

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 41 (1932)
Heft: 2

Artikel: Die Spezifität der Flechtengonidien : alte und neue Probleme
Autor: Frey, Eduard
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-27751>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 05.05.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Die Spezifität der Flechtengonidien.

Alte und neue Probleme.

Von *Eduard Frey* (Bern).

Eingegangen am 12. Juli 1932.

Die Einwände gegen die Lehre vom *Dualismus der Flechten* sind immer noch nicht ganz verstummt. Es bereitet noch heute vielen unvoreingenommenen Naturfreunden und nicht speziell lichenologisch geschulten Naturwissenschaftlern einige Mühe, zu verstehen, dass alle Flechten, auch die hochorganisierten Blatt- und Strauchflechten, Doppelorganismen sein sollen, zusammengesetzt aus einem Pilz und einer Alge. Schröter sagt in seinem « Pflanzenleben der Alpen » von den Steinflechten der höchsten Alpengipfel: « Man bedenke, Algen, die Kinder des Wassers und Pilze, die Erzeugnisse der Feuchtigkeit und Dunkelheit, treten zusammen zu einem Doppelwesen, das in der grellen Alpensonne an kahler Felswand der gewaltigen Verdunstung preisgegeben ist! » Damit hebt er hervor, dass im Reich der Flechten ganz neue biotische und ökologische Lebensformen sich gebildet haben. In der Tat stellen die meisten höher entwickelten Flechten schon habituell ganz neue Formen dar, die sich physiologisch ganz anders verhalten als die nächstverwandten Pilze für sich allein. So kann man nur schwer verstehen, dass sie aus Algen und Pilzen zusammengesetzt sein sollen, die einzeln so verschiedene Ansprüche an die Umwelt machen.

Mit Tobler (1925, S. 205) wollen wir betonen, dass die Symbiose der Flechten von allen anderen Symbiosen des Pflanzen- und Tierreiches durch folgende Punkte sich unterscheidet:

1. Stoffwechsel eigener Art,
2. höchste Ausprägung morphologischer Richtung eigener Art, Bildung eines bezeichnenden Typus,
3. eigene Vermehrungsweise durch beide Teile in Gemeinschaft.

Die Einwände gegen die Schwendener-Bornetsche Theorie von der Doppelnatur der Flechten, die eigentlich von De Bary erstmals begründet worden ist, stammen aber nicht nur aus Laienkreisen. In einer Arbeit aus dem Jahr 1931 sucht Elfving seine schon früher (1913) begonnenen Einwände weiter zu bekräftigen. Er glaubt, mit seinen Untersuchungen die alte Lehre von der Einheitlichkeit der Flechten zu stützen. Seine Einwände sind um so weniger zu übersehen, weil er in seiner ersten Arbeit (1913) eine übersichtliche historische Darstellung der Untersuchungen über die Flechtengonidien gibt und dabei alle Argumente zur Stützung der Schwendener-

sehen Theorien eingehend diskutiert. Zudem war es gerade ein Schüler Elfving's, Wärén, der mit den damals sorgfältigsten Methoden die Flechtengonidien nach dem Beispiel von Chodat in Reinkulturen gezüchtet hat (1920). Wenn nun Elfving nach diesen schönen Resultaten Wärén's nochmals auf seine Einwände von 1913 zurückkommt, so kann man dieselben nicht mit Stillschweigen übergehen.

Elfving stützt sich aber bei seinen Untersuchungen nur auf Ergebnisse, die er durch Vergleich verschiedener, allerdings sorgfältig hergestellter und gut reproduzierter Mikrotomschnitte gewonnen hat. Er hat dagegen in keinem einzigen Fall die Entwicklung der Gonidien in der Kultur verfolgt. Die von ihm verglichenen Figuren lassen sich ebensogut im entgegengesetzten Sinne deuten. Man vergleiche z. B. die Figuren 21-27, Taf. I (Elfving, 1913). Was er hier als im Entstehen begriffene Gonidien betrachtet, lässt sich ebenso leicht als degenerierende Gonidien auffassen. Solche ausbleichende Gonidien sind in gewissen Flechten derart häufig, dass sie, mit den Hyphen verleimt und verwachsend, ziemlich dicke Rinden bilden können. Es sind dies jene Rindengebilde, die zum Teil von Bachmann den bezeichnenden Namen Nekralgewebe erhielten. In solchen Nekralgeweben verwachsen die aus den Hyphen entstandenen Zellen mit ihren Wänden so dicht mit den Membranen der absterbenden Gonidien, dass man oft Mühe hat, zu entscheiden, welche Komponente des Konsortiums bei der Rindenbildung mehr beteiligt gewesen ist. Diese Rindenbildungen kommen nicht nur bei endolithischen Flechten vor, bei welchen sie Bachmann erstmals als Epi- und Hyponekralschichten bezeichnete, sondern sie finden sich auch bei epilithischen Krustenflechten und sogar bei höheren Flechten. Besonders mächtig entwickelt sind sie bei *Lecanora (Placodium) versicolor* (= *L. muralis* var.) und Verwandten, wie *L. adriatica*, *L. pruinosa* usw.

Tobler (1925, S. 193) hat ungefähr dieselben Einwände gegen Elfving's Vergleiche anatomischer Bilder angebracht und zudem die unüberwindlichen Schwierigkeiten dargetan, die sich zeigen, wenn man das ganz andere physiologische Verhalten und den verschiedenen Chemismus der Pilzhypen und der Gonidien genetisch miteinander in Beziehung bringen will.¹

Was aber bei den Arbeiten Elfving's vor allem auffällt, ist nicht das, was er aus seinen Figuren zu schliessen wagt, sondern was er *nicht* sagt, *was er verschweigt*. Er erwähnt und diskutiert mit keinem Wort die vielen Flechten, die auf der Grenze zwischen den richtig organisierten Flechten und den rein parasitischen Pilzen stehen, oder bei denen ein sonst saprophytisch lebender Pilz ausnahmsweise

¹ Vgl. Tobler, F., in *Hedwigia* 72: 68—74 (1932).

mit einer Alge in Symbiose tritt. Er berücksichtigt nicht die vielen auf Flechten parasitierenden Pilze, die als Parasymbionten oder als reine Parasiten auftreten können, er verschweigt, dass so viele Pilze früher als Flechten beschrieben worden sind, weil man sie gelegentlich « in Symbiose mit Algen » getroffen hat.

Doch geht aus Elfving's Darstellungen hervor, dass er diese Tatsachen nicht absichtlich verschweigt, um seine Darstellungen überzeugender anzubringen. Als Untersuchungsobjekte hat er gerade solche ausgewählt, die zum Teil problematischer sind als viele andere, z. B. *Ephebe pubescens* Fr., von welcher Elfving auf seiner Tabelle IV (1913) sehr schöne Figuren gibt.

