögen.

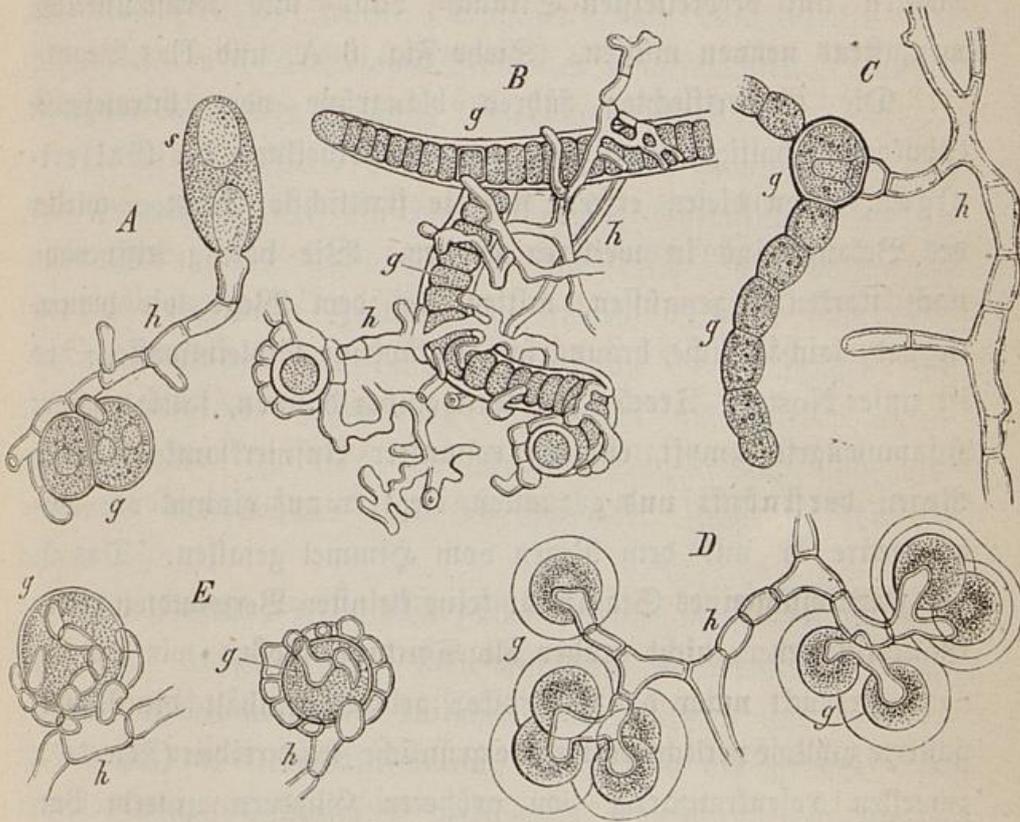
Die Flechten wären also vorläufig Schlauchpilze mit grünen Assimilationsorganen. Wie sind diese selbst gebaut? Wie entstehen sie, welche Entwicklung machen sie durch? Gehen sie aus den Hyphen hervor, oder die Hyphen aus ihnen? Mit der Beantwortung dieser Fragen wird das Räthsel des Flechtenlebens gelöst.

Bevor wir auf die dahin führenden einzelnen Schritte der botanischen Forschung eintreten, mag die Lösung selbst vorausgeschickt sein, wie sie jetzt von den zuständigen Botanikern allgemein angenommen ist. Die Flechtengonidien sind Algen. Sie leben in der Flechte vereinigt mit Schlauchpilzen. Diese Lebensgemeinschaft umfaßt Ernährung, Wachstum, Gestaltbildung und Fortpflanzung beider Genossen.

Mit einigen der verschiedenartigsten und als Flechtengonidien am häufigsten vorkommenden Algenformen wollen wir uns genauer bekannt machen. Dieselben sind in Fig. 6. zusammen mit Theilen des Hyphengewebes dargestellt. Wir wollen sie aber vorerst als frei lebende Algen, unabhängig von ihrem Vorkommen in den Flechten beobachten.

Jedermann kennt die pulverigen grasgrünen Anflüge, welche an Bäumen, Brettern und Mauern, besonders auf deren ewig feuchter Nordseite, nie fehlen. Eine abgeschabte Probe unter dem Mikroskop gebracht löst sich in unzählbare mikroskopisch kleine rundliche Zellen und Zellenstöcke auf; diese letzteren gehen aus den einfachen Zellen durch wiederholte allseitwendige Theilung hervor. Durch die Zufuhr frischen Wassers angeregt kann der Zelleninhalt in zahlreiche Portionen zerfallen, welche die Zelle

verlassen und, mit selbständiger Beweglichkeit durch Wimpern ausgestattet, als Schwärmzellen im Wasser sich herumtreiben. Zur Ruhe gekommen formen und theilen sich die Schwärm-



Figur 6.

Verschiedene Beispiele von Algen, welche als Flechtengonidien vorkommen (nach Bornet, stark vergrößert). *h* Hyphen, *g* Gonidien. *A* Keimende Spore *s* der Wandflechte, deren Keimschlauch sich auf der Alge *Cystococcus* festsetzt. *B* Ein Faden der Alge *Scytonema* von Hyphen der Flechte *Stereocaulon* umspinnen. *C* Aus dem Thallus der Gallertflechte *Physma*: in eine Zelle der Gallertalge *Nostoc* dringt ein Zweig der Hyphne ein. *D* Aus dem Thallus einer anderen Gallertflechte, *Synalissa*. Die Gonidien sind gleich der Gallertalge *Gloeocapsa*. *E* Aus dem Thallus der Strauchflechte *Cladonia*. *Cystococcus*-Gonidien von Hyphen umspinnen. (Aus Sachs, Lehrb. d. Bot.)

zellchen wie ihre Elternzellen. Das ist in der Hauptsache der einfache Lebenslauf der niederen Algen aus der Palmellaceenfamilie, von denen wir die Gattungen *Cystococcus*, *Pleurococcus*, *Protococcus* wegen ihres häufigen Vorkommens als Gonidien der meisten und verbreitetsten Strauch-, Laub- und Krustenflechten wenigstens nennen müssen. Siehe Fig. 6 A. und E.

Die Gallertflechten führen blaugrüne oder braungrüne (phycochromhaltige) Gonidien aus der Abtheilung der Gallertalgen. Von diesen erfreut sich die stattlichste, *Nostoc*, wieder des Bekanntheits in weiteren Kreisen. Wie häufig trifft man, nach starken Regengüssen, mitten auf dem Wege lose herumliegend, laichähnliche, braungrüne, schlüpfrige Schleimmassen: das ist unser *Nostoc*. Trocken zur unscheinbar dünnen, faltigen Haut zusammengeschrumpft, entging er unsrer Aufmerksamkeit. Vom Regen durchtränkt und gequollen, liegt er auf einmal vor uns, als wäre er mit dem Regen vom Himmel gefallen. Das ist der stattlichste seines Stammes; seine kleinsten Verwandten bilden Gallertkugeln, nicht größer als Stecknadelköpfe.

