

# Über die Beziehungen von Haustorientypus und Organisationshöhe bei Flechten<sup>1</sup>

Von

Annemarie Plessl, Wien

Mit 12 Textabbildungen

(Eingegangen am 27. Oktober 1962)

Inhaltsübersicht	Seite
Einleitung und Fragestellung .....	195
Material und Methodik .....	197
Die Flechten im System der Pilze .....	199
Gliederung des Stoffes .....	202
I. <i>Lecanoraceae</i> .....	202
1. Die Gattung <i>Lecanora</i> .....	202
A. Sektion <i>Eulecanora</i> .....	202
a) Gruppe I .....	204
b) Gruppe II .....	212
c) Gruppe III .....	213
d) Gruppe IV .....	217
B. Sektion <i>Aspicilia</i> .....	224
C. Sektion <i>Placodium</i> .....	237
2. Die Gattungen <i>Lecania</i> und <i>Placolecania</i> .....	241
3. Die Gattung <i>Haematomma</i> .....	243
4. Allgemeine Zusätze .....	243
II. <i>Caloplacaceae</i> .....	244
III. <i>Lecideaceae</i> .....	247
1. Lecideaceen mit <i>Cystococcus</i> s. l. als Gonidie .....	247
A. Arten mit primitivem Lagerbau .....	247
B. Arten mit höher organisiertem Lagerbau .....	249
C. Arten mit endolithischem und halbendolithischem Lager... ..	252
2. Lecideaceen mit anderen Gonidien als <i>Cystococcus</i> s. l. ....	253
IV. Flechten aus verschiedenen Familien .....	254
Besprechung der Ergebnisse .....	258
Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse .....	266
Literaturverzeichnis .....	267

<sup>1</sup> Ein Teil der vorliegenden Untersuchungen wurde stark gekürzt schon 1949 veröffentlicht (siehe das Literaturverzeichnis). Wie die Entwicklung der Lichenologie in den folgenden Jahren zeigte, haben diese umfangreichen Untersuchungen nichts an Aktualität verloren, vielmehr gewonnen, und

### Einleitung und Fragestellung

Schon BORNET zeigte mit seinen grundlegenden Untersuchungen im Jahre 1873, daß bei gewissen Flechten der Zusammenhang zwischen Pilz und Alge besonders eng gestaltet und durch bestimmte Organe hergestellt wird. Es sind das die sogenannten Appressorien und Haustorien. Appressorien sind gewöhnlich auffallend gestaltete Hyphenenden, die sich den Gonidienzellen außen anlegen. Haustorien dringen dagegen in die Algenzelle ein.

Allerdings mußte man auf Grund der Darstellungen von BORNET und weiterer Forscher (nähere Literaturangaben bei TSCHERMAK, 1941) den Eindruck gewinnen, daß die betreffenden Flechten Sonderfälle darstellen. Im allgemeinen und vor allem bei den zahlreichen Flechten mit *Cystococcus* s. l. als Gonidien schien die Verbindung zwischen Pilz und Alge nur durch eine intensive Umschlingung der Gonidienzellen durch Hyphen zu erfolgen. Erst genauere Untersuchungen (FRY, 1928; MORUZI, 1932; GEITLER, 1933, 1934, 1937, 1938; TSCHERMAK, 1941, 1943) erwiesen das Auftreten von Appressorien, Haustorien und ähnlich wirkenden Bildungen bei der überwiegenden Mehrzahl der Flechten. Dabei ließen sich jahreszeitliche Schwankungen in der Ausbildung von manchen dieser Organe auffinden. Weiters legten die Untersuchungsergebnisse von TSCHERMAK die Vermutung nahe, daß ein Zusammenhang zwischen Organisationshöhe der Flechten und Haustorientypus besteht. Bei den primitivsten Krustenflechten verschiedener Verwandtschaftskreise hatte sie (ebenso wie früher FRY, MORUZI und GEITLER) in den *Cystococcus*gonidien stets typische Haustorien („intrazelluläre Haustorien“) gefunden. Die Gonidienzellen von scheinbar höher organisierten Krustenflechten und von Blattflechten zeigten dagegen nur zeitweise wirkende ganz kurze Haustorien („intramembranöse Haustorien“). Diese dringen gerade nur durch die Membran der Algenzellen bis zu deren Protoplasten vor. Durch Absonderung von Membransubstanz seitens der Gonidienzellen werden sie eingekapselt und offenbar wirkungslos gemacht. Zur Zeit des stärksten Befalles der Algenzellen (in genau geprüften Fällen im Hochsommer) findet man also die Haustorien selbst, zu anderen Zeitpunkten weisen die Membranen der Gonidienzellen charakteristische Verdickungen auf.

Das Hauptziel der vorliegenden Untersuchungen war es nun, genau zu prüfen, ob sich zwischen dem Vorkommen der beiden geschilderten Haustorientypen und dem Aufbau der Flechten eine Beziehung herstellen läßt. Da sich in der stammesgeschichtlichen Entwicklung der

seien daher hier, mit einigen Zusätzen, vollständig zum Abdruck gebracht. Frau Dr. M. MOSER-ROHRHOFER sei herzlich für ihre Hilfe bei der kritischen Durchsicht der mykologischen Abschnitte des Manuskriptes gedankt. Anmerkung der Schriftleitung.

Übergang von der Ausbildung intrazellulärer Haustorien zur Ausbildung intramembranöser Haustorien offenbar schon bei Typen mit krustenförmigem Thallus abgespielt hat, wurden Krustenflechten, vor allem aus den Familien der Lecanoraceen und Lecideaceen, untersucht. Es wurde geprüft, wie sich Pilz und Alge zueinander verhalten, welcher Algengattung (oder wenn möglich welcher Art) die Gonidien angehören und ob die Ausbildung der Haustorien bei ein und derselben Flechtenpilzart konstant ist. Erst nach Bejahung dieser Frage war die entsprechende Grundlage für die vorliegenden Untersuchungen gegeben.

Bei der Untersuchung des Flechtenpilzes hinsichtlich seiner Entwicklungshöhe bestand die Hauptschwierigkeit darin, ein verlässliches Kriterium zu gewinnen, um zu entscheiden, ob ein krustenförmiges Flechtenlager als niedrig oder hoch organisiert zu betrachten ist. Um dieser Frage näher zu kommen, wurde versucht, Erfahrungen, die an Pilzen gewonnen worden waren, auf die Flechten zu beziehen. Als Grundlage hierfür dienten die zusammenfassende Darstellung von H. LOHWAG und die Dissertation von M. MOSER (1946). Dabei war es nötig, sowohl das Lager als auch die Ausbildung der Apothecien zu untersuchen, denn es könnte ein einfach aussehendes Lager Primitivität des Flechtenpilzes vortäuschen, der Fruchtkörper jedoch hoch entwickelt und das Lager aus irgendwelchen Ursachen reduziert sein.