Ephebe pubescens besiedelt zeitweise berieselte Silikatfelsen mit ihren schwärzlich blau-grünen Rasen in dichtem Filz. Die Gonidie ist eine *Stigonemacee*. Schon Schwendener (1869, 13) hat angenommen, « dass die besprochenen Faserzellen einem Pilze angehören, der die *Sirosiphon*- (= *Stigonema*) Kolonien in einem noch jugendlichen Stadium überfallen hat ». Elfving äussert dagegen die Ansicht: « dass *Ephebe* durch Einwachsen von Pilzfäden in *Stigonema* entstünde, ist nie beobachtet, nur theoretisch gefolgert worden ». Er suchte in den *Epheberasen* nach jüngsten Zuständen und fand kleinere und grössere Körner, die ein bis mehrere blaugrüne *Cyanophyceenzellen* einschlossen. Von diesen glaubt er nun annehmen zu können, dass es Thallusanfänge seien, die zuerst nur aus Pilzzellen bestünden und selber die Gonidien entwickelten. Nach meinen Beobachtungen und Vermutungen können dies aber ebensogut abgefallene Brutkörner, Bruchstücke der fertigen Thallusäste sein, welche sowohl Pilz- als Algenfragmente einschliessen. Es ist eine Eigentümlichkeit von *Ephebe pubescens*, wie von zahlreichen anderen Flechten, dass das Rindenflecht oder -gewebe im Alter höckerig wird und zur Ablösung schreitet. Solche Ablösungserscheinungen habe ich (1929) bei den *Umbilicariaceen* beschrieben. Die Thallusfragmente können klein sein und nur Pilzzellen enthalten oder grösser sein und dann auch Gonidien einschliessen. Von den auf Tab. IV (Elfving l. c.) dargestellten « Brutkörnern », Fig. 9 a, 9 b, 10—11, 7 a, b usw. kann man sich ebenso gut denken, dass es abgelöste Rindenfragmente sind, die Gonidien eingefangen haben. Man braucht solche abfallende Fragmente noch nicht als Soredien zu bezeichnen, eher sind es isidiöse Knospungen.

Es ist aber nicht nötig, dass *Ephebe pubescens* in allen Fällen aus solchen Brutkörnern entsteht. Wie ich schon 1922 (S. 88) beschrieben habe, kann man im Freien gut erkennen, wie sich der *Ephebepilz* in den *Stigonemarasen* einnistet. Die meist rundlichen *Epheberasen* lassen sich schon makroskopisch durch einen leicht bräunlichen Farbton von den umliegenden reinen *Stigonemarasen* unterscheiden. Entnimmt man aus der Randzone solche Rasenstücke, so

erkennt man, wie teilweise die *Stigonemarasen* allein wachsen, innerhalb der bräunlichen Rasen aber vom Pilz « befallen » sind, wo sich zum Teil auch die Fruchtkörper gut entwickelt vorfinden.

Ähnlich vollzieht sich auch bei den *Gyalectaceen* die *Synthese am natürlichen Standort*. Man kann nicht selten die rötlichen *Trentepohlia*-rasen im reinen Zustand und daneben die voll entwickelte *Gyalecta cupularis* beobachten. Umgekehrt ragen oft an den Rändern der *Gyalecta*-früchte vereinzelt *Trentepohlia*-fäden heraus, wie es z. B. in Fig. 61 Z a h l b r. 1907 dargestellt ist (nach R e i n k e).

Eigentümlich ist die Darstellung E l f v i n g s über die Entwicklung der Cephalodien von *Nephroma arcticum*. Er nimmt an, dass seine Beobachtungen beweisend genug seien, um zu behaupten, dass die *Cephalodiengonidien aus den Hyphen hervorgingen* und gibt zum Beweis für seine Behauptungen Mikrophotographien, die aber weniger überzeugen als die Zeichnungen der übrigen Tafeln. Es fällt z. B. auf, dass die zu Cephalodienalgen ergrünenden Zellen meist am Rand der Gonidienkomplexe liegen, wo man sich, wie früher betont, ebenso leicht eine Degeneration der Gonidien vorstellen kann. Und gerade bei diesem Beispiel ist eigentümlich, wie E l f v i n g von der *Bildung der Normalgonidien* ganz schweigt.

Die Behauptung : *Gewisse Algen sind die Abkömmlinge von Flechten*, ist die Quintessenz von E l f v i n g s Arbeit. Nun ist es aber doch für die Flechten mit Cephalodien am schwersten vorstellbar, wie man sich die Algen als Abkömmlinge der Flechtenpilze denken soll.

Also müsste z. B. ein *Stereocaulon* imstande sein, aus den Hyphen seiner Phyllocladien eine *Cystococcus*-art zu erzeugen und gleichzeitig aus den Hyphen seiner Cephalodien irgendeine *Nostoc*- oder *Stigonema*-art. *Stereocaulon grande* und *St. paschale* müssten es sogar fertig bringen, aus ihren Hyphen drei ganz verschiedene Algentypen zu produzieren : nämlich aus ihren Phyllocladien *Cystococcus sp.*, aus den einen Cephalodien einen *Nostoc* und aus andern Cephalodien eine *Stigonema sp.* Wieviel eher ist wohl die Erklärung zutreffend, dass der Pilz von *Stereocaulon paschale* mit *Cystococcus* die normalen Phyllocladien seiner Podetien bildet, mit *Nostoc* und *Stigonema* die zwei Cephalodientypen.

Es ist wohl von vornherein unwahrscheinlich, dass sich aus einem saprophytisch oder *parasitisch* lebenden Pilz *autotrophe*, chlorophyllhaltige Algen entwickeln sollen. Die Abstammung der nicht selbständig sich ernährenden Pilze von den Algen ist umgekehrt viel wahrscheinlicher. Die meisten Flechtenpilze sind ziemlich hoch organisierte Sippen mit einer hochgradigen Reduktion gewisser Lebensgewohnheiten, vor allem des Sexuallebens, so dass man sich nicht recht vorstellen kann, *wie aus solchen Spezialisten verhältnismässig einfach organisierte, autotrophe Algen sich entwickeln sollen*. Und wenn dann

gar noch aus solchen Pilzzellen zwei so verschiedene Algen entstehen sollen, erstens eine *Chlorophyce* mit einem ganz normalen Kern, mit gut gebautem Chromatophor und Pyrenoid, und als *zweite Alge* eine *Cyanophyce* mit einer ganz verschiedenen Zellorganisation, dann können wir solche Vorstellungen höchstens als unwahrscheinliche und nicht nur als kühne Hypothesen bezeichnen.

Falls wir noch im Reich der phylogenetischen Spekulationen bleiben wollen, so müssten wir auf die Eigenart hinweisen, dass hauptsächlich nur zwei Pilzgruppen, die *Pyrenomyceten* und die *Diskomyceten*, Flechten bilden. Wenn aber die Flechtenpilze die Fähigkeit hätten, Algen zu entwickeln, wie von *Elfvig* angenommen wird, so wäre nicht recht einzusehen, warum nur diese hoch organisierten Gruppen und nicht eher noch primitivere Pilze von Natur aus diese Fähigkeit besitzen sollten.

In diesem Zusammenhang sei betont, dass in den meisten Lehrbüchern der *Gegensatz zwischen hoch und niedrig organisierten Flechten* viel zu wenig hervorgehoben wird. Als *niedrig organisierte, primitive Flechten* sind vor allem solche zu bezeichnen, die *keine vorherrschend funktionierenden konsortialen Vermehrungs- und Verbreitungseinrichtungen* besitzen.

Als *konsortiale Vermehrungseinrichtungen* (vgl. *Frey* 1930, S. XXVIII), sind bei den *Diskomycetenflechten* die *Soredien*, bei den *Pyrenomycetenflechten* die *Hymenialgonidien* zu bezeichnen. Sie fehlen vor allem bei jenen Flechten, bei denen die Alge das formbestimmende Element ist, so bei *Ephebe*, *Rhacodium*, *Coenogonium* u. a. *Soredien* kennt man hier nicht, auch die Vermehrung durch Bruchstücke ist wahrscheinlich nicht so häufig wie bei vielen andern Flechten. Beide Kommensualen müssen sich also unabhängig voneinander vermehren und immer wieder die Synthese vollziehen (vergleiche das oben über *Ephebe* Gesagte, S. 182).