Zerdrückt unter das Mikroskop gebracht enthält die *Nostoc*-gallerte zahllose perlschnurähnliche grünliche Zellenreihen (Fig. 6 C), zuweilen rosenkranzartig von größeren Gliedern unterbrochen. Sie wachsen und vermehren sich durch fortgesetzte Quertheilung ihrer Zellen. Die Zellmembranen erzeugen die mächtige Gallert-hülle. Wenn diese zerfließt, so treten einzelne Fäden als Brutknospen heraus.

*Nostoc* erscheint als Gonidienbildner u. A. bei der Gallertflechtengattung *Collema*. Unsere Figur 6 zeigt bei B eine auch in einer Strauchflechte als Gonidium vorkommende weitere Gattung der Nostocaceenfamilie, *Scytonema*; die Zellenreihe nur von einer dünnen Gallertscheide umhüllt.

Die Nostocaceenfamilie ist durch die Anordnung der Zellen in Reihen ausgezeichnet. Eine andere Gruppe blaugrüner Gallertalgen, die Familie der Chroococcaceen, zeigt keine reihenweise Anordnung ihrer meist durch allseitwendige Theilung sich vermehrenden Zellen. Dagegen sind Einzelzellen wie Zellenstücke in geschichtete Gallerthüllen eingeschachtelt. Beispiel die gonidienbildende Gattung *Gloeocapsa* Fig 6 D.

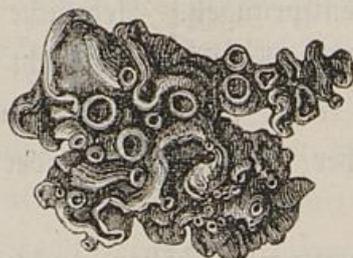
Es ist nach Wallroth's Entdeckung der Gonidien geraume Zeit vergangen, ehe die epochemachende Auffassung von der Algennatur der Gonidien auftrat, sich Bahn brach und schließlich allgemeine Zustimmung erwarb. Sie ist auch nicht aus einem Haupte entsprungen. Aehnliche Vermuthungen sind da und dort seit Jahrzehnten aufgetaucht und wieder untergegangen, ohne zu klarer entschiedener Fragestellung und ausgedehnter methodischer Beantwortung der Frage geführt zu haben. —

In einzelnen, zerstreuten Fällen, welche meist den weniger eigenartig ausgeprägten ungeschichteten Flechtenformen angehören, insbesondere bei manchen Gallertflechten und *Ephebe* ist nämlich die Uebereinstimmung des Baues der grünen Elemente mit ganz bestimmten freilebenden Algenformen so unverkennbar, daß sie keiner besseren mikroskopischen Ausrüstung entgegen konnte.

Man denke z. B. aus dem Flechtenthallus von *Ephebe* (Fig. 8.) alle Hyphen (h) weg, so bleibt ein Stückchen der Gallertalge *Sirosiphon* mit sämtlichen Einzelheiten des fertigen Baues, welche überhaupt bekannt sind: ein Zweig, aus zahlreichen horizontalen Stockwerken aufgebaut, das oberste und jüngste (gs) eine Zelle, aus deren Quertheilung dem Zweige neue Stockwerke zuwachsen. Die letzteren fächern sich bald in

der Querrichtung. Der ganze Stock von einer Gallertmembran umgeben, die Zelleninhalte blaugrün gefärbt.

Ebenso ist, wenn man von den Hyphen abieht, in der mikroskopischen Structur zwischen einem Thallusstückchen der Gallertflechte *Collema* (Fig. 7) und einem solchen der Gallertalge *Nostoc* kein Unterschied. (Vergl. Figur 9.) Perlschnur- durchzogene Schleimmassen hier und dort. Die Perlschnüre rosenkranzähnlich aus großen und kleinen Gliedern zusammengereiht. Alle Färbungen und chemischen Reactionen gleich. Darum ist auch seit Anfang des Jahrhunderts die Gallertalge



Figur 7.

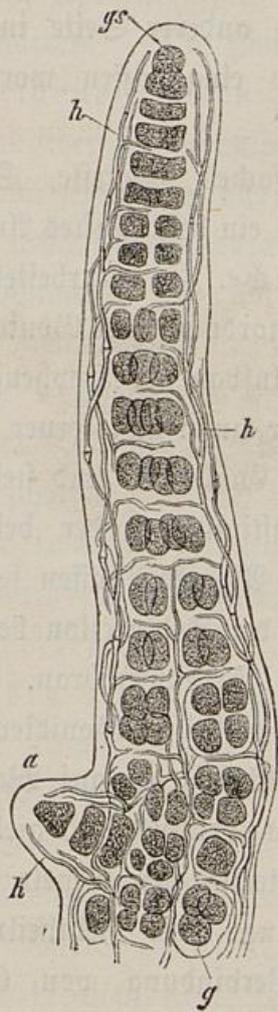
Eine Gallertflechte, *Collema pulposum* (wenig vergr.); die kleineren Ringe jüngere und ältere Früchte. (Aus Sachs, Lehrb. d. Bot.)

*Nostoc* immer wieder einmal für einen unfruchtbaren Zustand der apotheciumtragenden Gallertflechte *Collema* angesehen werden. Manche *Collema* sind auch äußerlich von *Nostoc*stöckchen nur dann zu unterscheiden, wenn sie Früchte tragen.

Endlich war an einigen Krustenflechten (Schriftflechten) die Ähnlichkeit der Gonidien mit auf Baumrinden häufig frei lebenden Algen der Gattung *Chroolepus* bemerkt, und sogar zufällig die Bildung algenartiger Schwärmzellen aus diesen Gonidien gesehen worden, deren Beobachtung ein bedeutsamer

Fingerzeig für die Algenähnlichkeit der Gonidien selbst sein mußte.

Aber einmal fehlte allen diesen Einzelbeobachtungen der leitende Gedanke. Sodann galten die hier erwähnten niederen Flechten mit schlechterdings unverkennbarer Algenähnlichkeit ihre



Figur 8.

Ein Zweig des Thallus der Flechte Ephebe, durch Quellungsmittel durchsichtig gemacht; 50 mal vergr. *gs* Scheitelselle des Zweiges. *g* Gonidien. *h* Hyphen. *a* Seitenast. (Aus Sachs, Lehrb. d. Bot.)

Gonidien eher für abweichende Formen, von denen aus ein Schluß auf höhere Flechten nicht gelte.