Außerdem wurde auch auf folgende Probleme geachtet: Bestätigt sich die Vermutung TSCHERMAKS, die intrazellulären und intramembranösen Haustorien seien Endglieder einer Entwicklungsreihe homologer Organe? Worin liegt die verschiedene Ausbildungs- und Wirkungsweise der Haustorien im Flechtenreich begründet? Eine befriedigende Lösung dieser Frage darf man allerdings noch nicht erwarten, denn so wie bei den frei parasitierenden Pilzen sind wir — um mit FISCHER und GÄUMANN (1929) zu sprechen — bei unserem heutigen Wissen noch nicht in der Lage festzustellen, in welcher Weise die Resultante „Pilzwirkung“ zerlegt werden muß. Wenn wir schon die drei Komponenten „genotypisch dem Pilze eigene Wirkungen“, „Abbremswirkungen des Wirtes“ und „Einfluß der äußeren Verhältnisse“ als wesentlich ansehen, so sind wir doch nicht in der Lage festzustellen, wie jede der drei Komponenten bemessen werden muß. Demgemäß sind wir genau genommen heute noch nicht legitimiert, von wirklich genotypischen Verschiedenheiten in der Einwirkung des Parasiten auf den Wirt zu sprechen. Einen kleinen Schritt weiter kann man aber vielleicht durch Berücksichtigung von einigen der folgenden Teilfragen kommen. Wie ist der Einfluß der äußeren Verhältnisse auf die jeweils verschiedene Ausbildungsweise und verschieden starke fermentative Leistung der Haustorien zu werten? Besteht eine verschiedene Beschaffenheit und Abwehrkraft der Alge, die die Ursache für die verschiedene Ausbildungsweise der Haustorien ist?

Oder liegt ein dem Pilze genotypisch eigenes Vermögen zur jeweils verschiedenen Ausbildungsweise und jeweils verschieden starken fermentativen Leistung zugrunde ?

In der vorliegenden Untersuchung wurde allein die morphologische Seite dieser Probleme berücksichtigt, so daß nur indirekte Schlüsse auf das physiologische Geschehen gezogen werden können.

### Material und Methodik

Als Material der Untersuchung kamen aus den eingangs geschilderten Gründen nur Krustenflechten in Betracht, und zwar wurden, wie erwähnt, vor allem Lecanoraceen und Lecideaceen herangezogen<sup>1</sup>. Da die von TSCHERMAK (1941) behandelten 71 Arten hauptsächlich Kalkbewohner umfaßten, wurden neben einigen Kalkflechten zahlreiche Arten gesammelt, die auf kristallinem Gestein wachsen. Die Kalkflechten stammen vom Kalenderberg bei Mödling (NÖ.), von Gießhübl (NÖ.) und vom Dachstein. Die Flechten von kristallinem Gestein stammen aus der Wachau (NÖ.), aus dem Ispertal (NÖ.) und von verschiedenen Stellen des Zentralgneises und der Schieferhülle der Ostalpen Österreichs. Außerdem wurden Flechten von verschiedenen Bäumen und Hölzern gesammelt. Schließlich stand mir aus dem Herbar des Botanischen Institutes der Universität Wien Material von verschiedenem Gestein und von verschiedenen Hölzern zahlreicher Standorte Europas und anderer Erdteile zur Verfügung. Die genauen Standortsangaben finden sich bei der Besprechung der einzelnen Formen. Sofern nicht „Herbar“ vermerkt ist, wurden sie frisch untersucht. Die Bestimmung wurde nach RABENHORSTS Kryptogamenflora und MIGULAS Kryptogamenflora durchgeführt. Sie war bei den seltenen Arten meist sehr mühevoll, da die Bestimmungsschlüssel in MIGULAS Kryptogamenflora offenbar lückenhaft sind und gerade für Lecanoraceen und Lecideaceen keine neueren Spezialbearbeitungen vorliegen, und weil vielfach hauchdünne, in der verwitterten Oberfläche des Gesteins sitzende Thalli untersucht werden mußten. Vergleichsmöglichkeiten bot mir in vielen Fällen das Herbar. Ich mußte zahlreiche Flechten, deren genaue Bestimmung auf Grund der zur Verfügung stehenden Hilfsmittel nicht möglich war, beiseite lassen. Nach der Bestimmung wurden Handschnitte der Thalli angefertigt und ihr Aufbau schematisch skizziert. Zur Feststellung der Nekralzone wurde mit Chlorzinkjod gefärbt. Dann wurde die Alge bestimmt. Auf die Unterscheidung von Arten und Rassen, wie sie JAAG (1929) mit Hilfe von Reinkulturen für *Cystococcus* aufstellte, konnte im allgemeinen nicht eingegangen werden. Nur in einigen Fällen wurden Kulturen auf Knopagar angelegt. Ich versuchte jedoch, etwaige Unter-

<sup>1</sup> Bei der Beschaffung des Materials standen mir Frau Prof. Dr. E. WOESS, Frau Dr. M. MOSER, Frau Dr. F. KNOLL, Frl. M. FISCHER und Herr Dr. H. TEZNER bei, wofür ich ihnen hier bestens danken möchte.

schiede in der Ausbildung der Membran, des Chromatophors und in der Häufigkeit der Autosporenbildung zu finden, um eine etwa vorhandene Parallele zur Ausbildung der Haustorien und Art der Abwehrmaßnahmen ziehen zu können.

Schließlich wurde das Datum des Sammeltages in Betracht gezogen, um etwaige jahreszeitlich bedingte Beziehungen zur Gestalt der Haustorien und Reaktionsweise der Alge finden zu können. Bei Herbar-exemplaren fehlten aber häufig die entsprechenden Angaben, so daß dies nicht immer möglich war.

Zur Auffindung der Haustorien wurden die Algen aus dem Thallus herauspräpariert. Wenn es sich um Arten von Holz oder Gestein mit glatter Oberfläche handelte, geschah dies durch leichtes Kratzen mit einer Präpariernadel auf dem befeuchteten Lager. Bei Flechten von kristallinem Gestein führte diese Methode nie zu einem befriedigenden Erfolg. Denn es darf kein einziges der vielen Kriställchen, die sich an der verwitterten und von der Flechte zersetzten Oberfläche und im Thallus selbst befinden, in die Präparate gelangen, wenn man eine gute optische Auflösung erreichen will, was zur Beobachtung kleinster Details wie der Haustorien unbedingt erforderlich ist. In solchen Fällen mußte ich unter dem Präpariermikroskop einzelne Algenhäufchen herauspräparieren. Dies mußte auch bei geschichteten Thalli gemacht werden, wenn die Rinde nicht locker genug war, um sich wegkratzen zu lassen. Es wurde dann mit einem feinen Skalpell eine Rindenkappe abgehoben, so daß die Gonidienschichte frei zutage trat. Der zuerst von GEITLER (1934) und später von TSCHERMAK (1941) angewandte Kunstgriff ist für die Haustorienuntersuchung unerlässlich: leichtes, kurzes Drücken auf das Deckglas, um den Protoplasten der Algenzelle zum Austreten zu bringen. Die Membran ist elastisch, nimmt sofort die ehemalige Gestalt wieder an und bekommt nur einen kurzen, feinen Riß. Darauf wird mit Chlorzinkjod gefärbt, wodurch die Membranen der Algenzellen violett werden, während die der anhaftenden Pilzzellen und Haustorien ungefärbt bleiben. Die Protoplasten der Pilzzellen zeigen eine helle Gelbfärbung.

