

# Ueber den Bau und das Wachsthum des Flechtenthallus,

von

**Dr. S. Schwendener.**

Vorgetragen in der naturforschenden Gesellschaft in Zürich  
den 27. Februar 1860.

(Hiezu Taf. II.)

Die folgenden Mittheilungen enthalten einige der wichtigsten und allgemeinsten Ergebnisse meiner Untersuchungen über den Flechtenthallus. Eine grössere, von zahlreichen Abbildungen begleitete Arbeit über diesen Gegenstand, deren erster Theil im zweiten Heft der „Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik“ von C. Nägeli erscheinen wird\*), soll die hier besprochenen Verhältnisse ausführlicher abhandeln und den Nachweis für die aufgestellten Behauptungen liefern.

Die Flechten bilden mit Rücksicht auf ihren habituellen Character eine Reihe, welche mit den einfachsten Krusten, die dem blossen Auge als zarter

---

\*) Dieser erste Theil, welcher die strauchartigen Flechten umfasst, ist in einer beschränkten Zahl von Separatabdrücken bereits veröffentlicht. Den zweiten, die Laub- und Krustenflechten umfassenden Theil hoffe ich noch im Laufe des Jahres dem Publikum vorlegen zu können.

Anflug erscheinen, beginnt und durch die mannigfaltigsten Stufen der Ausbildung allmählig zu den freieren laubartigen Formen und von diesen zu den höchsten strauchartigen emporsteigt. In den Hauptzügen der Vegetation stimmen alle diese Formen mit einander überein; sie unterscheiden sich bloss durch untergeordnete Abweichungen im Aufbau des Lagers, in der Differenzirung und Ausbildung der Gewebe und namentlich auch durch die verschiedene Vermehrungsweise der Gonidien. Diese Unterschiede hervorzuheben und dadurch die hauptsächlichsten Flechtentypen zu characterisiren, zugleich aber auch auf das Gemeinsame derselben hinzuweisen, ist der Zweck der nachstehenden Uebersicht.

### 1. Die Schichten des Thallus.

Betrachten wir irgend eine strauchartige Flechte, z. B. das isländische Moos, im Querschnitt, so fällt uns vor Allem der Unterschied zwischen dem peripherischen und dem innern Theil des Thallus in die Augen. Der peripherische Theil erscheint unter dem Mikroskop hell; er besteht aus einem vollkommen interstitienlosen, kleinzelligen Gewebe, welches zwar meist nur eine geringe Mächtigkeit besitzt, sich aber stets ununterbrochen über das lockere Gewebe des Thallusinnern hinwegzieht, dasselbe also allseitig als schützende Decke umkleidet.\*) Man hat diesen peripherischen Theil, weil er gewissermassen der Rinde der höhern

---

\*) Eine Ausnahme von dieser Regel bilden die Cladoniaeeen und die Gattung Hagenia (Borrera). Bei erstern trat die Rinde entweder gar nicht oder nur stellenweise, bei letzterer nur auf der Lichtseite des Thallus zur Entwicklung.

Pflanzen entspricht, ebenfalls Rinde oder Rindenschicht (*stratum corticale*) genannt.

Der von der Rinde umschlossene innere Theil des Thallus zeigt eine abweichende Physiognomie. Er erscheint bald durchgehends als ein lufthaltiges, wergartiges Geflecht verästelter Zellfäden, die sich in den verschiedensten Richtungen des Raumes kreuzen und verfilzen (so bei *Bryopogon*, *Cetraria*, *Roccella* u. a.), bald stellenweise etwas dichter geflochten und solide Stränge bildend, welche zuweilen mit der Rinde verschmelzen (*Ramalina*), gewöhnlich jedoch isolirt im lockern Fasergeflecht vorkommen und in beiden Fällen vorherrschend in der Richtung der Längsaxe verlaufen. Dieser innere Theil des Thallus wird im Gegensatz zur Rinde Mark oder Markschiicht (*stratum medullare*) genannt.

Noch eine dritte Schicht ist von den Lichenologen unterschieden worden: die sogenannte Gonimonschicht oder Gonidienschicht (*stratum gonimicum*). Gonidien nennt man jene grünen kugeligen Zellen, welche unmittelbar unter der Rinde, also im peripherischen Theil des Markes liegen und hier meist in so grosser Zahl vorkommen, dass sie bei schwächerer Vergrösserung als eine grüne Zone erscheinen, die das lockere Gewebe des Thallusinnern umsäumt. Streng genommen bilden die Gonidien keine eigentliche Schicht, welche der Rinden- und Markschiicht coordinirt werden könnte; denn abgesehen davon, dass sie zuweilen nur sehr spärlich vorkommen und stellenweise auch gänzlich fehlen, sind auch ihre dichtesten Gruppen stets von Markfasern durchflochten.

Die drei Schichten des Thallus: die Rinden-, Mark- und Gonimonschicht sind also bei den strauch-

artigen Flechten stets concentrisch gelagert. An der Oberfläche liegt als schützender Ueberzug die Rinde, unter ihr die grüne Zone der Gonidien, tiefer im Innern und zwischen den einzelnen grünen Zellen das lockere Gewebe der Markfasern, mit oder ohne solide Stränge. (Fig. 1. Querschnitt durch den Thallus von *Usnea*.)