Die schon im Vorwort erwähnte Arbeit von *Schade* (1932) enthält gewisse biologische Angaben über *Rhacodium rupestre* und *Coenogonium nigrum*, die in unserem Zusammenhang sehr interessant sind. *Schade* hat *Rhacodium rupestre* in einer feuchten Kammer während 6—7 Wochen kultiviert. Dabei zeigte sich (Abb. 2—7, S. 424), dass bald die Alge, bald die Pilzhyphen stärker wuchsen, dass die Pilzhyphen andere Substrate suchten und auch gelegentlich diese umfassten, so auch bei *Coenogonium* (Abb. 13—14, S. 428 l. c.). Die zwei Flechten zeigen besonders schön, wie die Kommensualen eine verhältnismässig lockere Verbindung eingegangen sind und beide noch eine gewisse Unabhängigkeit bewahrt haben.

Bedenken wir ferner, dass bei den meisten Flechten die hypothalinalischen Hyphen wahrscheinlich rein saprophytisch leben, die Geflechtteile um die Gonidienzone herum dagegen zum guten Teil sicher para-

sitisch sich verhalten, so zeigt sich auch hierin eine gewisse gegenseitige Unabhängigkeit, vor allem eine teilweise Unabhängigkeit des Pilzes.

Doch vollziehen auch solche Flechten die Synthese, bei denen der Pilz die Form des Konsortiums bestimmen hilft. Bei *Rhizocarpon geographicum* konnte mehrfach (Beckmann 1907, Frey 1922) festgestellt werden, dass die Protothalli eine ziemliche Grösse erreichen können, bevor sie Gonidien umspinnen und zur Areolenbildung schreiten. Es sei allerdings zugegeben, dass Elfvig dieser Behauptung entgegenhalten könnte, der *Rhizocarpon*-pilz habe es nicht nötig, auf die in den Sickerwasserstreifen herbeigeschwemmten Algen zu warten, um die gonidienführenden Areolen zu bilden, er könne die Gonidien aus sich heraus erzeugen.

Nun hat aber kürzlich Werner (1931) schöne Beobachtungen veröffentlicht, die einwandfrei zeigen, dass gewisse Flechten in der Natur die Synthese vollziehen, sogar solche, die nebenbei *Soredien entwickeln* und somit dieses zuverlässigere Mittel haben, um ihre Existenz zu sichern. Werner hat an *Caloplaca vitellinula* Oliv. und *Lecania cyrtella* Wain. beobachtet, wie die Sporen keimten und wie die auskeimenden Hyphen die Gonidien einfingen. Er untersuchte diese Flechten in ihren allerersten Stadien auf Blättern von *Opuntien* und *Agaven*. Dieses Vorkommen hat den grossen Vorteil, dass sich die jungen Flechtenkeime mitsamt der Unterlage fixieren, in Paraffin einbetten und genau untersuchen lassen. Man wird ja kaum so rigoros sein und auch solche Beobachtungen nicht als beweisend genug betrachten wollen.¹

Werners Beobachtungen haben eine nahezu ähnliche Bedeutung wie die Stahlschen Versuche, auf die wir später zu sprechen kommen.

Die Beobachtungen an *Umbilicarien* (Frey 1929, S. 235) scheinen ebenfalls die Synthese zu verlangen. Wenn an den unterseitigen Rhizinen dieser Blattflechten (l. c. S. 233, Fig. i—l, S. 237, Fig. 8 a—i), deren Enden weit von der Gonidienzone weg liegen, terminale Knospen

¹ Eigentümlicherweise erwähnt Werner dieses Ergebnis in seinem Résumé nicht. Gerade die Tatsache, dass er die aus Sporen keimenden Hyphen sich mit den Gonidien vereinigen und zu grösseren Thalli entwickeln sieht, ist das Hauptresultat seiner Untersuchungen. In seinen weiteren Schlussfolgerungen werden ihm nicht alle Lichenologen ohne weiteres zustimmen. Seine Definition des Protothallus bedeutet gegenüber Zukal (1895) und Nienburg (1920, S. 35) einen Rückschritt. Als Protothallus müssen wir den jungen saprophytisch lebenden Flechtenpilz betrachten, der noch keine Gonidien eingefangen hat. Ob sich die Einteilung Werners von der Entwicklung des Thallus in Primärthallus und Sekundärthallus in allen Fällen so schematisch durchführen lässt, bleibt zu untersuchen. Ferner wird man ihm auch nicht beipflichten können, wenn er *Lecania cyrtella* und *Caloplaca vitellinula* als homoeomerische Flechten betrachtet.

auftreten, in welchen sich zuerst nur einzelne und später mehr Gonidien einfinden und welche sich zu fertigen Thalli entwickeln können, so müssen doch wohl diese Gonidien auf irgendeine Weise von aussen hergekommen sein. Die Knospen sind also synthetisch entstanden.

Nun gibt es freilich viele Flechten, die sich stets nur durch Soredien vermehren, die diese Vermehrungs- und Verbreitungsart vielleicht seit Jahrmillionen als einzige ausgeübt haben. Von ihnen versteht man am wenigsten, dass sie nicht immer einheitliche Lebewesen gewesen sind. Man versteht es auch aus dem Grunde um so schwerer, weil man Mühe hat, ihre Gonidien als freilebende Algen zu finden.

Es scheint zwar, als ob die *Trentepohlien* (= *Chroolepideen*), die Gonidien der rindenbewohnenden *Graphideen*, hier eine Ausnahme machen, dass ähnlich wie bei *Gyalecta cupularis* die Gonidie als freilebende Alge sich häufig findet. Durch Reinkulturen müssen allerdings diese Beobachtungen noch auf ihre Richtigkeit nachgeprüft werden. Molisch (1925) hat behauptet, dass die Alge *Mycoidea parasitica* in Japan freilebend sehr häufig vorkommt, dagegen fehle hier die spezifisch dazu gehörende *Strigula*-flechte, welche in Indien häufig diese *Mycoidea* als Gonidie einschliesse. Auch in diesem Fall könnte nur die Reinkultur entscheiden, ob die japanische Alge wirklich dieselbe ist, wie die Gonidie der *Strigula* in Indien.

Bis jetzt ist z. B. die häufige Rindenalge *Pleurococcus Naegeli* nach Chodat (1930, S. 233) und Jaag (mündlich) bei uns noch in keiner einzigen Rindenflechte nachgewiesen worden.

Für die hoch organisierten Blatt- und Strauchflechten ist es nicht nur sehr wahrscheinlich, sondern in den meisten Fällen sicher, dass sie sich nur noch *konsortial und vegetativ* vermehren und also *nie mehr die Synthese vollziehen* müssen. Aber auch hier ist zur Erklärung die Elfving'sche Hypothese nicht notwendig. In diesen phylogenetisch alten Typen haben sich die Gonidien so sehr *als Heloten* dem Flechtenpilz verschrieben, dass sie kaum mehr anders als so leben können und nur ausnahms- und zeitweise als freilebende Alge irgendwo vegetieren.