Um die Anatomie der Flechtenlager und vor allem der vom Pilz gebildeten Deckflechte zu studieren, verfuhr ich folgendermaßen. Ich fertigte Handschnitte nicht nur durch den Thallus, sondern auch durch die Apothecien (median) an und führte Plasmafärbung mit Anilinblauessigsäure und später, als mir Milchsäure zur Verfügung stand, mit Anilinblaulimonsäure durch (MOSER, 1943). Dadurch färbt sich das Plasma der Hyphen tiefblau und der Verlauf wird deutlich, auch dort, wo die Hyphen mit verschiedenen Ausscheidungsstoffen überzogen und verklebt sind, was ja bei den Flechten meist der Fall ist. Die Schnitte werden in KOH gekocht (1 Gewichtsteil KOH, 8 Gewichtsteile H<sub>2</sub>O bei 20° C), in H<sub>2</sub>O gut ausgewaschen, in Anilinblauessigsäure nochmals gekocht (50 cm<sup>3</sup>

$\text{CH}_3\text{COOH}$ , 100  $\text{cm}^3$   $\text{H}_2\text{O}$  und 0,01 g Anilinblau) und schließlich in Glycerin gebettet. Wenn mit Anilinblaumilchsäure gefärbt wurde, mußten sie nicht in KOH gekocht und in  $\text{H}_2\text{O}$  ausgewaschen werden. Bei den hauchdünnen Thalli und zarten Apothecien ist die Präparation sehr mühsam und mußte öfter wiederholt werden. Die beschriebene Färbemethode wurde bei den Lecanoraceen und Caloplacaceen durchgeführt.

### Die Flechten im System der Pilze

NANNFELDT (1932) unterscheidet bei den Discomyceten zwei Hauptgruppen: die Operculati (Asci operculat = sich mit einem vorausgebildeten Deckel, dem Operculum, öffnend) und die Inoperculati (Asci inoperculat, nämlich sich mit einer Pore öffnend). Die Inoperculati teilt er in Lecanorales (meist mit Algen symbiontisch; Apothecien von langer Lebensdauer, meist knorpelig; Asci keulig, ziemlich dünnwandig, besonders an der Spitze, häufig sich mit Jod intensiv färbend — nicht nur die Pore! —, Paraphysen knorpelig = gallertig, ein Epithecium bildend; Nebenfruktifikation in Form von Pykniden mit Mikrokonidien) und „Non-Lichensosi“ (nie mit Algen symbiontisch; Apothecien gewöhnlich kurzlebig, fleischig, selten lederig oder knorpelig; Asci dünnwandig; Jod bewirkt Blaufärbung einer kleinen apikalen Pore oder überhaupt keine Färbung; Paraphysen nicht knorpelig, nur selten ein Epithecium bildend).

Es besteht für ihn kein Zweifel darüber, daß die Flechten zusammen mit gewissen flechtenähnlichen Pilzen eine systematische Einheit bilden, die er als Lecanorales bezeichnet. Auf Grund seiner Untersuchungen stellt er fest, daß die parasymbiontischen Formen sich aus typischen „Flechten“ entwickelt haben. Dagegen läßt er es dahingestellt, ob alle flechtenähnlichen, saprophytischen Formen sich aus typischen Flechten entwickelt haben, wie dies z. B. bei der Gattung *Karschia* der Fall zu sein scheint, oder ob gewisse saprophytische Formen tatsächlich als primäre Pilze zu betrachten sind. Gewisse Flechtenparasiten, wie auch gewisse echte Pilze der Gattung *Karschia*, sind mit den Physciaceen nahe verwandt. Ernährungsphysiologisch stimmen sie nicht miteinander überein, wohl aber nahezu völlig in ihrem Bau. Daher ist NANNFELDT der Meinung, daß alle *Karschia*-Arten am natürlichsten als reduzierte Physciaceen aufzufassen sind. Er untersucht Discomyceten, die man bisher als Übergangsformen zwischen Flechten und Pilzen hinstellen suchte, und fand, daß sie in ihrem Bau durchaus mit den Flechten übereinstimmen. Er stellt diese daher zu den Lecanorales. Der Terminus „Flechten“ bezeichnet danach keine systematische Einheit, sondern nur eine biologische, und zwar ernährungsbiologische Gruppe.

Eine ähnliche Anschauung vertritt PALM (1932). Er findet am gleichen Standort neben gewöhnlichen Clavarien, die durch ihre Fruchtkörper an

die Oberfläche treten und deren Myzel in den äußersten Erdschichten verläuft, zwei Arten, die „Sklerotien“ (= Stromata) ausbilden, eine deutlich obere und untere Rinde besitzen und im Inneren zahlreiche Grünalgen beherbergen, welche nach seiner Beschreibung der Gattung *Cystococcus* s. l. anzugehören scheinen. Er findet fast in allen Algen intrazelluläre Haustorien, ferner die bei Flechten bekannten Vergrößerungen der Wirtsalge und Absterben derselben nach einer gewissen Zeit, ohne daß sie sich mehr teilen könnten. Er trennt diese stromabildenden Arten der Gattung *Clavaria* nicht von den übrigen Clavarien und versetzt sie etwa zu den Flechten, sondern spricht sich scharf dagegen aus, daß man in ähnlichen Fällen so verfahren ist.<sup>1</sup> Er führt einige solcher Beispiele an, unter anderem die Discomycetengattung *Guignardia*, die man, wenn sie auf Protococcalen parasitiert, mit dem Gattungsnamen *Verrucaria* versah, wenn sie auf *Prasiola* parasitiert, in *Mastodia* umtaufte, während die auf *Uva* vorkommende Art den Namen *Guignardia* behalten „durfte“.

Die Feststellung von Sklerotien in Verbindung mit Parasitismus auf Algen bei einer Art, die auch frei vorkommt, ist von größter Wichtigkeit für die Beurteilung der Homologien des sogenannten Flechtenthallus mit Sklerotien und sklerotienähnlichen Bildungen unter den Pilzen. Es lassen sich keine prinzipiellen Unterschiede zwischen den beiden Bildungen aufzeigen. Entwicklungsgeschichtlich sowohl als auch morphologisch-anatomisch ist der Flechtenthallus als ein Sklerotium (oder Stroma) mit Dauerentwicklung zu betrachten, das, den *Clavariasklerotien* völlig homolog, von parasitischen Pilzen aus verschiedenen Klassen der Discomyceten mit gewissen Algen gebildet wurde. PALMS zusammenfassende Behauptung, daß die Flechten echte, mit den Algen als Wirtspflanzen sklerotienbildende Pilze seien, führt also zu den gleichen Ergebnissen wie NANNFELDT'S Betrachtungen.

Diese Ansichten hatten etwas Bestechendes für mich. Ich zog sie bei dem Versuch, Ursprüngliches von Abgeleitetem zu unterscheiden, in Betracht. Ferner versuchte ich, die Ergebnisse von MOSER (1946) auszuwerten. MOSER sagt auf Grund ihrer Untersuchungen, daß man bei den Discomyceten in der Lage sei, das Ursprüngliche vom Abgeleitetem zu unterscheiden, indem man die Ausbildung des Deckgeflechtes berücksichtigt. Sie unterscheidet mit LOHWAG (1941) dreierlei Gruppen von Deckgeflechtem: das Derm, bei dem die Hyphen  $\perp$  antiklin (= senkrecht zur Oberfläche) verlaufen, die Cutis, deren Hyphen  $\parallel$  periklin (= parallel zur Oberfläche) verlaufen, und den Cortex, welcher eine dichtere und wirr verflochtene äußere Schicht darstellt.

Wenn das Deckgeflecht ein Derm war, konnte MOSER nachweisen, daß die Paraphysen, sei es durch Septierung, Verbreiterung der Hyphen,

<sup>1</sup> Über *Clavaria*-Flechten vgl. neuerdings GEITLER, 1955, 1956, und POELT, 1958 (redakt. Zusatz).

Abrundung der Zellen, Verzweigung oder durch Kombination der möglichen Variationen in das Derm am Margo übergehen. Sie zeigt, daß das Derm der Discomyceten der Paraphysenpalisade homolog ist. Die an Verzweigungen reiche Entstehungszone der Paraphysen an der Basis des Hymeniums müßte dann der Entstehungszone des Deckgeflechtes homolog sein. Je paraphysenunähnlicher das Derm ist, desto abgeleiteter ist es.