Anders gestalten sich die Lagerungsverhältnisse bei den laubartigen Flechten. Abgesehen davon, dass die verschiedenen geformten Lappen des Thallus, welche den Aesten der strauchartigen Flechten entsprechen, von oben nach unten zusammengedrückt sind, folglich im Querschnitt mehr oder weniger länglich erscheinen, so ist namentlich hervorzuheben, dass die Gonidien hier nur unter der obern Rinde, also nur auf der Lichtseite des Thallus vorkommen, im ganzen untern, der Unterlage zugewendeten Theil dagegen gänzlich fehlen (Fig. 2). Zu dieser einseitigen Lagerung der Gonidien kommt dann in manchen Fällen noch die einseitige Ausbildung der Rindenschicht, welche letztere zuweilen nur auf der obern Seite zur Entwicklung kommt, so dass das lockere Gewebe des Markes nach unten keine bestimmte Abgrenzung zeigt. Doch ist die beiderseitige Berindung als Regel, die einseitige als Ausnahme zu betrachten. \*)

Die Krustenflechten endlich sind constant nur auf der obern Seite berindet und auch die Gonidien finden sich nur auf dieser Seite. Ein Durch-

---

\*) Auf beiden Seiten berindet sind die Gattungen: *Parmelia*, *Imbricaria*, *Sticta*, *Nephroma*, *Pannaria* *Jelis*, *Placodium* Kbr. pr. p. u. a!; nur auf der obern Seite berindet: *Peltigera*, *Solorina*.

schnitt durch den Thallus zeigt also oberseits das dichtfilzige, helle Gewebe der Rinde, darunter die grüne Zone der Gonidien und das lockerfilzige, luft-haltige Mark, welches hier unmittelbar auf der Unterlage aufsitzt (Fig. 3).

Betreffend die genauere Anatomie der Rinde bemerke ich nur, dass sie zuweilen als schönes, regelmässiges Parenchym erscheint, indem die Zellen ziemlich isodiametrisch und die Wandungen im Verhältniss zur Grösse des Lumens dünn sind, in der Mehrzahl der Fälle dagegen, so z. B. bei sämtlichen strauchartigen Flechten, das Bild eines verworrenen Fasergeflechtes gewährt, dessen Zellen bei äusserst kleinem Lumen stark verdickte Wandungen besitzen.

## II. Die Wachstumstypen.

Nach dieser kurzen Darstellung der anatomischen Verhältnisse drängt sich nun zu allernächst die Frage auf: Worauf beruht das Wachstum des Thallus? Welche Erscheinungen bedingen das Vorrücken der Thallusspitze, resp. des Thallusrandes? Welche andern das intercalare Wachstum der bereits angelegten Gewebspartien, wenn überhaupt ein solcher Vorgang stattfindet? Die Beantwortung dieser Fragen erfordert vor Allem eine genaue Untersuchung der Thallusspitze der strauchartigen, bei laub- und krustenartigen Flechten des Thallusrandes. Bei dieser Untersuchung fällt insbesondere ein Umstand in die Augen, welcher die Flechten wesentlich von den höhern Pflanzen unterscheidet. Die Scheitelregion besteht nämlich nicht, wie bei diesen, aus einem kleinzelligen Bildungs-gewebe, dessen Zellen sich in den verschiedensten

Richtungen des Raumes theilen; sondern sie wird von einzelnen Zellfäden gebildet, die sich in höherem oder geringerem Grade kreuzen und verflechten und sich dabei wiederholt verästeln. Jeder einzelne von diesen Zellfäden besitzt ein selbstständiges Wachstum; er wächst jedoch nicht in beliebiger Richtung weiter, sondern bleibt mit den übrigen Zellfäden zu einem einheitlichen Complexe verbunden.

In diesen Hauptzügen der Vegetation stimmen sämtliche Flechten mit einander überein; sie differiren aber in der Art und Weise, wie die Zellfäden (oder Fasern) der Scheitelregion, resp. Marginalregion des Thallus verlaufen und wie sich ihr Gewebe in die verschiedenen Schichten differenzirt, aus welchen der ältere Thallus besteht. Es würde mich hier zu weit führen, wollte ich alle die verschiedenen Fälle, die sich mit Rücksicht auf diese Vorgänge unterscheiden lassen, auch nur in Kürze besprechen; ich beschränke mich daher auf die wichtigsten Typen, in welche sich dieselben gruppiren.

Als ersten Typus will ich denjenigen aufstellen, bei welchem die Fasern der Scheitelregion unter sich und mit der Längsaxe des Thallus oder Lappens annähernd parallel verlaufen. Es gehören hieher die strauchartigen Flechten: *Usnea*, *Bryopogon*, *Cornicularia*; von den laubartigen einige *Parmelien* (z. B. *P. aquila* Ach.); von krustenartigen zahlreiche *Lecideen*, *Urceolarien* u. a. mit dünner Kruste. Dieser longitudinale Faserverlauf tritt bei cylindrischen Thallusenden schon nach Kochen in Kali, ohne alle weitere Präparation, deutlich hervor; bei laub- und krustenartigen Ausbreitungen beobachtet man ihn auf radialen Durchschnitten durch den Rand. Es unterliegt auch

keiner Schwierigkeit, sich zu überzeugen, dass jeder einzelne von diesen Zellfäden durch wiederholte Theilung sowohl der Scheitel-, als der Gliederzellen in die Länge wächst.

Sämmtliche Fasern legen sich ursprünglich dicht an einander an; ihre Membranen sind so innig mit einander verschmolzen, dass sie im Querschnitt als eine zusammenhängende helle Masse erscheinen, in welcher die Zelllumina als schwarze Punkte oder bei stärkerer Vergrösserung als kreisförmig begrenzte dunklere Stellen zerstreut sind. Erst mit dem Auftreten der Gonidien, welches stets in einiger Entfernung von der Oberfläche statt hat, beginnt stellenweise die Lockerung des Gewebes: Der ursprünglich einheitliche Fasercomplex scheidet sich in Mark und Rinde. Die Art und Weise, wie diese Ausscheidung stattfindet, ist für die verschiedenen Gattungen (wenigstens bei strauchartigen Flechten) characteristisch. Bei *Usnea* entstehen die Gonidien in einer kreisförmigen Zone zwischen Centrum und Peripherie; sie trennen die einheitliche Fasermasse in einen innern und einen äussern Theil. Das Mark erscheint daher anfänglich als solider cylindrischer Strang, zu welchem dann später noch das lockere Fasergeflecht hinzukommt, welches sich zwischen den Gonidiengruppen entwickelt und welches den durch das vorwiegende Wachstum der Rinde entstandenen Zwischenraum ausfüllt. — Bei *Bryopogon* und *Cornicularia* dagegen erscheinen die grünen Zellen im mittleren Theil des Thallus und das Mark wird blos von den Verästelungen der Fasern gebildet, welche schon ursprünglich zwischen den Gonidien liegen oder später vom Innenrand der Rinde gegen das Centrum wachsen. Das Gewebe der Mark-