Erst Schwendener's methodische anatomische Untersuchungen, über die meisten Flechtengruppen durch ein Jahrzehnt (1858 bis 1868) ausgedehnt, brachten den Gedanken zur Reife, daß alle Flechtengonidien mit bestimmten Allgentypen wirklich identisch seien. Wie weit von anderer Seite in Schwendeners Gedankengang maßgebend eingegriffen worden, soll alsbald zur Sprache kommen.

Es gewährt vielfaches Interesse, Schwendener's Wege zu verfolgen. Anfangs ein beschränktes Ausgehen auf die fertige anatomische Thatsache. Er verarbeitet trockene ältere Flechtenexemplare, prüft die Anordnung der Gonidien und Fäden im Allgemeinen, dann den Aufbau der Hyphengewebe des Thallus in allen Einzelheiten. Er untersucht ferner die äußere Gestalt und den inneren Bau der Gonidien, und stellt die anatomische und physiologische Uebereinstimmung der beiden Gonidienfarbstoffe mit den entsprechenden Algenfarbstoffen fest, sowie die beachtenswerthe Verschiedenheit der Jodreaction bei der Gonidienzellwand und der pilzähnlichen Fadenmembran. Aus der Beobachtung einfacher und mehrfach getheilter Gonidien und auseinanderfallender Gonidiengruppen schließt er auf Wachsthum und Vermehrung der Gonidien im Thallus und giebt die für die einzelnen Gonidienformen charakteristischen Regeln hinsichtlich der Aufeinanderfolge und Richtung ihrer Zelltheilungen. Aus der nicht selten beobachteten Verbindung von Gonidien und Hyphen folgert er „das allgemeine Gesetz, daß die Gonidien durch seitliches Auswachsen der Faserzellen entstehen.“ Sein vorsichtiger, zurückhaltender Standpunkt hinsichtlich der Algenähnlichkeit der Gonidien ergibt sich am besten

aus folgendem Citat. „Die Gonidien stimmen in mancher Beziehung und namentlich auch mit Rücksicht auf die Vermehrungsweise so auffallend mit den niederen Algen überein, daß man geradezu sagen kann, die Natur habe hier ein Stück Algenleben zum zweiten Mal zur Erscheinung gebracht. Die blaugrünen Gonidien entsprechen den Chroococaceen und Rostocaceen, die gelbgrünen den Palmellaceen.“ Die Gonidien sind ihm, kurz gesagt, den Flechten eigene, an den Hyphen entstehende Organe von unverständlicher Algenähnlichkeit.

Die erste Reihe von Schwendener's einschlägigen Veröffentlichungen schließt 1863. Kurz darauf brachte de Bary's „Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten u. 1866“ in die Erforschung der Flechtenfrage neuen Zug.

De Bary fußt im Thatsächlichen der Flechtenanatomie zu meist auf Schwendener's klassischen Untersuchungen. Aber er geht der Gonidienfrage schärfer zu Leibe, indem er in allen denjenigen Fällen, wo die volle anatomische Uebereinstimmung zwischen gewissen Flechtengonidien und gewissen freilebenden Algen unverkennbar vorlag, die Identität beider Dinge, nicht die bloße Ähnlichkeit entschieden betont. Sobald aber einmal für bestimmte Gonidien ihre Algeneigenschaft zugegeben wird, so muß die Hauptfrage beantwortet werden, welches die Beziehungen dieser Gonidienalgen zu den Pilztheilen der entsprechenden Flechten sind. Also fordert de Bary weiter: „Entweder die fraglichen Flechten sind die vollkommenen, fruchttragenden Zustände der fraglichen Algen, welche aus der Reihe selbständiger Pflanzenformen zu streichen sind. Oder die letzteren sind typische Algen, welche die Form gewisser Flechten annehmen, dadurch daß parasitische

Ascomyceten in sie eindringen, in und mit ihnen wachsen und ihre Fäden an den grünen Zellen öfters befestigen.“

Diese Alternative ist das erlösende Wort für die Flechtenfrage geworden. Man hat hinsichtlich derselben de Bary zwei Vorwürfe gemacht. Einmal die Unbefangenheit, mit welcher ihre beiden Möglichkeiten als gewissermaßen gleich wahrscheinlich behandelt sind. Aber Niemand der z. B. nur die unmittelbar vorausgehenden Auseinandersetzungen de Bary's über Ephebe vergleicht, wird daran zweifeln, daß die Annahme eines Ascomyceten-Parasitismus demjenigen Forscher am nächsten lag, der während des vorausgegangenen Jahrzehntes die Biologie der parasitischen Pilze eigentlich begründet hatte.

Sodann die Kengstlichkeit, mit welcher die ganze Fragestellung auf die Gallertflechten und Ephebe, mit nachdrücklichem Ausschluß der typischen heteromeren Flechten, beschränkt wurde. Aber diese Vorsicht floß aus der Voraussetzung, daß die Algeneigenschaft der Gonidien dieser Flechten noch lang nicht erwiesen sei. Die sofortige Ausdehnung der Alternative auf die anderen Flechten verstand sich von selbst, sobald bei irgend einer die Algeneigenschaft ihrer Gonidien außer Zweifel gestellt wurde. (Vergl. de Bary in Botan. Ztg. 1868, 198.) Und auf derartige Nachweisungen werden nun Forschungen von verschiedenen Seiten mit gleichzeitigem Eifer gerichtet.

Ein Schritt von weitragendem Erfolge war die bald darauf (1868) von Faminhin und Baraneky und zugleich von Thigsohn gemachte Entdeckung, daß sehr verschiedene Gonidien höherer Flechten, aus dem Flechtenverbande befreit, zu selbstständiger Entwicklung als typische wohlbekanntere

Algenformen gebracht werden können. Wenn man dünne Flechtenthallusschnitte in Wasser untergetaucht hält, so sterben allmählich die Hyphen ab, und die nach Algenart üppig sich vermehrenden Gonidien treten heraus. Der wichtigste Gewinn im Einzelnen war die genau verfolgte Schwärmzellenbildung der kugeligen grünen Gonidien unserer verbreitetsten Laub- und Strauchflechten nach Art der Algengattung *Cystococcus*. Diese Forscher deuteten ihre Entdeckung im Sinne der ersten Alternative de Bary's, indem sie die freilebenden Gonidienalgen, wie s. B. Wallroth, für Flechtenbrut, als besondere losgelöste Organe der Flechten erklärten.