Trotzdem ist der vereinzelte Fall möglich, dass Gonidien wieder frei werden und allein weiter leben, so wie sich die Flechtengonidien in den Reinkulturen lange Zeit weiterkultivieren und öfters von einem Nährmedium auf ein anderes weiterimpfen lassen.

Chodat (1930, S. 236) hat festgestellt, dass in reinen Linien plötzlich konstant bleibende echte Mutationen auftreten können. Solche Mutationen sind wahrscheinlich unter dem selektiven Einfluss des Flechtenpilzes entstanden und werden in den meisten Fällen eher zur Entstehung neuer Kleinarten von Flechten Anlass geben. Trotzdem ist es nicht ausgeschlossen, dass gerade diese Mutanten zufällig wieder an gewissen Standorten mit andern, freilebenden Algen den Konkurrenzkampf aufnehmen können.

Wenn dies aber im allgemeinen sehr selten vorkommt, so ist das sicher recht natürlich. Denn der allgegenwärtige *Pleurococcus Naegeli* hat eine bedeutend grössere Vitalität als all die gelegentlich frei werdenden Flechtengonidien, welche als Heloten ihre Lebenskraft, die sie zu selbständigem Leben befähigt, fast ganz verloren haben dürften.

Wir brauchen nicht mit Elfving anzunehmen, dass die Ontogenese dieser Gonidien in einer Flechtenpilzhyphe begonnen habe, sondern *ihre Vorfahren waren einmal freie Algen, lebten dann eine Zeitlang als Flechtengonidien und befreiten sich im Verlauf ihrer Stammesgeschichte aus dem Joch des Helotentums.*

Die Tatsache, dass man bis jetzt in Reinkulturen von Flechtenpilzen immer nur Missgeburten von Flechtenformen erhalten hat, ist eigentlich eher ein Beweis gegen die Einheitlichkeit. Die Flechtenpilze bilden fast immer Lacunen, in denen man die Gonidiennester erwarten müsste. Es ist aber noch nie vorgekommen, dass sich in solchen Kulturen Gonidien aus den Flechtenhyphen entwickelt haben, wie es Elfving für möglich hält. Gerade das Vorhandensein der Höhlungen im Hyphengeflecht kann so gedeutet werden, dass der Pilz eben auf die Gonidien angewiesen ist, gleichsam auf sie wartet, und dass er ohne sie nicht imstande ist, die lichinöse Lebensform zu bilden.

Ist eigentlich der Beweis für die Doppelnatur der Flechten nicht schon im Experiment geleistet worden?

Stahl (1877) hat die Sporen von *Dermatocarpon pusillum* mit den *Hymenialgonidien* der gleichen Flechte innerhalb eines Jahres zu Thalli herangezogen, welche wenigstens Pykniden bildeten. Zudem gelang es ihm, die Sporen einer zweiten Flechte *Thelidium minutulum* Körb. (= *Th. acrotellum* Arn.) mit der Gonidie von *Dermatocarpon pusillum* bis zur Peritheciumbildung zu kultivieren. Stahl hatte das Glück, zwei nahe verwandte Arten miteinander zu finden, die offenbar auch in der Natur sich der gleichen Gonidie als Symbionten zu bedienen pflegen und aus diesem Grunde fast immer verassoziiert auftreten. Er hatte auch die glückliche Idee, eine Flechte mit Hymenialgonidien auszuwählen und sich *eines natürlichen Substrates* zu bedienen. Seine Kulturen waren allerdings *nicht Reinkulturen im modernen Sinn* (Chodat 1930, S. 229). Aber er hat doch beobachtet, wie die Keimschläuche der Sporen die Hymenialgonidien umfassten und zur Bildung eines differenzierten neuen Thallus sich weiter entwickelten.

Er hat nicht nur *eine einwandfreie Flechtensynthese* vollzogen, sondern auch schon festgestellt, *dass zwei Flechtenarten die gleiche Alge als Gonidie benützen können.* Das letztere Ergebnis ist vielleicht etwas unsicherer als das erste, weil die verschiedenen Gonidien, welche die *Thelidium*sporen zur Verfügung hatten, doch nicht ein einheitliches Material waren.

nachher
wird
perforiert
sind

2

Eigentümlich ist nun aber, dass seit S t a h l keine Synthesen mehr richtig gelungen sind. Die Zuverlässigkeit der Untersuchungen, die B o n n i e r (1889) veröffentlichte, wird wohl mit Recht von den meisten exakten Forschern bezweifelt, trotz der schönen Figuren, die der Verfasser seinen bestechenden Ausführungen beigegeben hat.

W e r n e r (1927, S. 56 und Tab. VII, Fig. 13) hat seine Synthesen nicht über die Anfangsstadien hinausgebracht. T o b l e r (1909) hat feststellen können, dass die Hyphen von *Xanthoria parietina* die typische KOH-Reaktion erst dann zeigen, wenn sie mit den *Xanthoria-gonidien* zusammenkommen. Dies ist ein wichtiges Ergebnis. *Die Erzeugung des Parietins ist eine neu erworbene Eigenschaft des Konsortiums.* Aber seine synthetisch gewonnenen Flechten sind weit davon entfernt, der in der Natur wachsenden Flechte zu gleichen, sie können höchstens als Missgeburten bezeichnet werden.

Warum glückten bis jetzt die Synthesen nicht mehr? War es am Ende gerade ein *Vorteil*, wenn Stahl nicht mit reinen Linien arbeitete? Sind vielleicht unter den einigen *Hymenialgonidien*, die um die *Derma-tocarponspore* oder die *Thelidiumspore* herumlagen, verschiedene Entwicklungszustände gewesen, aus denen die Flechtenpilzhyphen die günstigsten zur ersten Berührung und Verwachsung herauswählten?

Vergleicht man das Ergebnis S t a h l s, dass *Thelidium minutulum* mit der *Endocarpon*-Gonidie auskommen kann, und die Ergebnisse von J a a g und W a r é n, wonach ein und dieselbe Flechtenart an verschiedenen Standorten verschiedene Kleinarten von Gonidien als Heloten auswählt, so drängt sich die Frage auf, ob nicht vielleicht im Moment der Synthese in der Natur — und vielleicht auch im Experiment — der Entwicklungszustand wichtiger ist als die Art- oder Rassenzugehörigkeit der Gonidie.

Wenn seit Stahl keine experimentellen Synthesen mehr geglückt sind, so liegt dies hauptsächlich daran, dass man die beiden Kommensualen in viel zu spezialisierten und zu künstlichen Bedingungen zusammenbringen wollte. Als Schwendener seine Theorie begründet hatte, stellte man sich ja die Angelegenheit einer Flechtensynthese im Freien auch viel einfacher vor, als sie in Wirklichkeit ist. Man war ja der Meinung, dass die meisten Krusten-, Laub- und Blattflechten den « *Cystococcus humicola Naegeli* » als Symbionten verwenden könnten. Man dachte sich denselben fast allgegenwärtig. Heute weiss man, dass es einen solchen *Cystococcus* als freilebende Alge streng genommen gar nicht gibt.

Es mag also die sehr einfache Vorstellung, die man sich von der Flechtensynthese in der Natur machte, mit Schuld gewesen sein daran, dass sich S t a h l, B o n n i e r u. a. Forscher mit einer gewissen Zuversicht hinter das Problem gemacht haben, wobei ersterer am meisten Glück in der Auswahl seiner Versuchspflanzen gehabt hat.