fasern ist daher bei diesen Gattungen durchgehends lockerfilzig und ohne solide Stränge. — Bei Laub- und Krustenflechten endlich bilden sich die Gonidien in grösserer oder kleinerer Entfernung von der Oberfläche, so dass das Gewebe der Marginalregion in einen obern und einen untern Theil, in Rinde und Mark geschieden wird. Es stimmt dies insoweit mit dem entsprechenden Vorgang bei *Usnea* überein, als auch hier nur ein Theil der Fasern, welche den Rand bilden, zur Rinde geschlagen wird.

Hat die Ausscheidung von Mark und Rinde einmal stattgefunden, so zeigen fortan beide Schichten gewissermassen ein unabhängiges Wachsthum. Die Rinde wächst z. B. bei *Usnea* viel stärker in die Fläche, so dass der Zwischenraum zwischen ihr und dem Medullarstrang immer grösser wird. Auch bei *Bryopogon* nimmt der Umfang derselben in so starkem Verhältniss zu, dass der umschlossene Hohlraum nur von einem äusserst lockern Fasergeflecht ausgefüllt wird. — Bei den Krustenflechten dagegen ist es das Mark, welches mit zunehmender Entfernung vom Rande rasch an Mächtigkeit zunimmt, während die Rinde ungefähr dieselbe Dicke behält. Die Dickenzunahme des Thallus beruht also hier fast ausschliesslich auf der Ausdehnung der Markschrift, welche letztere zwar ebenfalls lufthaltig, jedoch weit dichter geflochten erscheint, als bei den strauch- und laubartigen Flechten.

Dieses intercalare Wachsthum des Flechtenlagers lässt sich auf zwei Vorgänge zurückführen: auf die Verästlung der Fasern, aus welchen das jugendliche Gewebe besteht, und auf deren eigenes intercalares Wachsthum durch Quertheilung der Gliederzellen oder



durch Streckung derselben. Die Verästlung kann in der Weise stattfinden, dass die neu hinzukommenden Faseräste mit den primären Fasern annähernd parallel laufen, so dass die vorherrschende Richtung zeit-  
lebens die longitudinale bleibt. Es ist dies z. B. im Markstrang von *Usnea*, in der Rinde von *Bryopogon*, *Cornicularia*, *Parmelia bucomelas*, *Parmelia aquila* u. a. der Fall. — Es kann aber auch der entgegengesetzte Fall eintreten, dass nämlich die Faseräste sich quer zwischen die primären Fasern einflechten und sich in der Folge in den verschiedensten Richtungen wieder verzweigen, so dass endlich ein höchst verworrenes Filzgewebe entsteht, das auf Quer-, Längs- oder beliebigen schief geführten Schnitten immer ungefähr dasselbe Bild gewährt. So in der Rinde von *Usnea*. — Ich mache hier noch besonders darauf aufmerksam, dass schon die primären Fasern ein Gewebe ohne Interstitien bilden, dass folglich die später entstehenden Verästelungen sich zwischen den adhären- den Membranen hindurch ihren Weg bahnen müssen.

Diesem ersten Typus mit longitudinalem Faser- verlauf steht ein zweiter gegenüber, bei welchem die Fasern der Scheitelregion bogenförmig gegen die Oberfläche ausbiegen und diese letztere unter annähernd rechten Winkeln treffen. Es gehören hieher die strauchartigen Flechten *Roccella*, *Thamnolia*, *Sphaerophorus*, *Lichina*, die laubartigen *Imbricaria*, *Collema* (pr. p.), *Endocarpon*, *Pannaria*, die krusten- artigen *Placodium* u. a. Zur Veranschaulichung dieses Faserverlaufes wurde in Fig. 5 ein Durchschnitt durch die Tballusspitze einer hieher gehörigen strauch- artigen Flechte dargestellt. (Vergl. die Erklärung der Abbildungen.)

Die einzige Thatsache, dass die Fasern der Thallusspitze in jedem beliebigen Zeitmoment senkrecht gegen die Oberfläche verlaufen, gibt zur Ermittlung der Gesetze, nach welchen das Scheitelwachsthum vor sich geht, einen genügenden Anhaltspunkt. Es ist einleuchtend, dass ein beliebiges Faserende (Fig. 5), welches im Halbkreis  $abd$  liegt und mit diesem allmähig vorrückt, während seines Wachstums eine Curve beschreibt, welche den vorrückenden Halbkreis in allen möglichen Lagen rechtwinklig schneidet. Eine solche Curve heisst in der Mathematik orthogonale Trajectorie. Construiert man dieselbe für verschiedene Punkte des Halbkreises, wie diess in Fig. 5 geschehen, so erhält man ein Bild, welches den Fasernverlauf in der ganzen Scheitelregion übersichtlich darstellt. Indem die Fasern in der Richtung der Curven weiter wachsen, entfernen sie sich allmähig, wie ein Blick auf die Figur zeigt, immer weiter von der Axe des Thallus; sie legen dabei in gleicher Zeit immer kürzere Wege zurück, bis sie endlich, nachdem sie die Seitenlinien  $ap$  oder  $bq$  erreicht haben, vollständig zu wachsen aufhören (wobei freilich die Annahme gemacht wird, dass der Thallus nicht mehr in die Dicke wachse). Demzufolge ist das Scheitelwachsthum der Fasern in der Mittellinie am lebhaftesten und nimmt gegen die beiden Seiten hin in demselben Verhältnisse ab, in welchem die Abstände zwischen den successiven Halbkreisen kleiner werden.