Bei der anatomischen Beschreibung des Fruchtkörpers und der Deckgeflechte halte ich mich an die Ausdrücke LOHWAGS (1941)<sup>1</sup>.

Auf Abb. 1 sind jene drei Arten des Derms halbschematisch dargestellt, welche bei den Flechten am häufigsten vorkommen. Fig. *a* zeigt ein

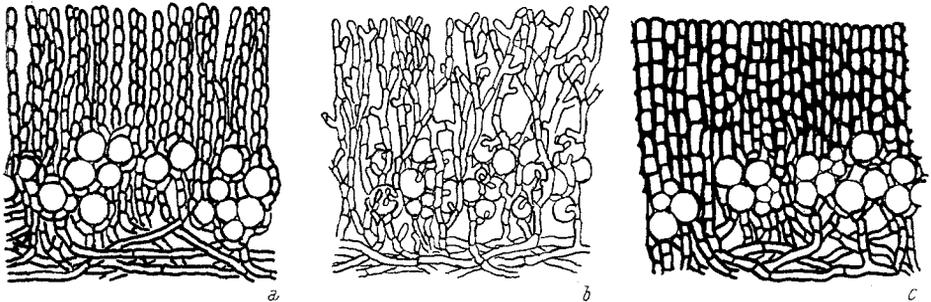


Abb. 1. Deckgeflechte aus der Gattung *Lecanora* (halbschematisch). *a* septiertes Hymeniderm, dessen basale Teile die Gonidienzellen dicht umgeben; *b* verzweigtes Trichoderm mit  $\pm$  locker umspannenen Gonidienzellen; *c* Paraderm mit eng „eingekammerten“ Gonidienzellen

septiertes Hymeniderm, welches aus septierten, mehr oder minder parallel gelagerten, unverzweigten Elementen besteht, die dicht gedrängt sind und in gleicher Höhe enden. Fig. *c* stellt ein Paraderm dar, eine „pseudoparenchymatische Rinde“, wie es in der Flechtenliteratur heißt. Damit wird aber nichts über die Entstehung gesagt. Es könnte sich auch um ein anderes, aus nicht antiklin gerichteten Hyphen aufgebautes Geflecht handeln. Der Ausdruck Paraderm beschränkt sich auf ein Deckgeflecht, das seine pseudoparenchymatische Struktur durch das Zusammentreten antikliner Elemente erhalten hat. Fig. *b* stellt ein verzweigtes Trichoderm dar, welches LOHWAG folgendermaßen definiert: Die haarartigen Elemente entspringen einer Cutis oder einem Hypoderm oder einer bloß dichteren Lage (Cortex) der Fruchtkörperteile, verlaufen getrennt oder zusammengebündelt, sind meist einfach, aber manchmal verästeln sie sich so reichlich und andauernd, daß der anfänglich lockere und antikline Hyphenverlauf immer undeutlicher wird und schließlich ein dichtes und wirres Geflecht vorliegt.

<sup>1</sup> Vgl. auch MOSER-ROHRHOFER, 1960 (redakt. Zusatz).

## Gliederung des Stoffes

Die Einteilung des Stoffes erfolgt nach systematischen Gesichtspunkten. Es werden die Familien der Lecanoraceae, Caloplacaceae, Lecideaceae und schließlich Flechten aus verschiedenen anderen Familien nacheinander behandelt. Die Gliederung der Gattung *Lecanora* erfolgt nach ihren drei Sektionen (*Eulecanora*, *Aspicilia* und *Placodium*). Weiters wurde versucht, die Flechten innerhalb der drei oben genannten Familien nach ihrer mutmaßlichen Entwicklungshöhe zu ordnen.

### I. *Lecanoraceae*

Die Gonidienalge aller frisch gesammelten Thalli dieser Familie gehört der Gattung *Cystococcus* s. l. an. Bei den Herbarexemplaren kann dies nicht mit absoluter Sicherheit behauptet werden, jedoch dürfte es sich auch bei ihnen überall um dieselbe Alge handeln, was aus der Gestalt und Größe der Zellen, der Form des Chromatophors, dem Vorhandensein eines zentralen Pyrenoids und der Autosporenbildung geschlossen werden konnte.

#### 1. Die Gattung *Lecanora*

##### A. Sektion *Eulecanora*

Innerhalb dieser Sektion wurden vier Gruppen herausgearbeitet, deren Charakteristik im folgenden gegeben wird.

Die Gruppe I umfaßt Arten, bei denen noch kein typischer Flechtenthallus ausgebildet ist. Die Hyphen wachsen wie in algenfreien Pilzmycelien in und auf dem Substrat und dringen in unregelmäßig verstreute Algenhäufchen ein. Der Verlauf der Einzelhyphe ist abhängig von der jeweiligen Lage der Algenzelle, die angebohrt wird. Die Einzelhyphe besitzt noch eine große Selbständigkeit und „eigene Initiative“ (diese geht ihr in gewebeähnlichen, dichten Thalli verloren; dort hat sie ihren streng angewiesenen Platz). Die Anbohrung erfolgt mittels intrazellulärer Haustorien. Es entsteht der Eindruck eines echten Parasitismus. Stets findet man zahlreiche, stark vergrößerte Gonidienzellen, die sich infolge der Pilzeinwirkung nicht mehr teilen, jedoch noch lange weiterleben und wahrscheinlich die aufgespeicherten Assimilate statt an ihre Nachkommen an die Pilzzellen abgeben müssen.

Während man an den Apothecien dieser Gruppe eine schrittweise Höherentwicklung verfolgen kann, bleibt das Lager im wesentlichen auf der oben geschilderten niedrigen Entwicklungsstufe stehen; die Apothecienentwicklung eilt der des Lagers voraus. Es finden sich hier die primitivsten aller von mir untersuchten Lecanoraceen, bei *Lecanora flavidula* das denkbar einfachste Discomycetenapothecium überhaupt.

Zur zweiten und dritten Gruppe der Sektion *Erulecanora* habe ich Arten gestellt, die Übergangsformen zur vierten darstellen können.

Die Gruppe IV umfaßt die höchstentwickelten Arten mit ausgeprägter körniger, warziger oder gefelderter Lagerkruste, auf der sich die Apothecien befinden. Das Lager ist deutlich geschichtet, die Apothecien sitzen. Von einem  $\pm$  breiten Markgeflecht aus, welches dem Substrat anliegt, wird als Grenze gegen den Luftraum ein Deckgeflecht mit antikliner Hyphenrichtung, also ein Derm, gebildet. Die Gonidienzellen liegen in dessen Bildungszone (Hypoderm), häufig auch in den mittleren oder selten in den distalen Teilen des Derms. Das Mark enthält bei den Gesteinsflechten stets zahlreiche Einlagerungen von Gesteinspartikelchen und ist ferner durch eigene Ausscheidungsstoffe von amorpher Konsistenz oder aber von Tröpfchen, Körnchen oder Kriställchen (Oxalatkriställchen?, vgl. MAGNUSSON, 1938) erfüllt. Während diese Einlagerungen meist graue Farbtöne haben, sind die Stoffe, die die Zwischenräume der Deckgeflechtshyphen häufig verkleben, meist lebhafter gefärbt, wobei Gelbtöne vorherrschen. Ferner wird das Deckgeflecht meist von einer toten Schicht, die sich als strukturlose Masse erweist und aus abgestorbenen Hyphen und leeren Membranen toter Algen bestehen dürfte, überlagert. Sie zeigt sich in  $\pm$  starker Ausbildung. FÜNFSTÜCK (1926) stellt bei Flechten, „die ein langes, Jahre dauerndes Dickenwachstum besitzen“, eine obere tote Schicht fest, die entweder durch atmosphärische Einwirkungen rasch zersetzt oder durch Regen  $\pm$  abgewaschen wird oder als eine undurchsichtige Masse ohne eigentliche Struktur dem lebenden Deckgeflecht aufgelagert bleibt. STOCKER schreibt dieser toten Schicht, die häufig das Deckgeflecht überlagert, zwei Aufgaben zu: Erstens ist sie für die Wasseraufnahme wesentlich, zweitens fungiert sie im trockenen Zustand als Lichtschutz für die darunterliegenden Algenzellen.