Es scheint mir ein grosser Vorteil gewesen zu sein, dass S t a h l , nachdem er die ersten Anfänge auf Objektträgern und Glimmerplättchen kontrolliert hatte, die Kulturen auf einem natürlichen, aber immerhin sterilisierten Substrat weiterzog.

Bei Kulturen auf Agar mit ziemlich reichlichen Nährlösungen wachsen die künstlichen Konsortien zu rasch, sie haben nicht Zeit, das Gleichgewicht der Entwicklung zu finden, bald überwiegt die eine, bald die andere Komponente.

Bis jetzt betrachtete man die Lösung der Fragen nach den Umweltansprüchen der Komponenten als eine der Hauptaufgaben der Reinkulturen. Tatsächlich ist sie es auch. Es fragt sich aber, ob wirklich die Reinkulturen immer am geeignetsten sind, *den Weg zur Synthese zu weisen*.

Man versuche es einmal mit den *Kulturen von Soredien und Flechtenbruchstücken*. Es wird sich dann bald zeigen, in welchen Medien und auf welchen Substraten bald der Pilz, bald die Alge besser gedeihen. Je nachdem wird man das Substrat anders wählen, vielleicht wird sich auch bei diesen Versuchen mit den bis jetzt angewendeten künstlichen Substraten der erhoffte Gleichgewichtszustand in der Entwicklung der beiden Komponenten nicht einstellen. Statt eines Agars würde man vielleicht besser mit keimfreien, aber natürlichen Substraten, wie Tonscherben, Glas, polierten Kieseln und Kalksteinchen probieren, eventuell auch mit irgendwelchen *Kieselsäuregelen*. Die Nährsalzlösungen, wie die Zuckerlösungen, muss man jedenfalls *in möglichst geringen Konzentrationen* verwenden, damit das Wachstum langsam erfolgt.

Bei der Entnahme von Soredien müsste man vor allem solche Flechten wählen, bei denen die Anlage der Soredien einwandfrei festgestellt werden kann. *Parmelia physodes* oder *P. tubulosa*, *Physcia ascendens* und ähnliche Blatflechten sind hier viel zuverlässiger als etwa Cladonien, bei denen man nie sicher ist, ob die Soredien vom Podetium aus gebildet oder von benachbarten anderen Formen und Arten hergeweht sind.

Bei Versuchen mit Flechtenbruchstücken wäre jeder Zweifel behoben, ob die beiden Komponenten wirklich der natürlichen Symbiose angehörten, sobald man mit dem Mikromanipulator arbeitet, wie J a a g bei seinen Reinkulturen von Flechtengonidien. Es wird auch interessant sein, die Bruchstücke in verschiedenen Teilen des Flechtenthallus zu entnehmen, z. B. in jüngeren und älteren. So würde man die Vitalität der Gonidien und der Hyphen in den verschiedenen Teilen des Thallus kennen lernen.

Die Versuchsergebnisse J a a g s und W a r é n s , nach welchen eine Flechtenart verschiedene Gonidienarten oder -rassen auswählt, sind nicht befremdend. Vergleichen wir mit den parasitischen Pilzen,

so ist nicht einzusehen, warum bei den Flechtenpilzen nicht auch biologische Arten vorkommen können, die sich morphologisch kaum unterscheiden, die aber an verschiedene Algenrassen gewöhnt sind. Umgekehrt hat das gemeinsame Zusammenleben von *Dermatocarpon pusillum*-Pilz und vom *Thelidium minutulum*-Pilz mit einer Gonidienart sein Analogon bei den parasitischen Pilzen, indem ja oft recht verschiedene derselben den gleichen Wirt zu bewohnen pflegen.

Um die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten aufzuklären, würde es sicher auch von Nutzen sein, den Einfluss der spezifischen Flechtenstoffe (Flechtensäuren, Farbstoffe) kennen zu lernen. Wie schon erwähnt, hat T o b l e r (l. c. 1909) bei *Xanthoria parietina* durch den Versuch feststellen können, dass der Xanthoriapilz für sich allein die Parietinreaktion nicht gibt. Erst wenn dem Pilz die Algen als Gonidien beigegeben werden, tritt die charakteristische Rotfärbung bei Betupfen mit KOH ein. Es ist anzunehmen, dass die spezifischen Flechtenfarbstoffe zwar nicht in allen Fällen ganz neue Stoffe sind, die entstehen, weil der Stoffwechsel des Pilzes durch den der Alge und umgekehrt beeinflusst wird. Sondern es wird meistens so sein, dass die beiden Komponenten je einen Stoff liefern, und wenn diese zwei zusammenkommen, *durch Ausfällung* ein dritter, neuer Stoff, der Flechtenfarbstoff, entsteht.

Auf jeden Fall aber ist anzunehmen, dass dieser Flechtenfarbstoff auf den ganzen Stoffwechsel des Konsortiums einen rückwirkenden Einfluss hat, und es wäre somit sicher förderlich, den Reinkulturen die aus den betreffenden Flechtenarten ausgezogenen Flechtenstoffe in verschiedenen Konzentrationen zu geben. Parallelversuche mit Reinkulturen ohne Flechtenstoffe und mit bestimmten Konzentrationen von solchen würden sicher wertvolle Ergebnisse liefern, um die Frage aufzuklären, welche Rolle die Flechtenstoffe im Gesamthaushalt des Konsortiums spielen. Vielleicht würde der Zusatz dieser Stoffe, die man den Kulturmedien in bestimmten Konzentrationen beigegeben könnte, mit dazu beitragen, dass der Gleichgewichtszustand in der Kultur der beiden Komponenten sich eher einstellen würde als ohne diese spezifischen Stoffe.

Sind die Gonidien Peptonalgen ?

Nach den neuesten Untersuchungen scheint dies nicht der Fall zu sein. Die anorganischen Stickstoffquellen geben in vielen Fällen fast gleich gute Reinkulturen wie die organischen, speziell die Peptonquellen. Die Gonidien scheinen sich doch so zu verhalten wie freilebende Algen.

Demgegenüber scheint das Ergebnis S t a h l s (1877, S. 13) darauf hinzudeuten, dass in gewissen Fällen die Gonidien sich unter dem Einfluss des Flechtenpilzes besser entwickeln. Freilich handelt es sich

hier um Hymenialgonidien, die im Hymenium der Früchte von *Polyblastia rugulosa* als winzig kleine *Stichococcus*-ähnliche Zellen vorkommen und sich in der Kultur als solche weiter vermehren. Sobald sie aber mit den Pilzhypen in Berührung kommen, nehmen sie eine grössere und rundlichere Gestalt an. Sie vermehren ihr Volumen um ein mehrfaches und behalten diese Gestalt im Thallus bei. Solche Veränderungen lassen sich kaum anders erklären, als dass die Alge vom Pilz einen Vorteil hat, der auf ernährungsphysiologischen Veränderungen beruht.

Gerade in diesem Fall wird die Reinkultur der Gonidien einzig die Aufklärung geben können. Es ist ja wohl möglich, dass doch der Zustand der Alge, wie er im Hymenium vorkommt, irgendwie ein Reduktionszustand ist, hervorgerufen durch den Einfluss des Pilzes, und dass der Zustand der Alge im Thallus mehr demjenigen gleicht, den die betreffende Alge in der Freiheit annehmen würde. Liesse sich dagegen die Annahme *Stahls*, dass der « hymeniale Zustand » der Gonidien der Normalzustand der freilebenden Gonidienalge wäre, durch Reinkultur bestätigen, dann müsste wenigstens für diesen Fall angenommen werden, dass der Alge aus dem Zusammenleben mit dem Pilz ein grosser ernährungsphysiologischer Vorteil erwächst.