Da die trajectorischen Curven einen divergirenden Verlauf zeigen, so müssen die Fasern, um fortwährend ein interstitienloses Rindengewebe bilden zu können, sich nothwendig verästeln. Und zwar wird

diese Verästelung, wenn sie der Divergenz der Curven entspricht, um so lebhafter sein, je stärker diese letztere, in der Mitte also lebhafter, als in grösserer Entfernung von der Achse. Diese Folgerungen erweisen sich in der That als richtig; nur muss bezüglich der letzteren hinzugefügt werden, dass die Verästelung gewöhnlich einen höhern Grad erreicht, als es der divergirende Verlauf der Fasern nothwendig erfordern würde. Sie bedingt in diesem Falle eine Ausdehnung der Rindenschicht in tangentialer Richtung und in Folge dessen ein lebhafteres Scheitelwachsthum des Thallus, ein schnelleres Vorrücken des Halbkreises. Es ist sogar wahrscheinlich, dass dieser letztere Vorgang in vielen Fällen, namentlich wenn Mark und Rinde schon in der Thallusspitze scharf von einander geschieden sind, zum grösseren Theil durch die Verästelung, zum kleineren durch das Scheitelwachsthum der Fasern bedingt wird. Wie dem auch sei, die Faserenden erreichen auch in diesem Falle in annähernd orthogonal-trajectorischem Verlaufe die Seitenlinien  $ap$  und  $bq$ , so dass nach Verfluss einer gewissen Zeit die ganze Scheitelregion aus Fasern einer jüngern Generation besteht.

Die Regelmässigkeit des Faserverlaufes, wie sie die eben beschriebene Wachstumsweise mit sich bringt, wird schon frühzeitig durch die intercalaren Wachsthumerscheinungen, auf welchen die Längen- und Dickenzunahme des Thallus beruht, mehr oder weniger gestört. Diese letztere findet nämlich, wie bei dem vorgehenden Typus, durch wiederholte Verästelung der Fasern statt, wobei die jungen Aeste sich in den verschiedensten Richtungen zwischen die ältern Fasern einflechten. Es entsteht auf diese Weise ein

sehr unregelmässiges Geflecht, das auf Längs- und Querschnitten ungefähr gleich aussieht. Nur in der Rindenschicht von *Rocella* und im Marke von *Lichina* bleibt die vorherrschende Richtung der Fasern zeit- lebens die orthogonal-trajectorische.

Das intercalare Längenwachstum des Thallus (das Dickenwachstum ergibt sich unmittelbar aus der Vergleichung der Querschnitte) ist sowohl bei diesem, als bei dem vorhergehenden Typus in der Nähe der Scheitelregion am stärksten und sinkt in grösserer oder kleinerer Entfernung von derselben auf Null herunter, bei strauchartigen Flechten jedoch erst im Basaltheil älterer Exemplare. Was das Maass desselben betrifft, so gibt in vielen Fällen die Streckung der Markzellen (wenn nämlich diese letzteren in longitudinaler oder radialer Richtung verlaufen), in andern die Grösse gewisser Organe oder sonstiger Unebenheiten des Thallus (z. B. bei *Sticta* die Cyphellen, bei *Peltigera* die Maschen des Adernetzes auf der Lagerunterfläche, bei *Parmelia parietina* die Wölbung oder Runzelung des Thallus zwischen den durch die Haftfasern fixirten Punkten) einige Anhaltspunkte, welche wenigstens eine approximative Schätzung erlauben. Man gelangt auf diese Weise zu dem Schlusse, dass die Längenzunahme des Thallus oder bei Laub- und Krustenflechten die Ausdehnung in radialer Richtung zum weitaus grössern Theil auf intercalarem, zum kleinern auf Scheitelwachstum beruht.

Die Gonidien bilden sich auch bei diesem zweiten Typus in ziemlich konstanter Entfernung von der Oberfläche; sie treten gewöhnlich erst an der Stelle auf, wo die halbkreisförmige Krümmung des Scheitels in die geraden Seitenlinien, resp. in die obere Fläche des laubartigen Thallus, übergeht.

Ausser diesen beiden Wachstumstypen gibt es nur noch zahlreiche Uebergänge, bei welchen die Fasern im mittlern Theile des Thallus vorherrschend in der Längsrichtung, im peripherischen bogenförmig gegen die Oberfläche verlaufen, ohne jedoch diese letztere rechtwinklig zu treffen. Ueberdiess sind sie in der Regel so stark durch einander geflochten, dass sich bestimmte Wachstumsgesetze hier nicht mehr aufstellen lassen. Nur so viel ist einleuchtend, dass auch in diesem Falle die Thallusspitze oder der Thallusrand nach Verfluss einer gewissen Zeit aus Fasern einer jüngern Generation besteht. Es gehören hieher einige Arten von *Evernia*, *Cetraria*, *Cladonia* etc.

Ein dritter Typus, auf den ich hier noch in Kürze aufmerksam machen will, stellt sich den beiden erstgenannten gegenüber. Derselbe wird nicht, wie diese, durch den Verlauf der Fasern, sondern durch die eigenthümliche Art und Weise, wie der Aufbau des Lagers stattfindet, characterisirt. Bei den Flechten, welche als Repräsentanten dieses Typus zu betrachten sind, wie z. B. *Lecidea geographica*, *confervoides* Schaer., beobachtet man nämlich einen schwarzen, circa 1—2 Mm. breiten Saum, welcher den Thallusrand umgibt. Dieser Saum wird, wie die genauere Untersuchung zeigt, von strahlenförmig verlaufenden Zellfäden gebildet, welche sich dicht an die Unterlage anschmiegen (Fig. 16). Auf dem innern Theil desselben beobachtet man zahlreiche Schüppchen von verschiedener Grösse, welche offenbar durch Verästelung der Zellfäden entstanden sind. Sie zeigen, sobald sie mit blossem Auge sichtbar sind, die gewöhnliche Structur des Flechtenlagers, indem sie eine Rinden-, Mark- und Gonimonschicht unterscheiden