In der Gruppe IV vollzieht sich der Übergang von intrazellularen zu intramembranösen Haustorien. Man findet stets infolge Teilungshemmung vergrößerte Gonidienzellen.

Die Apothecien erheben sich verhältnismäßig hoch über das Lager. Sie besitzen eine mächtige, stark verflochtene Trama und ein ausgeprägtes Deckgeflecht an den Seitenwänden. Die Algenzellen liegen in zwei Zonen, die sich am Margo berühren: in einer trichterförmigen Zone unterhalb des Hypotheciums in der Trama und in einer Zone parallel zur Außenwand des Apotheciums, meist in den basalen Teilen des Deckgeflechtes. Die Höherentwicklung des Apotheciums läßt sich, ausgehend von den höchsten Formen der Gruppe I, durch die Betätigung einer marginalen Wachstumszone und die Einbeziehung von Algenzellen in regelmäßige Schichten relativ einfach erklären. Die Entstehung des geschichteten Lagers dagegen hat sich wahrscheinlich nicht einheitlich vollzogen. Ich fand zweierlei Typen von Zwischenformen zwischen der

ersten und vierten Gruppe, die in bezug auf die Höherentwicklung des Lagers Ausgangsformen für die vierte Gruppe darstellen können. Ich stelle diese zu der zweiten und dritten Gruppe.

Die Vertreter der Gruppe II zeigen in dem Maße, als sich ihre Trama („Mark des Fruchtkörpers“) verstärkt, im Lager Ansätze zu einem gonidienfreien Mark („Trama des Thallus“) infolge Wachstums und Geflechtsbildung der Mycelhyphen nahe der Unterlage. Ferner zeigen sich Ansätze zur Deckgeflechtsbildung, indem sich die Hyphenenden oberhalb der Gonidienzone antiklin in die Höhe richten. Eine Weiterentwicklung zu geschichteten, höher organisierten Thalli ist aus solchen Formen leicht zu verstehen.

Die Vertreter der Gruppe III bilden kein zusammenhängendes Lager aus, sondern  $\pm$  weit voneinander getrennte Warzen. Diese sind nun meiner Anschauung nach nichts anderes als Bildungen, die in Zusammenhang mit der Apothecienentwicklung entstehen. So wie bei der ersten Gruppe ein in oder auf dem Substrat wucherndes Mycel an bestimmten Stellen Fruchtkörper entwickelt, bildet es hier „Lagerwarzen“, welche oben das Hymen tragen. Diese sind von einem Deckgeflecht bedeckt, welches große Paraphysenähnlichkeit aufweist und vom Rande des Hymeniums bis zu der Stelle verläuft, an der das Gebilde dem Substrat aufsitzt. Es läßt sich dann häufig nicht entscheiden, ob das innere Geflecht der Warzen unterhalb des Hypotheciums bereits als Lagermark oder noch als Trama des Fruchtkörpers aufzufassen ist. In späteren Entwicklungsstadien wird die Warze nach unten zu stufenförmig breiter, so daß ein „Lagersockel“ entsteht, auf welchem ein hochaufsitzendes Apothecium thront. Man kann sich durchaus vorstellen, daß durch Verbreiterung des Sockels und Anschmiegen des Apotheciums ein Lagerfeld und durch Zusammentreten solcher Lagerfelder jene rissigen, gefelderten Thalli entstehen, die wir unter den höchstentwickelten Formen der Sektion *Eulecanora* (Gruppe IV) antreffen und später in veränderter Form (durch Einsenkung der Apothecien) bei den *Aspicilien* wiederfinden.

Die Algenzellen der Gruppe II und III werden mittels intrazellulärer Haustorien angebohrt. Es zeigen sich stets infolge Teilungshemmung vergrößerte Gonidienzellen.

#### a) Gruppe I

*Lecanora flavidula* MÜLL. ARG. (Brasilien; Rinde; Herb.; Juli). — Unregelmäßig verstreute Algenhäufchen, von Pilzhyphen durchzogen, bekleiden die feinen Risse, Gruben und Höhlen der Borke. Die Apothecien sind verkehrt kegelförmig in die Borke eingesenkt. Die verhältnismäßig wenigen Hyphen, die sie aufbauen, ziehen in geradem Verlauf von der Spitze des Kegels etwa gamsbartartig empor und enden als Paraphysen oder Asci im Hymenium, das die Basis des gedachten

Kegels bildet. Eine Differenzierung in Medulla, Trama, heterogene Trama, Margo und Deckgeflecht ist noch nicht vorhanden. Es lassen sich deutlich zweierlei Hyphenformen unterscheiden: plasmaarme, verhältnismäßig dickwandige, langzellige und plasmareiche, dünnwandige, kurzellige. Erstere werden im Hymenium zu den Paraphysen. Letztere entwickeln an ihren Enden die Asci. Es handelt sich wohl um die ascogenen Hyphen. Nach Anilinblaufärbung treten sie distinkt als tief dunkelblaue, dicke Hyphen hervor (Plasmareichtum!). Erstere bilden neben den Paraphysen auch kegelmantelförmig die Grenze zur Borke. Ihre Enden umgeben daher ringförmig das Hymenium. Manchmal sind sie an dieser Stelle dichter gelagert und ragen etwas über das Niveau des Hymeniums hinaus (Margoansätze!). An die Membranen dieser außen verlaufenden Hyphen sind gelbe Körnchen (Flechtensäuren?) angelagert. Aus dem kegelmantelartigen Verband heraus streichen da und dort einige Hyphen in die umliegende Borke. Sie dienen einerseits zur Befestigung, andererseits bohren sie Algen, die in benachbarten Spalten liegen, mittels intrazellulärer Haustorien an und besorgen die Ernährung. Es sei schon hier darauf hingewiesen, daß die Ausbeutung der Algen niemals von den ascogenen Hyphen besorgt wird. Die ascogenen Hyphen sind die Elemente der dikaryotischen Phase. Es wäre bei *L. flavidula* vielleicht lohnend, eine Untersuchung in bezug auf die Sexualität des Pilzes durchzuführen. Der Verlauf der ascogenen Hyphen und die Primitivität des Aufbaues lassen erwarten, daß sich an der Kegelspitze, von wo die Hyphen nach oben ziehen, noch ein einziges Archikarp befindet, das die ascogenen Hyphen nach oben zu entwickelt und aus dessen Basalzellen die Paraphysen entstehen, wie das bei primitiven Discomyceten der Fall ist. Es scheint so, als sei der Pilz in der ersten der beiden Entwicklungsphasen, die LOHWAG (1941) beschreibt, steckengeblieben. Er sieht die erste Entwicklungsphase dann als beendet an, wenn nach vollzogenem Sexualakt bzw. vollbrachter Kernpaarung sich Hüllfäden gebildet haben und die ascogenen Hyphen aufwärts gewachsen sind, um an ihren Enden die Asci zu entwickeln. Die zweiten Entwicklungsphase wurde von *L. flavidula* nicht mehr mitgemacht. Sie ist dadurch gekennzeichnet, daß eine marginale Wachstumszone auftritt (CORNER, 1929), durch welche eine Vergrößerung des Fruchtkörpers bewerkstelligt wird. Nach CORNER zieht eine Lage fädiger Hyphen von der Basis des Sexualapparates schräg aufwärts zum Rand des Fruchtkörpers. Diese Lage nennt er Medulla. Das Ende dieser Schicht, die wir mit einer Trichterfläche vergleichen können, setzt den Wachstumsrand zusammen. Dort werden sympodial nach innen und außen Hyphen abgegeben. Jene verbreitern die Paraphysenpallisade, diese vergrößern das Geflecht des Bechers, welches Trama genannt wird. Die Tramahyphen können sich apikal zu Kortikalelementen umformen, welche die Außenseite des Bechers bedecken