Man versuche es noch einmal mit den *Stahlschen* Versuchspflanzen, ob sie nicht doch Gonidien einschliessen, die Pepton oder andere ähnlich hoch organisierte Stickstoffquellen den anorganischen vorziehen. Vergleicht man die Tafel IV bei *Jaag* (1929) mit den Figuren der Tafel V, so bekommt man doch den Gesamteindruck, dass die Kulturen in den organischen Stickstoffmedien durchschnittlich besser gedeihen als in den anorganischen. Freilich können sich auch ganz freilebende verwandte Arten und Rassen in der Kultur ähnlich verhalten. *Jaag* zieht einzig den *Cystococcus cohaerens* *Chodat* in den Tabellen bei, von dem schon früher (*Letellier*, 1917) festgestellt wurde, dass er eine Peptonalge ist. Bei den heutzutage noch unvollkommenen Kenntnissen ist vielleicht der Unterschied in der Wertung der Aminosäuren im Vergleich zu den Peptonstoffen als Nahrungsquellen für die Gonidien noch nicht leicht einzuschätzen.

Die Auswahl der Versuchsarten.

Wenn man bei den Untersuchungen nach der Spezifität einigen Erfolg haben will, so ist die Auswahl der Arten und vor allem der *Artgruppen* nicht gleichgültig. *Jaag* arbeitet gegenwärtig mit den *Peltigeraceen*. Er hat hier zweifellos eine sehr glückliche Wahl getroffen. In dieser Familie sind neben gut begrenzten, alten Arten, wie *Peltigera horizontalis*, *P. venosa*, *P. aphthosa* einige sehr variable Artgruppen enthalten, wie *P. canina*, *P. praetextata-rufescens* oder wie *Peltigera erumpens* und Verwandte. Der isolierten *Solorina crocea* steht

die variable Gruppe *Solorina saccata-bispora-spongiosa* gegenüber. Es wird sich nun fragen, wo die Spezifität deutlicher ist, wie weit mehr der Pilz selber variiert oder ob unter dem Einfluss der Gonidien das Konsortium als Ganzes variiert.

Die *Peltigeraceen* haben zugleich den Vorteil, dass sie raschwüchsig sind. Bei *Peltigera aphthosa* werden sich vielleicht auch die *Cyanophyceen* der Cephalodien kultivieren lassen und so gestatten, festzustellen, ob die Auswahl der Cephalodiengonidien mit der Auswahl der Normalgonidien parallel verläuft. Ferner ist nicht ausgeschlossen, dass sich die Gonidien der mannigfachen Isidienbildungen bei *Peltigera praetextata*, *P. lepidophora* u. a. Arten von denjenigen des Normalthallus durch irgendwelche Entwicklungszustände unterscheiden. Dies gilt auch von den isidiösen Bildungen der *Solorina bispora* und *Solorina spongiosa*.

Zur Untersuchung der Spezifität der Cephalodiengonidien würde sich die Gattung *Stereocaulon* wahrscheinlich gut eignen. Es würde sich die Frage stellen, ob in allen Fällen eine Flechtenpilzart sich von der nächstverwandten durch andere Normalgonidien und zugleich durch andere Cephalodiengonidien unterscheidet. Es lässt sich ja auch der Fall denken, dass mehrere *Stereocaulon*-arten, welche sich in den Gonidien des Normalthallus unterscheiden, in den Cephalodien die gleichen *Cyanophyceen* (*Nostoc*, *Stigonema* usw.) einschliessen. Vielleicht ist auch der umgekehrte Fall möglich, und es ist auch sehr wahrscheinlich, dass ein Flechtenpilz mit mehreren *Cystococcus*-gonidien die Phyllocladien und zugleich mit verschiedenen *Cyanophyceen* die Cephalodien bilden würde. Dies wäre eine Erklärung für die grosse Polymorphie der Gattung *Stereocaulon*. Es sei hier darauf hingewiesen, dass gerade in den am meisten variierenden Artgruppen wie bei *Ster. paschale sens. lat.* bei ein und derselben Art verschiedene *Cyanophyceen*, sogar *Nostoc* und *Stigonema* die Cephalodien bilden helfen. Umgekehrt muss erwähnt werden, dass man im Filz der *Stereocaulon*-podetien oft eine reiche Auswahl von *Cyanophyceen* und *Chlorophyceen* findet, ohne dass man je den Flechtenpilz mit denselben in Symbiose treten sieht. Daraus ergibt sich, dass derselbe nicht etwa wahllos seine Cephalodien mit jenen Algen bildet, die zufällig als Epiphyten auf seinem Thallus oder auf seinen Podetien leben, sondern dass er sich auf besondere Formen spezialisiert hat.

Jaag hat nach seinen schönen Resultaten mit *Parmelia*- und mit *Cladoniagonidien* den Schluss gezogen, dass es eine generische Spezifität gibt. Dies wird in vielen Fällen zutreffen, doch vielleicht nicht immer, ebenso wie es bei den parasitischen Pilzen solche gibt, die sich gelegentlich Wirte aus ganz anderen Familien aussuchen als die meisten ihrer Sippe. Die *Parmelien* in Jaags Versuchen sind alle Rindenbewohner, das Ergebnis würde sich vielleicht etwas anders gestalten,

wenn man die Untersuchungen auf ausschliesslich felsbewohnende Arten ausdehnen würde, und zwar auf solche, die offene, sonnige Expositionen lieben.

Man müsste auf jeden Fall beim Vergleich zweier Gattungen solche Arten wählen, die verschiedene Standortsansprüche haben. Es könnte sonst leicht die vermeintliche generische Spezifität auf einer versteckten Uebereinstimmung nach ökologischen Ansprüchen beruhen. Ferner ist zu berücksichtigen, dass innerhalb einer Gattung der Bau des Thallus ziemlich verschieden sein kann. Die Organisation der Rinde ist sicher für die Bedingungen der Gonidien eine der wichtigsten Eigenschaften. Es ist bekannt, dass die Arten innerhalb einer Gattung je nach ihren Standortsansprüchen eine sehr ungleich dicke und ungleich dicht gebaute Rinde besitzen. Auch sind die Farbstoffe in den Rindengeweben zweifellos sehr wichtig für den Lichtgenuss und den Feuchtigkeitshaushalt der Gonidienschicht. Man muss also in einer Gattung anatomisch verschiedene Typen auswählen. Immerhin wird gerade der ungleiche Bau der Rinde das beste Mittel sein, das den Arten einer Gattung gestattet, verwandte Gonidien mit ähnlichen ökologischen Ansprüchen als Symbionten auszuwählen und mit denselben sehr verschiedene Standorte zu bewohnen. Es muss überhaupt an dieser Stelle betont werden, dass die Organisation der Rinde einer der wichtigsten Vorteile ist, welchen die Gonidien aus dem Zusammenleben mit dem Pilz ziehen. Auf diesen Umstand wurde bisher bei den meisten Diskussionen über das Verhältnis der beiden Symbionten viel zu wenig Gewicht gelegt.