Die Algennatur zahlreicher Gonidienformen, und zwar der verschiedensten Flechtengattungen und Algentypen, stand nun außer allem Zweifel. Aber noch fehlte für viele besondere Gonidienformen der Nachweis ihrer Algeneigenschaft überhaupt; andere Identitätsnachweisungen waren noch unvollständig. Insbesondere aber wurden zur endgültigen Entscheidung der nunmehr auf alle Flechten ausdehnbaren de Bary'schen Alternative genügende Aufklärungen über das gegenseitige Verhalten von Gonidien und Hyphen vollständig vermisst. Alles Interesse vereinigte sich demnach auf zwei brennende Fragen: Entstehen wirklich, wie man noch eben annahm, die Gonidien an den Hyphen trotz ihrer Algengleichheit? Und was wird aus den nach Faminhin's und Anderer Art zu freiem Leben außerhalb der Flechte gebrachten Gonidien weiter?

Zum zweiten Mal betrat nun Schwendener den Kampfplatz, zeitlich und sachlich unabhängig von Baranetzky, Faminhin und Thigsohn. Und jetzt gab die zweite Reihe seiner Arbeiten (1868 und 1869 erschienen) den Ausschlag.

Schwendener hatte in den letzten Jahren viele Gonidienformen meist anatomisch weiter erforscht. Er war ferner an

jungen Flechtenstöckchen den Beziehungen zwischen Gonidien und Fäden genauer nachgegangen.

Demgemäß betont er nun zum ersten Male in einem auf der schweizerischen Naturforscher-Versammlung im Herbst 1867 gehaltenen Vortrag:

1. Die Identität zahlreicher scharf charakterisirter Gonidienformen mit den entsprechenden Algen.
2. Den Umstand, daß noch Niemand, auch er selbst nicht, Gonidien aus Hyphen habe hervorgehen sehen. Die fertig oft beobachtete Verbindung beider könne auch durch nachträgliche Verschmelzung der vorher getrennten Gebilde zu Stande kommen. Daß diese nachträgliche Verschmelzung in einzelnen Fällen wirklich stattfinden müsse, wird eingehend nachgewiesen.
3. Das beobachtete Eindringen von Pilzfäden in gonidienbildende Algen, sowie die Umspinnung solcher als Einleitung zur Erzeugung junger Flechtenstöckchen.

Aus diesen neuen Thatsachen in Verbindung mit den alten Erfahrungen über die stoffliche Verschiedenheit der Hyphen- und Gonidienmembran, über die Pilzqualität der Fortpflanzungsorgane neben der bisher erfahrenen Unmöglichkeit, einen Flechtensporenkeim für sich allein zur neuen Flechte heranzuziehen, während sich Pilze aller Abtheilungen auf entsprechendem Nährboden aus ihren Sporen erziehen lassen, zieht Schwendener nunmehr die allgemeine Folgerung:

Gonidien und Hyphen sind als Alge und Pilz zwei durchaus verschiedene Gewächse. Von den Gonidien werden ebensowenig Hyphen, als von diesen Gonidien hervorgebracht. Ihr gegenseitiges Verhalten

begreift sich nur unter der Voraussetzung des Parasitismus des Pilzes auf der Alge. Die von Faminzin und Genossen wieder aufgenommene erste Alternative de Bary's, wonach die freilebenden Gonidialalgen nur abgelöste Flechtenorgane wären, ist unmöglich. Sie fällt schon vor der einen Thatsache, daß in denjenigen Algenfamilien, welche einzelne Flechtengonidienformen liefern, zahlreiche schrittweise abgestufte Parallelgattungen der Gonidialalgen vorhanden sind, welche nur im freilebenden Zustand, aber nie in einer Flechte gefunden werden. Sie muß ferner zurücktreten vor der Nachweisung, daß Gonidien nicht an Hyphen entstehen, wohl aber mit den in Algenstöckchen eingedrungenen Hyphen nachträglich sich verschmelzen.

Eine auch durch ihre Form fesselnde, mit Abbildungen reich belegte Gesamtdarstellung der hervorgehobenen Sätze und Thatsachen beschließt Schwendener's denkwürdiges Auftreten.

Dieses weckte den Widerspruch von zweierlei Gegnern. Einmal der sammelnden, beschreibenden, classificirenden Lichenologen und Flechtenliebhaber, welche sich ebensowenig ihr besonderes Reich rauben, als ihre ganz eigenartigen Lieblingspflänzchen um die Ehre der Individualität betrügen lassen wollten. Zweitens derjenigen Botaniker, welche zwar die Algeneigenschaft der Gonidien freudig anerkannten, dagegen für deren Beziehungen zu dem Hyphengewebe erschöpfendere und zwingendere Nachweise verlangten. Von dieser Seite machte man Schwendener die fast ausschließliche Folgerung aus der Anatomie fertiger Zustände zum Vorwurf und die verhältnißmäßige Vernachlässigung genauer, vollständiger, entwicklungsgeschichtlicher und nöthigenfalls experimenteller Nachweisungen darüber, wie Algen- und Pilztheil der Flechte zusammentreten und zusammen sich verhalten. Ein klassisches Beispiel dieser durchaus anregenden Kritik stellt Bornet,

unter allen Nachfolgern Schwendener's derjenige, der in Schwendener's Sinne mit am erfolgreichsten thätig gewesen ist. „Die Identität der Gonidien und Algen darthun, das ist der erste Punkt, aber nicht entscheidend. Die sich entgegenstehenden Meinungen der Herren Faminhin und Baraneky und des Herrn Schwendener, welche gleichmäßig die Identität zugeben, beweisen das genügend. Es ist außerdem unerlässlich zu zeigen, daß die Beziehungen der Hyphe genau diejenigen sind, welche die Parasitismus-Theorie voraussetzt und daß sie anders nicht begriffen werden könnten.“

Den Anforderungen seiner eigenen Kritik ist nun Bornet selbst durch vielseitige und treffliche Forschungen gerecht geworden. (1873.)

Er dehnt zuvörderst die Nachweise über die Algeneigenschaft der Gonidien auf 60 Flechtengattungen in sauberster Durchführung aus. Sein Hauptverdienst aber besteht darin, daß er in das Verhältniß zwischen Gonidien und Hypphen schärfer und tiefer eindringt, als alle seine Vorgänger. Er beweist, daß Hypphen und Gonidien zwar in ihrer Entwicklung überall von einander unabhängig sind, in ihrer Lebensweise aber vielfach ineinandergreifen. Die Berührung, bezw. das Eindringen der Hypphen in die Gonidien fördert beide im Wachsthum. Nur die Parasitentheorie macht diese Thatsachen erklärlich. (Vergleiche die Bornet entnommenen Gonidien-Abbildungen Fig. 6.)