lassen. Zu den schon vorhandenen kommen fortwährend neue hinzu; durch intercalares und Marginalwachstum nehmen sie allmählig an Umfang zu, bis sie sich endlich allseitig berühren und so eine ununterbrochene Fläche bilden, die sich an den ältern Thallus anschliesst. Die ursprünglichen Schüppchen erscheinen dann als sogenannte Areolen, welche durch die dunkeln Berührungslinien von einander entfernt sind. \*) Das Eigenthümliche dieser Wachstumsweise besteht also darin, dass verhältnissmässig wenige Fasern, die sich strahlenförmig auf der Unterlage ausbreiten, einen Unterbau (subiculum) herstellen, auf welchem der Thallus aus ursprünglich isolirten Stücken, gleichsam mosaikartigen, zusammengesetzt wird.

### III. Das Absterben der oberen Rinde und der Gonidien.

Bei sehr vielen Laub- und Krustenflechten, bei letzteren wahrscheinlich ohne Ausnahme, stirbt die Rinde, nachdem sie ein gewisses Alter erreicht hat, von aussen nach innen allmählig ab. Der abgestorbene Theil bleibt in der Regel als helle, scheinbar homogene Masse auf der lebenskräftigen Rinde liegen, ist jedoch von dieser letzten (namentlich nach Zusatz von Jod, in welchem er sich unter keinen Umständen färbt) deutlich abgegrenzt. In andern Fällen dagegen

---

\*) Der sogenannte Thallus areolatus entsteht übrigens in der Mehrzahl der Fälle nicht auf diese Weise, sondern einfach dadurch, dass die Rindenschicht wegen der stärkern Ausdehnung des Markes zahlreiche Risse erhält und daher in kleine Felderchen getheilt wird, zwischen denen das lockere Markgewebe zum Vorschein kommt. So z. B. bei *Lecanora carphinea*, *chalybaea*, *oreina* und vielen andern.

wird er durch die atmosphärischen Einflüsse rasch zersetzt und entfernt.

Gleichzeitig erlischt auch in einem entsprechenden Theil der Gonidienschicht, welche sich bekanntlich unmittelbar an die Rinde anschliesst, die Lebensthätigkeit, so zwar, dass wenn z. B. die Rinde bis auf eine Tiefe von 10 Mik. abgestorben ist, auch die peripherischen grünen Zellen bis auf eine Entfernung von 10 Mik. von den äussern Grenzen der Gonidienschicht dieselbe Veränderung erlitten haben. Die absterbenden Gonidien lassen sich leicht an ihrem Inhalte erkennen, welcher allmähig immer mehr zusammenschrumpft und endlich vollständig verschwindet, so dass nur die Zellmembran, die dann meist in verschiedener Weise sich faltet, übrig bleibt.

Dieselbe Ursache, welche das Ableben der Gonidien zur Folge hat, bringt in dem lockeren Markgewebe, in welchem die absterbenden grünen Zellen liegen, gerade die entgegengesetzte Wirkung hervor. Die Fasern verästeln sich rasch, erscheinen daher immer dichter geflochten und bilden endlich ein interstitienloses Gewebe, welches mit der Rindenschicht verschmilzt und sich überhaupt nicht von ihr unterscheiden lässt. Die letztere erhält auf diese Weise fortwährend einen kleinen Zuwachs; was sie auf der äussern Seite verliert, wird ihr auf der innern gleichzeitig ersetzt, so dass sie zeitlebens ungefähr dieselbe Dicke behält.

Da das Absterben der Rinde allmähig immer weiter nach innen fortschreitet, so wird die Grenzlinie zwischen dem abgestorbenen und dem noch lebenskräftigen Theil früher oder später auch das aus dem Mark entstandene Rindengewebe erreichen. Von diesem

Zeitpunkte an muss daher die lebenskräftige Rinde in ihrer ganzen Dicke abgestorbene Gonidien enthalten. Auffallender Weise bemerkt man jedoch von diesen letztern auf Durchschnitten, die in Wasser, Kali oder Säuren liegen, überhaupt bei Anwendung der gewöhnlichsten Reagentien, keine Spur; sie treten erst deutlich hervor, wenn man das Präparat in Kali kocht, auswäscht und hierauf Jod in Jodkalium zusetzt. Die abgestorbenen Gonidien färben sich in diesem Falle blau oder blau-violett, während die Membran der Faserzellen farblos bleibt, der Zellinhalt dagegen eine braunrothe Färbung annimmt (Fig. 6. Vergl. die Erklärung der Abbildungen). — Die Vertheilung der abgestorbenen Gonidien in Rindengewebe liefert den Beweis, dass das letztere in vielen Fällen ein starkes intercalares Wachstum besitzt. Während die grünen Zellen der Gonimonschicht eine ununterbrochene grüne Zone oder wenigstens dichte Gruppen bilden, liegen die übrig bleibenden Membranen derselben in der Rinde weit aus einander und zwar, wie man namentlich bei Flechten mit dicker Rindenschicht beobachtet, um so weiter, je näher sie an der Oberfläche liegen. Offenbar kann diese Erscheinung nur durch die starke Verästlung der Rindenfasern erklärt werden.

Die Verluste, welche die Gonimonschicht durch das Absterben der Gonidien erleidet, werden durch Neubildung von grünen Zellen im angrenzenden Theil des Markes wieder ersetzt; die Markschicht selbst aber, deren oberflächlicher Theil fortwährend in Rindengewebe umgewandelt wird, zeigt ein so lebhaftes Dickenwachstum, dass sie trotz dieser Umwandlung allmählig an Mächtigkeit zunimmt.