Eigentümlich ist das Verhältnis zwischen den Gonidien nitrofiler und weniger nitrofiler Arten. In der Tabelle 8 (Jaag 1929, S. 107) fällt auf, wie die Kulturen der *Parmelia acetabulum* und *P. scorteae*, ebenfalls *P. sulcata*, in denselben Stickstoffmedien viel schwächer entwickelt sind als die Gonidien von *P. caperata* und *P. saxatilis*. Insgesamt sind alle *Parmeliagonidien* viel schwächer entwickelt als die *Cladoniagonidien*. Nun ist bekanntlich *Parmelia acetabulum* zweifellos die nitrofilste der verglichenen *Parmelia*arten, es folgt nach ihr *P. scorteae*. Die *Cladonien* ertragen alle als Humuspflanzen Stickstoffdüngung sehr schlecht. Sämtliche *Cladoniagonidien* der genannten Tabelle ertrugen den Natronsalpeter offenbar nicht, Ammoniumnitrat und Chlorammonium besser, Ammoniumsulfat und die organischen Quellen Alanin, Asparagin und Glycocoll trieben sie zu schönster Entwicklung. Das negative Resultat bei Anwendung von Natronsalpeter deckt sich ganz und gar mit der Beobachtung der Flechte am natürlichen Standort. Aber warum gedeihen nun die Gonidien der nitrofilen *Parmelia acetabulum* so schlecht? Verlangen sie vielleicht eine noch viel grössere Menge an Stickstoffnahrung? Parallelversuche mit Gonidien von nitrofilen und nicht nitrofilen Flechtenarten sind sehr zu

wünschen. Ob vielleicht auch in bezug auf das Bedürfnis nach Stickstoffverbindungen die Flechte als Konsortium sich anders verhält als die Alge allein?

J a a g (1929, S. 91) hat versucht, die Spezifität in *biometrischen Kurven* darzustellen. Er macht selber vorsichtige, einschränkende Bemerkungen zu seinen Zusammenstellungen. Man muss sich fragen, ob man wirklich Messungen von verschiedenen Arten, gewonnen auf genau demselben Substrat verwenden kann, um die Grösse der spezifischen Distanz festzustellen. Sollte man nicht eher von jeder Algenart die optimalen Nährmedien suchen und dann erst diese optimalen Ergebnisse miteinander vergleichen? Dasselbe lässt sich nicht nur für den biometrischen Vergleich, sondern überhaupt für den Vergleich der Eigenschaften von Reinkulturen auf gleichen und verschiedenen Substraten einwenden. Uebertragen wir diese Forderung auf Experimente mit Blütenpflanzen, so kommt sie uns wohl etwas selbstverständlicher vor.

Wollen wir beispielsweise die spezifischen Unterschiede der Rassen von *Carex ferruginea* und *Carex sempervirens* miteinander vergleichen, so dürfen wir kaum die Rassen der beiden nahe verwandten Arten auf den gleichen Böden ziehen, sondern die Rassen der *C. ferruginea* auf einem frischen, kalkhaltigen, die Rassen der *C. sempervirens* auf einem saureren Boden. Die Rassen der beiden Arten werden sich nur in den ihnen zusagenden optimalen Bedingungen in typischer Weise voneinander differenzieren.

Zusammenfassung.

I.

Folgende Tatsachen, Beobachtungen und Ueberlegungen beweisen die Doppelnatur der Flechten oder machen dieselbe sehr wahrscheinlich.

1. Gewisse Arten vollziehen augenscheinlich die Synthese am natürlichen Standort: *Gyalecta cupularis*, *Ephebe sp. div.*, *Rhizocarpon sp. div.*, *Caloplaca vitellinula*, *Lecania cyrtella* und wahrscheinlich noch andere.

2. *Umbilicarien* mit unterseitigen Rhizinen nehmen an den Enden derselben Gonidien auf und bilden so hypothallinische Knospen.

3. Die Versuche von S t a h l sind deswegen so gut geglückt, weil Pilz und Alge die Möglichkeit der gegenseitigen Auswahl hatten. Zwei Flechtenpilze leben mit derselben Alge als Gonidie.

4. Flechtenpilze vermögen in Reinkultur niemals den Thallus so weit zu differenzieren, dass die Gestalt der Flechte einigermaßen erreicht wird. Sie warten gleichsam auf das Eintreffen der Gonidien und können diese in der Kultur nicht erzeugen, wie es nach E l f v i n g geschehen sollte. Der Flechtenpilz bestimmt höchstens die Form der Frucht.

5. Es ist sehr unwahrscheinlich, dass sich aus saprophytisch oder parasitisch lebenden Pilzen autotrophe Algen entwickeln. Vor allem ist unverständlich, wie sich in einer Flechte mit Cephalodien aus den Hyphen zwei, oder bei gewissen *Stereocaulon*-arten, gar drei verschiedene Algentypen entwickeln sollen.

6. Ebenso unwahrscheinlich ist die Abstammung der Algen vom Pilz bei denjenigen Flechten, in welchen die Alge die Form des Konsortiums bestimmt und der Pilz sich auf der Alge mehr nur wie ein geduldeter Parasit verhält.

Solche Flechten sind als *primitive, niedrig organisierte Flechten* jenen anderen gegenüberzustellen, deren Kommensualen sich gegenseitig formbedingend beeinflussen. Die *Collemaceen* (Gallertflechten) sind zum Teil zu den letzteren Flechten zu rechnen, obschon ihre Gestalt weitgehend den *Nostock*-kolonien gleicht. Hier ist der Einfluss des Pilzes daran zu erkennen, dass die Gallertflechte ein viel dauerhafteres Gebilde ist als die sehr kurzlebige freie Algenkolonie.

7. Die *hochorganisierten Flechten* mit schuppigem, blattartigem oder strauchförmigem Thallus vermehren sich meistens durch *konsortiale Verbreitungsmittel, Bruchstücke, Knospungen, vor allem durch Soredien oder Hymenialgonidien*. Diese zwei letzten, nur den Flechten eigenen Formelemente *beweisen eher die Doppelnatur als die Einheitlichkeit*. Hätten die Flechtenhyphen die Fähigkeit, selber Gonidien zu entwickeln, so wären diese zwei eigentümlichen Verbreitungsmittel unnötig und unverständlich.

II.

1. Bringt man die vorstehenden sieben Punkte in Beziehung zueinander, so erscheint es überflüssig, die Doppelnatur der Flechten durch die Synthese von reinkultivierten Pilzen und Algen beweisen zu wollen.

2. Wenn man die Flechtengonidien selten als freilebende Algen am gleichen Standort findet, so lässt sich das so erklären, dass die in Abhängigkeit vom Pilz lebenden Gonidien sich stark spezialisierten und so die Fähigkeit verloren haben, die Konkurrenz mit den stets freilebenden Algen aufzunehmen. Dagegen ist durch die Reinkulturen erwiesen, dass die Gonidien lange Zeit frei leben können. Deshalb wird *man bei Syntheseversuchen nie entscheiden können, ob die zur Synthese verwendete Alge eine stets freilebende Alge oder eine nur zeitweise frei gewordene Gonidie ist*.

3. Immerhin sind weitere Synthesen wünschenswert, um das gegenseitige Verhältnis der beiden Kommensualen aufzuklären.

4. Synthesen mit aus reinen Linien gewonnenen Algen und Flechtenpilzen werden stets grossen Schwierigkeiten begegnen, weil mit den beiden stark spezialisierten Versuchspflanzen der Gleichgewichtszustand schwer zu erreichen ist.

5. Um die günstigsten Bedingungen zu erfahren, welche den Gleichgewichtszustand der beiden Kommensualen am sichersten herbeiführen, müssen Kulturen von Bruchstücken und Soredien angesetzt werden.