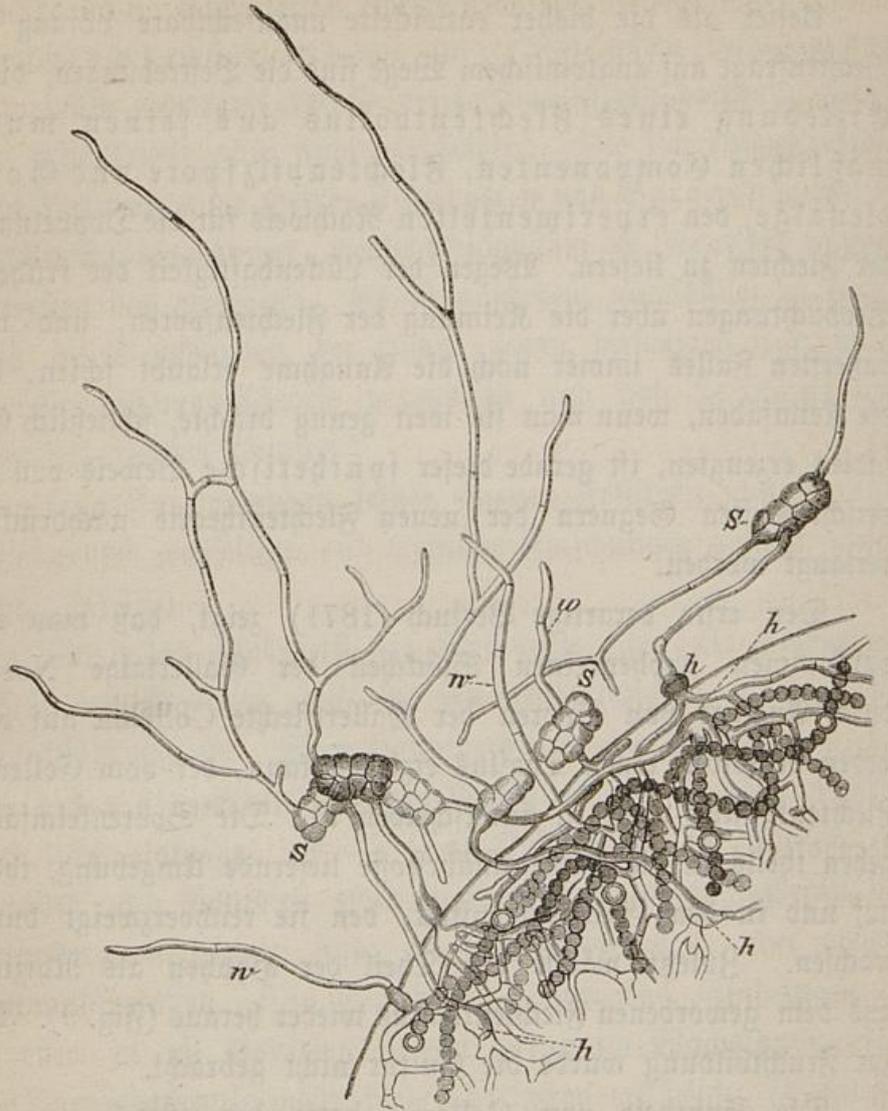
Während Bornet so die Beziehungen zwischen Gonidien und Hypphen befriedigend aufklärte, hatte auch Woronin den Nachweis erbracht, daß die einmal freigewordenen, Schwärmzellen erzeugenden Palmellaceengonidien gewöhnlicher Laubflechten ihr Algenleben fortführen und niemals Miene machen, etwa zu Flechten wieder auszuwachsen.

Älter als die bisher entwickelte unanfechtbare Lösung der Flechtenfrage auf anatomischem Wege sind die Bestrebungen, durch Erziehung eines Flechtenthallus aus seinen muthmaßlichen Componenten, Flechtenpilzspore und Gonidialalge, den experimentellen Nachweis für die Doppelnatur der Flechten zu liefern. Wegen der Lückenhaftigkeit der früheren Beobachtungen über die Keimung der Flechtensporen, und weil äußersten Falles immer noch die Annahme erlaubt schien, daß die Keimfäden, wenn man sie weit genug brächte, schließlich Gonidien erzeugten, ist gerade dieser synthetische Beweis von den verschiedensten Gegnern der neuen Flechtentheorie nachdrücklich verlangt worden.

Der erste derartige Versuch (1871) zeigt, daß man aus vollkommen hyphenreinen Stöckchen der Gallertalge *Nostoc* durch Ausfaat von Sporen der Gallertflechte *Collema* auf oder neben denselben einen Thallus erziehen kann, der vom *Collema*-Flechtenthallus nicht zu unterscheiden ist. Die Sporenkeimfäden gehen theils in die Mineralnährstoffe liefernde Umgebung, theils auf und in den Gallertalgenstock, den sie reichverzweigt durchwachsen. Zuletzt wächst ein Theil der Hyphen als Rhizinen aus dem gewordenen Flechtenthallus wieder heraus (Fig. 9). Bis zur Fruchtbildung wurde die Cultur nicht gebracht.

Die Synthese von *Collema* hatte den Erfolg, manche Gegner der neuen Lehre wenigstens hinsichtlich der Gallertflechten zu überführen. Dieselben Gegner aber griffen nun auf einen möglichen fundamentalen Unterschied zwischen den Gallertflechten und den echten Flechten zurück, zu dessen Beseitigung sie neue synthetische Beweise an heteromeren Flechten forderten.

Ihrem Verlangen ist alsbald von Treub und Bornet (Fig. 6 A.) soweit entsprochen worden, als diese Forscher die



Figur 9.

Thallus der Gallertalge *Nostoc* (Randpartie des kugligen Algenstöckchens) 350 mal vergr. Die Gallerte voll blaugrüner Perlschnüre mit einzelnen größeren Gliedern. Auf und neben der Alge keimen sechs Sporen *s* der Gallertflechte *Collema*. Ihre Keimfäden gehen bei *hh* aus entsprechenden Anschwellungen in die Alge, welche sie zum Flechtenthallus umgestalten. Bei *ww* treten einzelne Hyphen des erzeugten Flechtenthallus als Rhizinen wieder heraus. (Aus des Verf. Abhandlg. „Ueber die Entstehung der Flechte *Collema* zc. „Monatsber. d. Berl. Akad. 1871.)

Anlegung der Sporenkeimfäden einiger Laubflechten an die grünen *Cystococcus*-Zellen und die theilweise Umspinnung der letzteren erwiesen. Weiter konnten Treub und Bornet ihre Aussaaten nicht führen.

Was bei den ersten Versuchen noch fehlschlug, das hat nun kürzlich Stahl in glänzender Weise vollendet: die Erziehung fruchttragender heteromerer Flechtenstöckchen durch Zusammentreten ihrer Sporen und Gonidien. Er giebt eine vollständige synthetische Entwicklungsgeschichte von der keimenden bis zur reisenden Spore.