#### IV. Die Gonidien.

Nachdem die Lagerung und das Absterben der Gonidien im Vorhergehenden besprochen worden, übrig mir noch, auf die Entwicklung und Vermehrung derselben genauer einzugehen. Die Gonidien entstehen durch seitliche Ausstülpung der Faserzellen, also genau in derselben Weise, wie die gewöhnlichen Verästlungen der Fasern. Diese Uebereinstimmung bleibt jedoch auf die ersten Entwicklungsstadien beschränkt. Sobald der junge Seitenspross durch eine Scheidewand von der Mutterzelle abgeschnürt worden, schwillt die Endzelle desselben kugelig an, erhält einen grünen Inhalt und wird so zum Gonidium (Fig. 7). Der kurze Stiel schnürt sich in der Regel ebenfalls ab und erscheint dann als selbstständige Zelle; er kann sogar durch wiederholte Theilung mehrzellig werden.

Die Vermehrung der Gonidien geschieht durch Theilung, nur bei *Roccella* durch Ausstülpung. Die Theilung findet in der Mehrzahl der Fälle, d. h. bei sämtlichen Flechten mit Ausnahme von *Lichina* und den *Collemaceen*, in der Weise statt, dass die erste Scheidewand durch den Anheftungspunkt der Mutterzelle geht und die zwei folgenden sich beiderseits unter rechten Winkeln an diese grosse ansetzen, so zwar, dass die vier Theilzellen tetraedrisch gestellt sind. Diese letztern theilen sich in der Regel wieder: es bilden sich auf diese Weise Gruppen von 8—20 und mehr Zellen, die noch längere Zeit von der Membran der Mutterzelle umschlossen bleiben. Die einzelnen Zellen werden unterdess allmählig grösser, nehmen Kugelform an und trennen sich endlich von einander. Wahrscheinlich bleiben sie auch nach der

Trennung noch theilungsfähig, doch ist es in der Regel nicht möglich, sich hievon durch directe Beobachtung zu überzeugen; sicher aber ist, dass sie noch einige Zeit zu wachsen fortfahren, bis sie die Grösse der Mutterzellen erreicht haben.

Gleichzeitig mit der Theilung der Gonidien findet zuweilen eine lebhaftere Verästlung der Stielzelle statt, wobei merkwürdiger Weise die gebildeten Aeste zwischen die Theilzellen hineindringen und sich im Innern der kugelförmigen Gruppe vielfach verzweigen (Fig. 8). Jede einzelne Zelle wird auf diese Weise von einer förmlichen Faserhülle umgeben, welche letztere, falls der Theilungsvorgang sich wiederholt, abermals Verästlungen zwischen die Tochterzellen hineinsendet u. s. f. So entstehen grössere oder kleinere Anhäufungen von grünen Zellen, von denen jede von einem mehr oder weniger dichten Fasergeflecht umschlossen wird. Nicht selten durchbrechen diese Anhäufungen die Rindenschicht und erscheinen dann als sogenannte Soredien auf der Oberfläche des Thallus. Zerreibt man dieselben mit dem Deckgläschen, so trennen sich die Gonidien gewöhnlich in der Weise von einander, dass jedes seine eigene Faserhülle behält, — eine Trennung, welche auch beim Verstäuben derselben stattfindet (Fig. 10.)

Die Soredien besitzen bekanntlich das Vermögen, das Individuum fortzupflanzen; sie entwickeln sich unter günstigen Bedingungen zu einem neuen Thallus. Bei diesem Vorgange sind indess bloss die Fasern, welche die grüne Zelle umschliessen, — nicht wie man bisher angenommen, diese letztere selbst — direct betheiligt. Es ist durchaus unrichtig, dass die Gonidien in dieser oder jener Weise in Faserzellen

auswachsen\*) und so den Aufbau eines Thallus oder Protohallus einleiten. — Ebenso wenig hängt die verschiedene Färbung der Soredien vom Inhalt der Gonidien ab; sie wird im Gegentheil durch die Natur des Fasergeflechtes oder durch kleine gefärbte Körperchen bedingt, die von den Fasern abgesondert werden.

Bei der Keimung der Soredien wird oft nur ein winziger Theil des gonidienführenden Fasergeflechtes, z. B. eine einzige grüne Zelle mit ihrer Faserhülle, zur Bildung der Thallusanlage verwendet. In andern Fällen, jedoch nur bei Laub- und Krustenflechten, ist es dagegen eine grössere, auf der Unterlage ausgebreitete Soredienmasse, die am Rande zu sprossen beginnt und damit „von der tiefern Bildungsstufe eines gonimischen Afterproductes sich zur höheren thallogischen Entwicklung erhebt.“

Was nun die oben erwähnten Ausnahmen betrifft: Lichina und die Collemaceen, so findet hier die ungeschlechtliche Fortpflanzung, wo überhaupt eine solche vorkommt, nicht durch Soredien, sondern durch Proliferationen statt, die sich vom Thallus ablösen. Die Theilung der Gonidien betreffend, müssen zwei wesentlich verschiedene Typen unterschieden werden,

---

\*) Ein solches Auswachsen »sich verbindender gonimischer Zellkugelchen in Faserzellen« will Körber (Grundriss der Kryptogamienkunde p. 77) bei den Collemaceen schon in seiner Abhandlung »über die individuelle Fortpflanzung der Flechten« (in Flora 1841) nachgewiesen haben. Er fügt hinzu, jetzt stehe diese Thatsache wohl für alle Flechten als unbestreitbar da. — Die Vertheidiger der Ansicht, dass sich Nostoc in ein Collema umwandeln könne, erklären bekanntlich diese Umwandlung durch die Verzweigung der grünen Zellen.