(LOHWAG, 1941). Von diesen Bildungen ist bei *L. flavidula* noch nichts zu sehen.

Die Haustorien werden meist so lang wie die Hälfte des Zelldurchmessers beträgt. Rund um die Eintrittsstelle kann man hier und da verdickte Membranpartien in der Algenzelle beobachten (Abb. 2 a). Im einzelnen vergleiche man die Verhältnisse von *L. albella*, bei welcher die Haustorien in frisch gesammelten Thalli geprüft wurden.

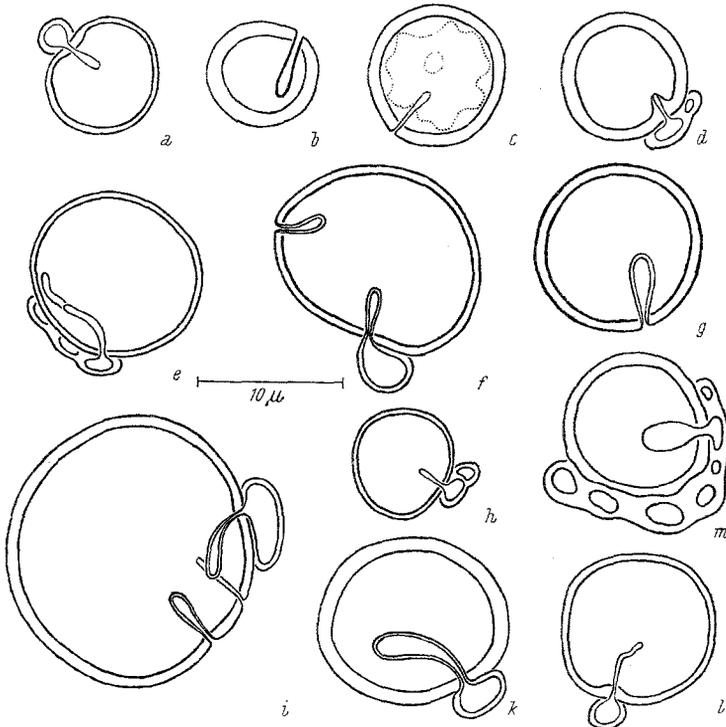


Abb. 2<sup>1</sup>. *Lecanoraceae*: Algenzellen mit intrazellulären Haustorien. a *Lecanora flavidula*, dünnwandiges Haustorium; b—d *L. albella*, b Haustorium von Algenmembransubstanz umgeben, c Haustorium, sich zwischen zwei Chromatophorenklappen drängend, d Haustorium vollkommen in Algenmembransubstanz eingeschlossen; e—m verschiedene Formen von intrazellulären Haustorien: e *L. Hageni*, f *L. dispersa*, g *L. Bormiensis*, h *L. Fécana*, i, k *L. varia*, l *Lecania dimera*, m *Lecanora cenisia*

<sup>1</sup> Die meisten in den Abb. 2—12 dargestellten Algenzellen wurden in Chlorzinkjod und nach Ausdrücken des plasmatischen Inhaltes gezeichnet; Ausnahmen bilden Zellen mit eingezeichnetem Chromatophor; diese wurden in Wasser untersucht; Membranpartien, die sich dunkler als die übrigen Membranteile färbten, werden punktiert wiedergegeben, Membranpartien oder Einschlüsse in den Membranen, die mit Chlorzinkjod eine tiefdunkelblaue Färbung ergaben, sind schwarz dargestellt. — Der Maßstab gilt auch für Abb. 3—12.

*Lecanora albella* (PERS.) ACH. f. *peralbella* NYL. (Wachau, NÖ.; auf Laubbäumen; Mai). — Die Apothecien sind einfach und ähnlich wie bei *Lecanora flavidula* gebaut. Jedoch sind sie flach und sitzen sehr breit der Unterlage auf. Sie sind zart und bestehen aus verhältnismäßig wenigen Hyphen. Diese ziehen im wesentlichen in einer Richtung von der Basis in das Hymenium hinauf. Die ascogenen Hyphen heben sich als kurz-zellige, gewundene, prall mit Plasma gefüllte Hyphen deutlich von den übrigen ab. Das Apothecium besitzt noch keine Medulla, die die Vergrößerung des Fruchtkörpers bewerkstelligt, also einen „fleischigen Becher“ und ein Deckgeflecht an seiner Peripherie ausbilden würde. Wohl aber könnte man Ansätze in einigen seitlichen, trichterförmig verlaufenden Strängen vermuten, zumal diese sich nach außen reich verästeln und jenen Wulst um das Hymenium aufbauen, den man bei *L. albella* schon bei Lupenvergrößerung deutlich sehen kann und der in den Bestimmungsbüchern als „Lagerstrand“ bezeichnet wird. Die Hyphen dieses Wulstes sind dick mit grauen Flechtenfarbstoffen inkrustiert.

Wie der Fruchtkörper ist auch das Lager einfach gebaut. Es werden Gruppen von Gonidienzellen von Hyphensträngen umspinnen und durchzogen. Letztere bilden Verzweigungen, welche sich um die einzelnen Algenzellen legen und intrazelluläre Haustorien entwickeln. Diese sind lang und bleiben in den meisten Fällen schmal. Sie erreichen  $\frac{3}{5}$  des Gesamtdurchmessers der Algenzelle, deren Membran verhältnismäßig dick ist. Die langen Haustorien verlaufen nicht radial, sondern legen sich zwischen die Chromatophorenklappen oder dellen den Chromatophor mäßig ein (Abb. 2 b, c). Es wurden neben funktionsfähigen Haustorien ausnahmsweise sowohl lebende als auch tote beobachtet, die mit einer dünnen Algenmembranschicht überzogen waren (Abb. 2 b). Selten ließen sich Haustorien finden, die in steil hügelartigen Verdickungen der Algenmembran steckten (Abb. 2 d).

TSCHERMAK (1941) findet bei *L. albella* ACH. ebenfalls intrazelluläre Haustorien. Bei dieser treten ähnliche Stadien der Ausschaltung der Haustorien auf wie bei der hier untersuchten forma *peralbella*. Es verhalten sich also die typische species und eine forma derselben gleich, so wie es auch in einigen anderen Fällen beobachtet wurde und im folgenden beschrieben wird.