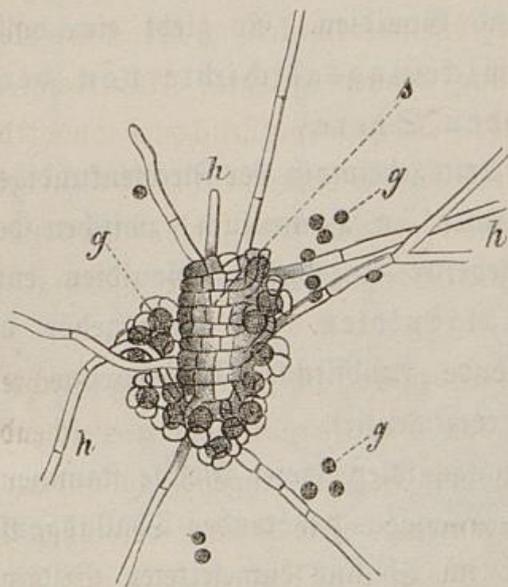
Es ist ein Amtsgeheimniß der Flechtenkundigen, daß einige seltene Flechtenformen im Hymenium, zwischen den Ascen und Paraphysen eingebettet, regelmäßig Gonidien enthalten, sogenannte Hymenialgonidien. Zu ihnen gehört die kleine, auf Lößboden wachsende Laubflechte, *Endocarpon pusillum*, mit welcher Stahl experimentirt.

Die Hymenialgonidien dieser Flechte stammen von den zur Gattung *Pleurococcus* gehörenden Thallusgonidien ab. Sie gelangen bei der im Thallus eingeleiteten Bildung der Fruchtanlagen zwischen die Fruchthyphen. In der heranreifenden Fruchttheilen sie sich zwar wie im Thallus selbst, da sie aber zwischen je zwei Theilungen weniger stark wachsen als im Thallus, so sind ihre Zellen schließlich 3—4 mal kleiner als diejenigen der Thallusgonidien.

Ihre Lage im Hymenium bringt es mit sich, daß sie gleichzeitig mit den paarweis im Ascus gereiften Sporen unfehlbar ausgeschleudert werden. Jede ausfliegende Spore bekommt 20—40 Hymenialgonidien als Mitgift. Das ist der Hauptvortheil des leicht zu wiederholenden Culturversuches.

Läßt man die Sporen auf Glasplättchen keimen, so wachsen

aus den zahlreichen Sporenfächern allseitig Keimfäden heraus. Ein Theil davon faßt und umspinnt die nächsten Gonidien, ein anderer Theil wächst aus, um Rhizindienst zu leisten. (Fig. 10.) Die umwachsenen Gonidien werden alsbald größer, lebhafter grün, mit einem Wort kräftiger. Daß sie dieses der Umspinnung durch die Hyphen verdanken, zeigt das scharf



Figur 10.

Spore s von *Endocarpon pusillum*, zwischen Hymenialgonidien gefeint.  
h Hyphen, g Gonidien. Die hyphenumspinnenen Gonidien von den nicht umspinnenen durch beträchtlichere Größe auffällig verschieden. 320 mal vergr. (Aus Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgesch. d. Flechten, Heft II. 1877.)

unterschiedene Verhalten derjenigen Gonidien, welche von Keimfäden unberührt bleiben. Diese Gonidien bleiben kleiner und theilen sich zuweilen nach einem etwas abweichenden Typus.

Auf Glasplatten, ohne entsprechende mineralische Nährstoffe, sterben die umspinnenen Gonidienhaufen mit den Sporen ab, wie

zu erwarten war. Auf dem lehmigen Boden hingegen cultivirt, welchen die Flechte sonst bewohnt, wachsen sie zum vollkommenen Endocarponthallus heran, welcher nach 4—6 Wochen Spermogonien, nach ebensovielen Monaten Sporen trägt.

Stahl hat nicht allein das erstrebte Hauptergebnis seiner Synthese gewonnen, sondern zugleich in den Hymenialgonidien eine für die sichere Weiterentwicklung der Sporenkeime ungemein wirksame Anpassung kennen gelehrt. Außerdem aber zeigt er, daß eine zweite Flechte, welche am natürlichen Standort dem Hymenialgonidienbesitzer Endocarpon ein treuer Nachbar zu sein pflegt, aber selbst keine Hymenialgonidien führt, die ausgeschleuderten Gonidien des Endocarpon ohne Umstände gleichfalls in Beschlag nimmt.

*Thelidium minutulum* ist eine Zwerg-Flechte mit ziemlich unregelmäßigem, von Endocarpon sehr abweichendem Bau: ein Faserneß, da und dort Früchte tragend, an andern Stellen Gonidienester umklammernd. Die Früchte verrathen Verwandtschaft mit Endocarpon. Wenn nun Endocarpon und *Thelidium* neben einander ihre Früchte reifen, so werden auch ihre Sporen zusammen ausgeschleudert. Hymenialgonidien der ersten Flechte und Sporen von beiden Flechten kommen bunt durch einander zu liegen. Da ergreifen und umspinnen die Sporenkeimfäden von *Thelidium* die im Ueberfluß ausgeworfenen Hymenialgonidien von Endocarpon. Unter dem Einfluß dieser Hyphen erfahren die Colonien der Endocarponalge eine andere innere Anordnung, als bei der Umspinnung durch Endocarponhyphen.

Mit einem Wort: Außer der lang ersehnten vollständigen Synthese einer heteromeren Flechte zeigt Stahl experimentell, wie ein und dieselbe Algenart

nicht bloß von zwei gattungs- und familienverschiedenen Flechtenpilzen als *Gonidium* benützt, sondern auch hinsichtlich der Anordnung ihrer Zellencolonien von jedem der beiden in anderer Weise beeinflusst wird.

Damit fällt auch der letzte Zweifel, welcher gegen die neue Lehre von der Natur der Flechten von irgend einer Seite noch hätte erhoben werden können.

Die Flechten sind erlöst. Man hatte sie durch lange Jahre in der Irre umhergetrieben. Was ihnen kein Eifer und kein Eigensinn der sammelnden, beschreibenden systematischen Lichenologen verschaffen konnte, das haben ihnen die verschmähten biologischen Botaniker endlich nachgewiesen, ein Heimathsrecht. Ein unanfechtbares Heimathsrecht bei den andern Ascomyceten, von denen sich ihre herrschenden Pilze lange vor der Braunkohlenzeit abgezweigt haben, um dem Algenvolk nachzugehen. Jetzt harren sie nur noch ihres Victor Scheffel.

Wir haben bisher die in den letzten Jahrzehnten vollzogene Entwicklung der maßgebendsten Aufklärungen über die Lebensgeschichte der Flechten schrittweise verfolgt. Darum erscheint es nicht überflüssig, eine Uebersicht des dermaligen Standes der Frage in zusammenfassenden Sätzen hier anzuschließen.