von denen der eine selbst wieder in drei kleinere Gruppen zerfällt. Bei den Gattungen *Omphalaria* und *Enchylium* bilden die Tochterzellen der Gonidien ebenfalls kugelförmige Gruppen, die von der gallertartigen Membran der Mutterzelle umschlossen sind. Die gegenseitige Lage der successiv auftretenden Scheidewände ist jedoch eine ganz andere, als im vorhergehenden Falle, und auch die Verästlung der Stielzelle findet in abweichender Weise statt. Nach dem Auftreten der ersten, durch den Anheftungspunct gehenden Scheidewand, die sich bald nachher gallertartig verdickt, gabelt sich nämlich die Stielzelle in der Weise, dass jede der beiden Tochterzellen auf einem Gabelzweig sitzt (Fig. 11, 12). Die beiden folgenden Scheidewände setzen sich auf beiden Seiten unter rechten Winkeln an die erste an, bilden also mit denselben ein Kreuz; sie gehen übrigens ebenfalls durch den Anheftungspunct der Stielzelle, d. h. der beiden Gabelzweige, liegen also in der ersten Gabelungsebene. Die beiden Stielzellen gabeln sich jetzt wieder und zwar mit Rücksicht auf die anstossenden Scheidewände in gleicher Weise, wie das erste Mal. Die zweite Gabelungsebene steht daher, da die successiven Scheidewände sich rechtwinklig schneiden, senkrecht auf der ersten (Fig. 13). So geht nun die Theilung weiter: jede folgende Scheidewand setzt sich rechtwinklig an die vorhergehende an, jede Gabelungsebene steht senkrecht auf der anstossenden Scheidewand (Fig. 14). Die Membranen der ältern Generationen dehnen sich unterdess immer mehr aus, erscheinen dabei immer undeutlicher conturirt und lassen sich endlich von der umgebenden Pulpa nicht mehr unterscheiden.

Die übrigen Collemaceen, Lichina mit inbegriffen, bilden vielgliederige Gonidienketten oder Gonidien-schnüre, indem die Theilung immer in derselben Richtung stattfindet. Bei der Mehrzahl der Gattungen sind diese Schnüre nostoc-artig; mit einzelnen grössern farblosen Zellen, die sich leicht von den benachbarten ablösen; bei Lichina dagegen bestehen sie aus gleichwerthigen Gliedern (Fig. 17), von denen die ältern, nachdem sie eine gewisse Breite erlangt haben, sich oft durch Längswände theilen. Die übrigen Gattungen endlich (Arnoldia, Lempholemma) sind dadurch characterisirt, dass die Gonidien-schnüre aus ursprünglich gleichwerthigen Gliedern bestehen, die sich nie durch Längswände theilen; dass jedoch einzelne Glieder, welche durch Copulation mit Faserästen in Verbindung treten (Fig. 15 a), sich in eigenthümlicher Weise ausbilden. Sie erreichen eine viel beträchtlichere Grösse, nehmen Kugelform an, erhalten eine deutliche, von der umgebenden Gallerte scharf abgegrenzte Membran (Fig. 15, b c); dabei schrumpft der Inhalt allmählig zusammen und verschwindet endlich ganz. Im ausgebildeten Zustande erscheinen sie daher als farblose, ziemlich dickwandige Zellen (Fig. 15, d), welche auf mehr oder weniger verlängerten Stielen (den durch Copulation damit verschmolzenen Faserästen) stehen.\*)

---

\*) Die Gallertflechten zerfallen also mit Rücksicht auf das Verhalten der Gonidien in folgende Gruppen:

- 1) Gonidienketten mit Quer- und Längstheilung: Lichina.
- 2) Gonidienketten mit Copulationszellen: Arnoldia, Lemphömma.
- 3) Gonidienketten mit einzelnen grössern Zellen, wie bei Nostoc: Collema.
- 4) Gonidienkugeln mit dichotomisch verzweigtem Stiele: Omphalaria, Enchylum.

## V. Der Hypothallus.

Der Hypothallus oder Protothallus spielt bekanntlich in den lichenologischen Werken der ältern und neuern Zeit eine grosse Rolle, insbesondere bei den krustenartigen Flechten. Man pflegt ihn als das erste Product der keimenden Pflanze, als die vorgebildete Unterlage zu betrachten, auf welcher der Thallus sich aufbauen und welche in vielen Fällen auch die Apothecien erzeugen soll. Diese Anschauungsweise steht indess mit der Wirklichkeit im Widerspruche. Nur die oben erwähnten Lecideen, bei denen die Lagerkruste gleichsam mosaikartig zusammengesetzt wird, besitzen einen Protothallus in dem angegebenen Sinne des Wortes. Bei sämtlichen übrigen Flechten dagegen sind es morphologisch durchaus verschiedene und in keinem Falle praexistirende Gebilde, für welche diese Bezeichnung gebräuchlich ist, so z. B. bei *Pannaria plumbea*, *Endocarpon pusillum* und manchen anderen mit allseitiger Umrindung, die aus der untern Rinde hervorsprossenden, zu einem schwammigen Gewebe verflochtenen Fasern, folglich Bildungen, welche in jeder Beziehung mit den Filzfasern der Lagerunterfläche von *Sticta*, *Nephroma*, *Collema* übereinstimmen; bei einigen Krustenflechten mit deutlich abgegrenzter Markschiicht (die Grenze wird nach unten durch ein dichtes, braun gefärbtes Fasergewebe gebildet) einzelne Markfasern, welche in gleicher Weise über diese Grenze hinauswachsen; bei den übrigen Krustenflechten bald das ganze Mark unterhalb der Gonidienzone, bald auch der peripherische Theil des Thallus selbst, insofern derselbe durch verschiedene Färbung sich auszeichnet; bei den *Cladoniaceen* endlich (nach

Körper) die kleinen Lagerschüppchen, aus welchen die Podetien hervorbrechen.

Ich will hier darauf verzichten, die Richtigkeit dieser Angaben an einzelnen Beispielen nachzuweisen, da diess ohne die erforderlichen Abbildungen doch nur in sehr mangelhafter Weise geschehen könnte. Es mag genügen, hier vorläufig auf die Unwissenschaftlichkeit einer Beziehungsweise, bei welcher durchaus verschiedene Dinge mit demselben Namen, analoge dagegen mit verschiedenen Namen belegt werden, aufmerksam gemacht zu haben.