*Lecanora chlorona* ACH. (Südchina; Nadelbäume; Herb.). — Die Flechte steht offenbar auf einer etwas höheren Entwicklungsstufe als *L. flavidula* und *L. albella*. Das zarte Apothecium ist schüsselförmig und sitzt mit der ganzen Unterseite der Unterlage auf. Das Lager besteht aus Algengruppen, die von Pilzhypen umspinnen und durchzogen werden. Jedoch ist das Gefüge enger als bei den beiden vorigen Vertretern der Lecanoraceen. Es ist eine unregelmäßige, meist zusammenhängende Lagerkruste ausgebildet. Sie ist unterhalb des Apotheciums

deutlich entwickelt und legt sich seitlich als Lagerrand an dieses an. Am Aufbau des Apotheciums nimmt eine größere Anzahl von Hyphen teil als bei den bisher besprochenen Arten. Der Aufbau ist dichter. Es ist eine deutliche, flach trichterförmige oder beinahe schüsselförmige Lage paralleler Hyphen vorhanden, die bis an den Rand des Hymeniums zieht und einen Margo aufbaut. Diese marginale Wachstumszone betätigt sich als solche noch nicht stark und bildet nur einen Abschluß des Hymeniums, in dem die Enden der Medullahyphen sich als Paraphysenlage an die äußersten Asci anschließen. Von den unteren Abschnitten der Medulla wird nach innen, also hymeniumwärts, ein lockeres Geflecht gebildet, in dem man aber noch zum Großteil Hyphen in geradem Verlauf nach oben verfolgen kann, die sich als junge Paraphysen in das Hymenium einschieben. Nach außen baut sie eine schmale, wirr, aber locker verflochtene Trama auf. Mit dieser ist das Apothecium, ohne daß ein Deckgeflecht entwickelt wäre, ohne scharfe Grenze in die Häufchen des unregelmäßigen Lagers eingebettet. Als ascogene Hyphen kann man kurze, kurzellige, gewundene, sich dunkel färbende Hyphen ansprechen, aus denen man die jungen Asci entstehen sieht. Sie liegen knapp unterhalb des Hymeniums, im Hypothecium, verstreut. Ihre Anordnung deutet auf Caryogamie an mehreren Stellen hin und erweckt nicht den Eindruck der Ursprünglichkeit wie bei *L. flavidula*. Im Vergleich zu dieser und zu *L. albella* besteht ferner noch folgender Unterschied: Das Apothecium besitzt hier bereits „eigene“ Gonidien. Während bei *L. flavidula* nur einzelne Hyphen in die umliegende Borke geschickt werden, die im Wege liegende Algenzellen anbohren, bezieht hier die Medulla in dem Maße, als sie nach außen ein lockeres Tramageflecht aufbaut, in dieses Gonidien mit ein. Sie liegen in ihm — noch nicht in einer regelmäßigen Schicht —, aber deutlich unterhalb der Medulla (einige in ihr selbst) eingebettet.

Die Hyphen senden derbe, auffallende Haustorien in die Gonidienzellen. Diese besitzen nicht so dicke Membranen wie bei *L. albella*. Die Haustorien sind dagegen breiter, sowohl an der Eintrittsstelle als auch in den übrigen Teilen. Sie sind manchmal mit Algenmembransubstanz überzogen, jedoch nie in Verdickungen eingeschlossen. Sie wirken ähnlich wie die von *L. Bormiensis* (Abb. 2 g).

*Lecanora Hageni* ACH. (1. Gaweinstal, NÖ.; altes Holzwerk; Mai; 2. Allgäuer Alpen; Holzgeländer; August; 3. Zürich; Laubbäume; Herb.; September; 4. Dijon; Parkanlage; Herb.; September). — Die zarten Apothecien sitzen sehr breit auf. Die kurzen Seitenwände sind bereits mit einem Deckgeflecht bekleidet, was bei allen vorher beschriebenen Flechten nicht der Fall war. Die fächerförmig ausstrahlenden Hyphenenden der Medulla bauen den Margo auf. Die Strahlen verzweigen sich schwach und umschlingen Gonidienzellen. An der Seitenwand reihen

sich vom Margo bis zur Basis des Apotheciums antiklin verlaufende Hyphen aneinander. Sie verzweigen sich schwach, enden in gleicher Höhe und bilden ein Trichoderm aus, dessen Wände sehr dick und mit grauen Ablagerungen bedeckt sind. Die Endzellen sind genauso kopfig aufgebläht wie die der Paraphysen. Das Lager ist einfach: ein dünnes Luftmycel wuchert in unregelmäßigen Häufchen von Algenzellen. Es zeigen sich intrazelluläre Haustorien, was mit den Untersuchungen von TSCHERMAK übereinstimmt; sie sind in den typischen Fällen auffallend lang. Von einer meist breiten Eintrittsstelle aus wachsen sie zuerst gegen die Zellmitte zu, biegen jedoch dann in stark S-förmiger oder andersgearteter, oft schlangenförmiger Krümmung zurück. Oder sie wachsen wellenartig in einem Abstand parallel zur Membran. In gestrecktem Zustand würden sie die Länge des ganzen Zelldurchmessers erreichen. Knapp nach der Eintrittsstelle verbreitern sie sich ein wenig und bleiben im allgemeinen gleich breit (Abb. 2 e). Ich untersuchte einen frischen Thallus im Juni, einen im Herbst und ferner zwei im Herbst gesammelte Herbarexemplare. Sie zeigten sowohl Übereinstimmung in der Ausbildung der Haustorien als auch Übereinstimmung in der Art der Abwehr von seiten der Alge. Es wurden jedoch nur wenige Membranverdickungen mit dunklen Einschlüssen beobachtet, während TSCHERMAK (1941) sie bei der im Mai untersuchten Form als häufig angibt. Es scheint also wohl, als ob hier kein jahreszeitlicher Rhythmus in der Ausbildung der Haustorien und der Abwehr von seiten der Alge vorläge. Es wird wohl so sein, daß die Art des Angriffes innerhalb bestimmter Grenzen bei ein und derselben Flechte gleich ist, jedoch geringfügige Schwankungen möglich sind.

*Lecanora dispersa* (PERS.) ACH. FLK. (1. Kalenderberg bei Mödling, NÖ.; Kalk; Januar; 2. Patscherkofel, Tirol; krist. Gest.; Juli). — Bei den untersuchten Exemplaren fehlt das Lager völlig. Das Mycel, das die Apothecien miteinander verbindet, ist noch algenfrei. Der Aufbau des Apotheciums ist dem von *L. Hageni* ähnlich. Während jedoch bei dieser erst wenige antikline Hyphen sich zu einer niedrigen Becherwand zusammenlegen, ist sie bei *Lecanora dispersa* bereits höher und ausladender entwickelt, so daß sich das Apothecium von der Unterlage stärker erhebt. Die Becherwand wird von einem regelmäßigen Deckgeflecht von unverzweigten, säulenartigen, eng nebeneinanderliegenden septierten Hyphen aufgebaut, die in gleicher Höhe enden und der Paraphysenpalisade sehr ähnlich sind, was nach MOSER (1946) ein Zeichen für Primitivität wäre. Diese Art des Deckgeflechtes nennt Moser (1946 bzw. 1951) ein septiertes Hymeniderm. Es zeigen sich bei *L. dispersa* auf Kalk wie auch auf kieselhaltigem Gestein im Januar und Juli die gleichen Ergebnisse: keulenförmige intrazelluläre Haustorien in den Algenzellen des Apotheciums, die die Länge eines Viertels des Zelldurchmessers der Gonidien-

zelle erreichen (Abb. 2 f). Leichte Membranverdickungen der Algenzelle an der nicht besonders schmalen Eintrittsstelle sind selten. Mit Algenmembransubstanz überzogene Haustorien wurden beobachtet.