1. Jede Flechte besteht aus zwei zur Lebensgemeinschaft innig verbundenen verschiedenen Organismen. Davon ist der eine stets ein Pilz aus der Ascomycetenreihe, der andere eine Alge. Diese Lebensgemeinschaft läßt beide Gewächse wie ein einziges Individuum erscheinen. Sie erstreckt sich auf Ernährung, Wachstum, Gestaltbildung und Fortpflanzung.

2. Die Flechtenpilze sind Ascomyceten (Schlauchpilze) theils der Discomyceten= (Scheibenpilz=) theils der Pyrenomyceten= (Kernpilz=) Gruppe. Ihre Verwandten wohnen theils als Schmarotzer auf lebenden Organismen, theils auf den verschiedensten todten organischen Stoffen. Die Flechtenpilze selbst aber kommen anders als im Flechtenverbande nicht vor.

3. Die Flechtenalgen gehören verschiedenen niederen Algenfamilien an. Die grünen am häufigsten den Familien: Palmellaceen, Chroolepideen, ausnahmsweise Confervaceen, Coleochaeteen. Die blaugrünen vor Allem den Familien: Chroococcaceen und Nostocaceen, seltener den Rivulariaceen, Sirospironeen, Scytonemeen. Viele ihrer allernächsten Verwandten der gleichen Familie sind nie im Flechtenverbande beobachtet. Diese bewohnen ebenso wie die freilebenden Flechtenalgen selbst, meistens gesellig, feuchte, nicht bleibend überschwemmte Standorte: Baumrinden, Bretter und Balken, Steine, Felsen und Mauern, Dachziegel, Erdboden.

4. Es giebt viel mehr verschiedene Arten von Flechtenpilzen, als gonidienbildende Algenarten. Manche Flechtenalgen treten mit nur wenigen, andere mit zahlreichen Flechtenpilzarten und Gattungen in den Flechtenverband ein. Eine bestimmte Algenform ist in 13 Gattungen zum Theil wenig unter sich verwandter Flechten anatomisch beobachtet. In einem Falle ist die Verbindung zweier ziemlich verschiedenen Flechtenpilzgattungen mit einer und derselben Algenart experimentell bewiesen. In der Regel aber bevorzugen unter sich verwandte Flechtenpilze auch nahe verwandte Algenformen. Die Verhältnisse liegen hier ganz ebenso, wie bei echt parasitischen Beziehungen sonst im Pflanzenreiche.

Ansahmsweise baut sich ein und derselbe Flechtenstock mit mehreren bestimmten Algenformen charakteristisch auf.

5. Die Innigkeit der Lebensgemeinschaft spricht sich bei sämtlichen Flechten zunächst darin aus, daß deren Thallus ungeschlechtliche Fortpflanzungsorgane oder Knospen erzeugt (Soredien), welche im einfachsten Falle eine pilzfadenumsponnene Algenzelle darstellen, jedenfalls aber immer vom Pilz- und vom Algentheil der Flechte gemeinsam aufgebaut sind. Wallroth übersah an ihnen den Pilztheil, und identificirte sie kurzweg mit den Gonidien. Diese Soredien werden zumal bei feuchter Witterung in ungeheuren Mengen erzeugt. Wenn sie massenhaft aus dem Thallus austreten, so verleihen sie dessen Oberfläche ein pulverig=bestäubtes Aussehen. Vom Flechtenkörper losgelöst, durch Wind und Regen weitergetragen, geben sie zur Entstehung der an Flechtenstandorten so überaus häufigen grünen und grünlichen Anflüge Veranlassung. Sie wachsen meist zu neuen Flechtenstöckchen heran, können aber auch bei anhaltender Nässe ihre Algen zu selbständigem Leben entlassen. (Daß Anflüge von ganz dem gleichen oberflächlichen Aussehen auch aus reinen Algenansiedelungen bestehen können, braucht kaum besonders betont zu werden.)

6. An der Erzeugung und dem Aufbau der geschlechtlichen Fortpflanzungsorgane, Spermogonien und Früchte (Apothecien) ist ausschließlich der Flechtenpilz theilhaftig. Seine Sporenkeimfäden können aber nur unter der Bedingung zu Flechtenstöckchen heranwachsen, daß sie die ihnen entsprechenden Flechtenalgen antreffen.

7. Wie häufig die Neubildung von Flechtenstöckchen aus Sporenkeimen und freien Algen in der Natur wirklich stattfindet, darüber fehlen die Erfahrungen. Im Ganzen scheint die Vermehrung der Stöckchen durch Soredienbildung weitaus zu überwiegen. Auch fruchten manche stark soredienbildende Flechten äußerst selten. Aber da überhaupt bei feuchter Witterung Sporen

genug an Orte ausgeschleudert werden, wo ihnen die entsprechenden Algen reichlich zu Gebote stehen, so ist häufige Neubildung von Flechtenpflänzchen durch Zusammentreten von Sporenkeimfäden und Algen wenigstens nicht unwahrscheinlich. Einige Flechtenformen besitzen überdies in der Erzeugung von Hymenialgonidien eine Einrichtung, welche zum Aufbau neuer Individuen aus Sporen und Algen ausdrücklich sichernd beitragen muß.

8. Hinsichtlich des Einflusses, welchen der Algen- und der Pilztheil auf die Gestaltbildung der Flechte ausüben, kommen, von vollständiger Beherrschung der Gestalt seitens der hyphen-durchwachsenen Alge, bis zu ausschließlicher Abhängigkeit der Gestalt vom algenumspinnenden Pilz, so ziemlich alle Abstufungen vor.

Die Alge bestimmt für sich allein die Gestaltverhältnisse bei Ephebe, wo die Hyphhe sogar in die unabhängig von ihr auswachsenden Seitenzweige (Fig. 8a.) erst nachwächst. Sie bleibt der maßgebendere Theil noch bei vielen Gallertflechten, bei welchen die Hyphendurchwachsung zuweilen keine und meist nur untergeordnete Umrißänderungen im Gefolge hat, so daß die Flechte krauser, reichlappiger erscheint als die hyphenreine Alge. (Ähnliche Erscheinungen sind an manchen echt parasitischen Pilzen, u. a. Rostpilzen bekannt, welche beim Durchwachsen ganzer Aeste und Zweige der Wirthspflanzen theils deren Gestalt, theils Größe, Form und Richtung der Blätter abändern. So *Aecidium elatinum*, welches Tannenzweige in sog. Herenbesen umwandelt, *Aecidium Euphorbiae*, welches die befallenen Triebe der Wolfsmilch gleichmäßig entstellt u. s. f.)