#### Erklärung der Abbildungen.

(Die Vergrößerung wurde der Nummer der Figur in ( ) beigesetzt.)

Fig. 1 (30). Querschnitt durch den Thallus von *Usnea*. Die Rinde erscheint als heller Ring von ziemlich gleichmässiger Dicke; innerhalb derselben liegt die dunkel gehaltene Gonidienzone, im Centrum der solide Markstrang, umgeben von lockerem Fasergeflecht.

» 2 (35). Querschnitt durch einen Lappen von *Lecanora frustulosa* Deeks. Verhält sich wie die Mehrzahl der laubartigen Flechten: Thallus allseitig umrandet, mit einseitiger Gonidienlage.

» 3 (50). Durchschnitt durch eine typische Krustenflechte z. B. *Lecidea*. *Urceolaria* etc.) Der Thallus ist nur auf der obern Seite berindet.

» 4 (500). Längsschnitt durch das Thallusende von *Bryopogon jubatus* L. Die Fasern verlaufen unter sich und mit der Längsaxe parallel; die Gonidien treten im mittlern Theil des Thallus auf.

» 5 (200). Schematisirter Durchschnitt durch die Thallusspitze einer strauchartigen Flechte mit orthogonal-trajecto-

rischem Faserverlauf. Die ausgezogenen Linien bezeichnen die successiven Lagen des Tsallusrandes während seines Wachstums, die punctirten die orthogonalen Trajectorien, welche die Faserenden beschreiben. Die Gonidien, im Querschnitt eine kreisförmige Zone bildend, erschienen hier in zwei symmetrische Reihen geordnet. — Denkt man sich die Figur liegend und die Gonidien nur auf der oberen Seite, so gilt sie auch für laub- und krustenartige Flechten, die zu dem nämlichen Typus gehören.

- Fig. 6 (350). Durchschnitt durch die ältere Rinde und den oberen Theil der Gonidienschicht von *Lecidea atrobrunnea*, in Kali gekocht, ausgewaschen und mit Jod in Jodkalium behandelt. Die Membranen der abgestorbenen Gonidien, welche in der ganzen Dicke der Rinde zerstreut sind, färben sich bei dieser Behandlung blau oder violett-blau, während die Fasermembran vollkommen farblos bleibt und der Zellinhalt die bekannte braunrothe Färbung annimmt. *a* die abgestorbene Rinde, *b* die lebenskräftige Rinde, beide mit abgestorbenen Gonidien; *c* die lebenden Gonidien.
- „ 7 (700). Ein Faserstück mit einem Gonidium, letzteres auf einem einzelligen Stiele sitzend. Mit Jodtinctur behandelt.
- „ 8 (700). Eine Gonidiengruppe von 8 Zellen, nach Zusatz von Jodtinctur. Die Verästelungen der Stielzelle sind bereits zwischen die einzelnen Gonidien eingedrungen. Die zwei Zellen rechts waren ursprünglich nach unten umgeschlagen und mit den drei Zellen links in Berührung.
- „ 9 (700). Ein Gonidium, das sich in neun Zellen getheilt hat, etwas platt gedrückt. *a* von der Seite, *b* von der Fläche gesehen.
- „ 10 (600). Ein einzelnes Soredium, d. h. eine grüne Zelle mit einer dichtfilzigen (durch Verästelung der Stielzelle entstandene) Faserhülle, bei mittlerer Einstellung. Aehnliche Soredien beobachtet man bei *Usnea*, *Evernia prunastri*, *Cladonia*, *Parmelia parietina* u. a.



- Fig. 11 (700). Ein in zwei Tochterzellen getheiltes Gonidium von *Omphalaria Girardi* Dur. et Montagne.
- » 12 (700). Ein in zwei Zellen getheiltes Gonidium von der nämlichen Pflanze. Die Membranen der Mutterzelle und der beiden Tochterzellen sind gallertartig verdickt, daher schwach conturirt. Die Stielzelle hat sich dichotomisch verzweigt.
- » 13 und 14 (700). Gonidienkugeln der nämlichen Pflanze, die eine aus vier, die andere aus acht Zellen bestehend, beide umschlossen von der gallertartigen Membran der Mutterzelle. Der Stiel hat sich wiederholt dichotomisch verzweigt. — Ebenso verhalten sich *Omphalaria decipiens* Mass., *Enchylium corynophorum* Mass., *Omphalaria pulvinata* Nyl.
- » 15 (700). Gonidienkette von *Arnoldia cyathodes* Mass., nach Zusatz von Jodtinctur. *a* eine Zelle, die sich eben mit einem kurzen Faserast copulirt hat; *b* eine zweite, die bereits eine schwach conturirte Membran besitzt; *c* eine dritte mit deutlicher, doppelt conturirter Membran und unverändertem Inhalt, *d* eine vierte, deren Inhalt fast ganz verschwunden ist. — Ebenso verhält sich *Lemphollemma compactum* Kbr.
- » 16 (18). Flächenansicht des Thallusrandes von *Lecidea confervoides*. Der schwarze Saum besteht aus vielfach anastomosirenden Fasern und Faserbündeln; auf diesen entstehen die kleinen berindeten Schüppchen, welche später zu einem gefelderten Lager verschmelzen.
- » 17 (500). Eine Gonidienkette von *Lichina pygmaea*. Alle Glieder sind gleichwerthig; die ältern (hier ein einziger) theilen sich häufig durch Längswände.
- » 18 (400). Zwei Faserstücke aus dem Markstrang von *Usnea* (oder aus der Rinde von *Bryopogon*), mit Jodtinctur behandelt. Die Umrisse der Fasermembran sind weggelassen. *a* aus der Scheitelregion, mit kurzen Zellen; *b* aus dem ältern Marke mit langgestreckten Zellen.