6. Weitere Versuche sind mit sterilisierten natürlichen Substraten auf Nährböden mit geringer Konzentration der Nährstoffe vorzunehmen.

7. Für Synthesen sind nochmals die pyrenocarpen Arten mit Hymenialgonidien zu wählen!

III.

Die Reinkulturen von Flechtengonidien haben zum Hauptziel die Erforschung der Lebensbedingungen der einzelnen Kommensualen, zum Nebenzweck die Vorbereitung von Synthesen. Diese Zwecke verlangen folgende Teilaufgaben:

1. Reinkulturen der Flechtenpilze sollen zeigen, wie weit sich die Pilze ohne Einfluss der Gonidien spezifisch unterscheiden, organisieren und morphologisch differenzieren können.

2. Reinkulturen von Gonidien sind weiter vorzunehmen:

a) Parallel mit der systematischen Variation. Wenig und stark variierende Artgruppen sind einander gegenüberzustellen.

b) Parallel mit der Standortsveränderung, insbesondere auch ob nitrofil oder nitrofag. Wie häufig kommt es vor, dass zwei oder mehr Pilzarten am gleichen Standort die gleiche Gonidie auswählen?

c) Parallel mit dem charakteristischen Flechtenchemismus. Flechtensäuren dem Nährboden zusetzen!

d) Kombinieren von b und c. Wie weit ist die chemische Eigenheit rein spezifisch oder vom Standort abhängig?

e) Parallel mit möglichst nahe verwandten, stets freilebenden Algen, um die Ansprüche an organische und anorganische Nährstoffe weiter aufzuklären, speziell die Ansprüche an peptonähnliche Stoffe.

3. Reinkulturen von Cyanophyceengonidien.

4. Parallele Reinkulturen der beiden Gonidien von Flechten mit Cephalodien, wie z. B. *Peltigera aphthosa*, *Stereocaulon sp. div.*

Nachwort.

Die vorliegende Arbeit wurde angeregt durch ein Referat des Verfassers im botanischen Kolloquium bei Herrn Prof. Dr. F i s c h e r. Sie blieb länger als ein halbes Jahr liegen, weil es im Grunde unbescheiden ist, eine solche programmatische Arbeit zu veröffentlichen und selber keinen experimentellen Beitrag zu liefern. Kürzlich sind mir die beiden erwähnten Arbeiten von W e r n e r und S c h a d e zugekommen und veranlassten mich, das Referat doch in den Druck zu geben. Schliesslich ist es für die Arbeit im Laboratorium von Nutzen, wenn sie auch

Hinweise von Lichenologen bekommt, die sich mehr mit Systematik, Morphologie und Ökologie der Flechten beschäftigen.

Zum Schluss sei die Hoffnung ausgesprochen, es möchte in nicht allzu ferner Zeit ein Algenforscher die Resultate der Gonidienkulturen zusammenstellen, so dass der Lichenologe an Hand eines zusammenfassenden, zuverlässig illustrierten Werkes mit grösserer Sicherheit und grösserem Erfolg arbeiten kann als bisher. Es ist mit Hilfe der gegenwärtigen Literatur beispielsweise nicht leicht, sich in der Wirrnis von Ansichten über *Cystococcus* und *Pleurococcus* zurechtzufinden. Auch die meisten anderen Gonidientypen sind vorläufig noch recht unvollkommen begrenzt.

Ausser den Anregungen, die sich seinerzeit aus der Diskussion an dem oben erwähnten Referierabend ergaben, verdanke ich an dieser Stelle jene, die ich von Herrn Dr. O. J a a g (E. T. H. Zürich) empfang.

Literaturverzeichnis.

- Beckmann, P. Untersuchungen über die Verbreitungsmittel von gesteinsbewohnenden Flechten im Hochgebirge mit Beziehungen zu ihrem Thallusbau. Englers Bot. Jahrb. Beibl. **38** : 1—72 (1907).
- Bonnier, G. Recherches sur la synthèse des lichens. Annales sc.-nat.-sér. **7**, **9** : 1—34 (1889).
- Chodat, R. La symbiose des Lichens et la théorie de la spécificité en général. Verhandl. Schweiz. Naturf. Ges. 111. Jahresversammlung 1930 in St. Gallen. Aarau 1930, S. 221—236.
- Elfvig, F. Untersuchungen über die Flechtengonidien. Acta soc. scient. Fennicae **44**; Nr. 2 : 72 S., 8 Taf. (1913).
- Weitere Untersuchungen über Flechtengonidien. Acta soc. scient. Fennicae. Nov. Ser. **8**, **1**, Nr. 1.
- Frey, Ed. Die Vegetation der Grimselgegend. Mitteil. Naturf. Ges. Bern **1921** : 85—281 (1922), mit 11 Taf.
- Beiträge zur Biologie, Morphologie und Systematik der Umbilicariaceen. Hedwigia **69** : 219—252 (1929).
- Die vegetative Vermehrung der Flechten. Sitz.-Ber. Bern. Bot. Ges. in Mitteil. Naturf. Ges. Bern **1929** : XXVIII—XXIX (1930).
- Jaag, O. Recherches expérimentales sur les gonidies des lichens appartenant aux genres *Parmelia* et *Gladonia*. Thèse n° 804. Institut Bot. Univ. Genève (1929), 128 S., 6 Taf.
- Letellier, A. Etude de quelques gonidies des lichens. Thèse Inst. de Bot. de l'Univ. de Genève, 9. sér., fasc. 7 (1917).
- Molisch, H. *Mycoidea parasitica*. Sci. Reports Tôhoku Imp. Univ. Sendai, Japan **12** : 111—115 (1925).
- Nienburg, W. Anatomie der Flechten in Linsbauer, Handb. der Pflanzenanatomie, II. Abt., I. Teil, **6** (1926).
- Schade, A. Die Verbreitung von *Racodium rupestre* Pers. und *Coenogonium nigrum* (Huds.) Zahlbr. in Sachsen nebst einigen biologischen Bemerkungen. Beihefte z. Bot. Zentralbl. **49**, Ergänzungsband : 431—437 (1932).

- Stahl, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten, Heft II. Leipzig, Verlag A. Felix, 1877. 32 S. und 2 Taf.
- Tobler, F. Das physiologische Gleichgewicht von Pilz und Alge in den Flechten. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **27**: 421—427 (1909).
- Biologie der Flechten, Entwicklung und Begriff der Symbiose. Berlin, Bornträger 1925. 264 S., 1 Taf.
- Warén, H. Reinkulturen von Flechtengonidien. Akademische Abhandlung. Oefversigt af Finska Vetenskaps. soc. Förhandl. **61**; Afd. A. n° 14 (1920).
- Werner, R.-G. Recherches biologiques et expérimentales sur les ascomycètes de Lichens. Thèse Fac. sc. de Paris, sér. A., n° 1094, n° d'Ordre 1939 (Mulhouse 1927), 8 p., 8 tab.
- Histoire de la synthèse lichénique. Mémoires soc. sc. nat. du Maroc n° 17, 45 p., 5 pl. (1931).
- Zahlbruckner, A. Lichenes. In Engler-Prantl., Die Natürl. Pflanzenfam. 2 Ed. **8**. (1926).
- Zukal, H. Morphologische und biologische Untersuchungen über die Flechten. Sitz.-Ber. K. Akad. Wiss. Wien **104**: 529—574 (1895).
-