Dagegen beherrscht der Pilz die Formbildung bei allen Krustenflechten, Laub- und Strauchflechten, wo Wachsthum und Verzweigung nur von ihm ausgeht, und die Algen dem Verhalten

des Hyphengewebes, das auch an Masse weitaus überwiegt, geduldig folgen. Es giebt bei Krustenflechten einzelne Formen, in deren jugendlichen noch algenlosen Thallus die Algenzellen einzeln nachträglich erst einwandern.

9. Physiologisch ist die Flechtengemeinschaft vor allen dadurch gekennzeichnet, daß die Alge für sich und ihren Pilz assimirt. Der Flechtenpilz kann demnach ohne die Alge nicht leben.

10. Aber auch der Pilz leistet sein Stück Arbeit für die Ernährung beider Genossen. Je nachdem er die Oberfläche ganz oder theilweise einnimmt, sorgt er ausschließlich oder mitbetheiligt für die Aufnahme der unorganischen rohen Nährstoffe, Kohlensäure, Wasser, Mineralbestandtheile und der Athmungsluft. Ja, er vermag Nährstoffquellen aufzuschließen, welche der Alge allein unzugänglich sind: ob er nun seine Rhizinen tief in verwitternde Baumrinden nahrungssuchend entsendet, oder ob er mit der sauren Ausscheidung seiner Hyphen Löcher ins Gestein frist.

Hieraus ergibt sich, daß die Alge, obgleich sie des Flechtenverbandes nicht bedarf und im Flechtenverbande ihre Freiheit sammt ihrer Fortpflanzung aufgibt, ihre Dienste in der Flechtengemeinschaft doch keineswegs unentgeltlich leistet. Die Verbindung mit dem Pilze fördert sogar in vielen Fällen nachweislich das Wachsthum der Alge. Außerdem ist der Schutz, die Schonung, welche der quartiergebende Pilz der Alge, seinem arbeitstüchtigen Gast und Genossen gewährt, besonders bei hochentwickelten Flechten ganz unverkennbar.

11. Die Flechtengemeinschaft ist demnach kein reines Schmarotzerverhältniß, bei welchem der Schmarotzer seinen Wirth in gleichem Maße beeinträchtigt und schädigt, als er selbst gedeiht. Nur ganz wenige Gallertflechten entsprechen annähernd diesem

Falle. Die ausgeprägte Flechtengemeinschaft ist vielmehr eine Wirthschafts- und Lebensgemeinschaft, auf einer vortheilhaften Arbeitstheilung beruhend, welche in gewisser Hinsicht beide Genossen stärker macht, als sie unvereinigt gewesen wären. Das gilt insbesondere hinsichtlich der Ansiedlungsfähigkeit der Flechten auf noch unverwittertem Gestein, dem gegenüber die Alge allein ebenso machtlos erscheint, wie der Pilz für sich allein wäre.

12. Sieht man sich, zunächst im Pflanzenreiche, nach dem Flechtenverband gleichen oder ähnlichen Lebensgemeinschaften um, so trifft man auf keine unmittelbar verwandte Erscheinung. Eine entferntere Aehnlichkeit zeigen die Symbiosen, um einen von de Bary auf der Kasseler Naturforscherversammlung eingeführten Ausdruck zu gebrauchen, von einigen Nostocaceen mit gewissen Lebermoosen, Wasserfarnen und etlichen Blüthenpflanzen. In allen diesen Fällen handelt es sich um Algencolonieen, welche im Gewebe ihrer Wirthes eingewandert sind. Bald ist ihre Anwesenheit zufällig, sie können ebenso gut fehlen (Lebermoose, Cycaswurzeln); bald ist ein bestimmtes Organ auf die Aufnahme der Alge ausdrücklich eingerichtet, und von der Alge regelmäßig und ausnahmslos auch bezogen (Azolla). Die Anwesenheit der Alge bedingt hier wie dort erhebliche oder geringfügige Abänderungen an den Wachstumsrichtungen. — Soweit sind diese Symbiosen der Flechtensymbiose analog. Die Verhältnisse ihrer Ernährung, Formbildung und Fortpflanzung dagegen lassen sich mit den entsprechenden Erscheinungen im Flechtenleben nicht vergleichen.

## Literatur.

de Bary, Morphologie und Physiologie der Pilze, Flechten etc. etc. 1866.  
v. Krempelhuber, Geschichte und Literatur der Lichenologie. 1867  
bis 1872.

An diesen beiden Orten die ältere Literatur.

- Baranetzky, Beitrag zur Kenntniß des selbständigen Lebens der Flechtengonidien. 1868. Jahrb. f. wiss. Bot. VII.  
de Bary, Die Erscheinung der Symbiose 1879.  
Bornet, Recherches s. l. Gonidies des Lichens. Annales d. sciences nat. V. Ser. Bot. t. 17. 1873 und t. 19. 1874.  
Faminzin und Baranetzky, Zur Entwicklungsgeschichte der Gonidien und Zoosporenbildung der Flechten. Botan. Ztg. 1868. Nr. 11.  
Frank, Biolog. Verhältnisse des Thallus einiger Krustenflechten. Sohn, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. Bd. II. 1876.  
Friggjohn, Cultur der Glaucogonidien von Peltigera. Bot. Ztg. 1868. Nr. 12.  
Kny, Ueber Lichina. Sitzb. d. Ges. Naturf. Freunde z. Berlin. 1874.  
Reeß, Ueber die Entstehung der Flechte *Collema glaucescens*. Monatsb. Berl. Akad. 1871.  
Schwendener, Untersuchungen über den Flechtenthallus. In Nägeli, Beitr. z. wissensch. Botanik, Heft II. III. IV. 1860—68.  
— Ueber Ephebe. Flora 1863.  
— Die Algentypen der Flechtengonidien. 1869.  
— Erörterungen zur Gonidienfrage. Flora 1872.  
— Die Flechten als Parasiten der Algen. Vortrag in der Baseler Naturforsch. Gesellschaft 1873.

- Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. 1877.  
Straßburger, Ueber Azolla 1873.  
Treib, Flechtenkultur, Botan. Ztg. 1873.  
Tulasne, Mém. p. s. à l'histoire des Lichens. Annales d. sciences  
nat. III. Ser. Bot. t. 17. 1852.  
Winter, Ueber die Gattung Sphäromphale und Verw. Jahrb. für  
wiss. Bot. X. 1876.  
Woronin, Recherches s. l. Gonidies du Lichen Parmelia pul-  
verulenta. Annales d. sc. nat. V. Ser. Bot. t. 16. 1872.

Faint, illegible text, possibly bleed-through from the reverse side of the page.

Inches 1 2 3 4 5 6 7 8

Centimetres 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19

# TIFFEN® Color Control Patches

© The Tiffen Company, 2007

Blue Cyan Green Yellow Red Magenta White 3/Color Black