*Lecanora dispersa* (PERS.) ACH. FLK. f. *coniotropa* (TH. FR.), die in der Umgebung von Gerlos, Tirol, auf kristallinem Gestein wächst, wurde im Oktober untersucht und zeigt die gleichen Verhältnisse wie die typische Art.

*Lecanora Bormiensis* NYL. (Gerlos, Tirol; altes Holzwerk; Oktober). — In den Apothecien ist die Medulla in Form einiger paralleler Hyphenzüge, die einen flachen Trichter bilden, deutlich erkennbar. Von ihr aus werden eindeutig nach oben die Paraphysen und nach unten die Trama mit anschließendem Deckgeflecht entwickelt. *L. Bormiensis* zeigt diese Verhältnisse besonders klar, da sie derbe Hyphen mit eindeutigem Verlauf besitzt. Die Gonidienzellen liegen in der Trama und an der Basis des Deckgeflechtes, im Hypoderm. Dieses baut eine ansehnliche Becherwand auf und besitzt ein charakteristisches Aussehen: im Querschnitt erscheint es netzförmig. Die im wesentlichen antiklin verlaufenden Hyphen entwickeln nach allen Richtungen Querverbindungen zueinander, die erst in Anilinblaupräparaten deutlich hervortreten: es zeigt sich ein tiefblaues Netz der zusammenhängenden Plasmastränge, begleitet von den breiten, weißen Säumen der stark quellbaren Membranen. Infolge der schwachen Lichtbrechungsunterschiede und der Verklebung der Zwischenräume mit Ausscheidungsstoffen (Flechtensäuren?) läßt sich die Struktur der Deckgeflechte in ungefärbtem Zustand kaum erkennen. MAGNUSSEN (1938) hat unrecht, wenn er auf Grund seiner ungünstigen Präparationsmethoden die spezifische Ausbildung der einzelnen „Rinden“ leugnet. So zeigen z. B. die zwei anschließend besprochenen Arten einen sehr ähnlichen Bau des Apotheciums, die Deckgeflechte jedoch und die Anordnung der Algenzellen sind verschieden und charakteristisch für jede einzelne. Es ist auffällig, daß hier, so wie die Hyphen der Medulla und ihrer Bildungen ein derbes Aussehen haben, auch die intrazellularen Haustorien auffallend plump wirken. Sie erstrecken sich in einer Länge, die dem halben Zelldurchmesser gleichkommt, ziemlich gerade in das Innere der Algenzelle. Ihre Eintrittsstelle ist im Verhältnis zu der anderer intrazellulärer Haustorien zwar mäßig breit, nach innen zu schwellen die dickhäutigen keulenförmigen Gebilde jedoch stark an (Abb. 2 g).

*Lecanora Fééana* MÜLL. ARG. (Ost-Usambara, Afrika; Stämme des Regenwaldes; Juli). — Die Apothecien zeigen einen ähnlichen Bau wie die der vorigen Arten, jedoch sind die Hyphen zarter und es besteht eine dichtere Verflechtung in allen Teilen, so auch in der Medulla. Das Tramageflecht ist bedeutend enger als bei der vorigen, das Deckgeflecht birgt die Algen und umschlingt sie in einem dicht gebauten, verzweigten Trichoderm. Es ist auffällig, daß hier entsprechend der zarten Beschaffenheit

der Hyphen auch die intrazellularen Haustorien ungewöhnlich fein ausgebildet sind (Abb. 2 h). Man findet sie überhaupt erst nach langer, mühevoller Untersuchung und Drehung der einzelnen Zellen unter dem Deckglas.

Ferner fallen Verdickungen in der Membran der Algenzellen auf, in denen höchstwahrscheinlich kleine Haustorien eingeschlossen sind; es gelingt aber nicht, sie zu sehen. Jedoch kann man öfter durchwachsene Buckel finden und daher annehmen, daß kleine, funktionsfähige Haustorien eingeschlossen werden, dann aber wieder genügend zelluloselösende Fermente ausscheiden, um sich aus der Einkapselung zu befreien. Manchmal stecken breite Hyphenenden in den Algenzellen. Sie sind wahrscheinlich nach dem Tod der Zelle eingedrungen und unterscheiden sich scharf von den äußerst feinen, echten Haustorien.

*Lecanora varia* (EHRH.) ACH. var. *leptacina* SMAFT. f. *nigritula* D. TORRE et SARNTH. (1. Trins, Tirol; Holz; März; 2. Bayern; Baumstämme; Herb.). — Ich stelle diese Art an das Ende der ersten Gruppe, weil sie schon gewisse Übergänge zur nächsten Gruppe zeigt. Ihr krustenförmiges Lager ist zwar noch immer deckgeflechtsfrei und zeigt noch keine Schichtung, jedoch findet man an zahlreichen Stellen ein Hervortreten des Pilzmycels gegenüber den Algen. Die Pilzhypfen sind zahlreicher und dichter als in den übrigen besprochenen Fällen vorhanden. Sie bedecken die Algenhäufchen an der Oberseite durch stärkeres Wuchern. Ferner scheint mir das Apothecium das höchstentwickeltste dieser Gruppe zu sein. Schon bei schwacher Vergrößerung beweist die dunkle Färbung der marginalen Wachstumszone mit Anilinblau den starken Plasmareichtum ihrer Hyphen, was auf eine starke Betätigung dieser Zone (nach CORNER, 1929, „growing point“) schließen läßt. Die zweite Entwicklungsphase, die das Apothecium der eingangs genannten Flechte *L. flavidula* überhaupt nicht mitmacht, wird von *L. varia* vollkommen durchschritten. Eine lang andauernde und starke Vergrößerung des Fruchtkörpers wird durch die von den Enden der Medulla mächtig entwickelte marginale Wachstumszone bewerkstelligt. Zentrumwärts ist eine deutliche Paraphysenlage vorhanden, welche ebenso wie das ständige Einschieben neuer, junger Paraphysen von der Medulla aus durch die heterogene Trama hindurch eine Verbreiterung des Hymeniums bewirkt. Peripheriewärts wird die Trama und die Becherwand verstärkt und durch die Neubildung von Hyphen am Margo einerseits und Geflechtentwicklung in der heterogenen Trama andererseits ein Emporheben von der Unterlage, ein Höherwerden des Bechers bewirkt, wodurch das Apothecium nicht mehr so breit aufsitzt wie bei der zuletzt beschriebenen Flechte. Das Deckgeflecht ist ein Trichoderm, das ähnlich wie die Paraphysen leiterförmige Querverbindungen zwischen den antiklinen Deckgeflechtshypfen aufweist.

Sowohl lange Hyphen als auch kurze Seitenabzweigungen entwickeln intrazelluläre Haustorien, mit denen sie auf den Algen schmarotzen.

Diese liegen in der Trama, und zwar hier bereits in einer  $\pm$  regelmäßigen, breiten Zone. Die Haustorien werden von einer schmalen Eintrittsstelle aus regelmäßig breiter und fallen in vollentwickeltem Zustand sehr auf. Sie erstrecken sich dann meist in einem Bogen, der einen Kreisabschnitt beschreibt, in das Zellinnere. Geradegestreckt, würden sie im Maximalfall  $\frac{3}{4}$  des Zelldurchmessers erreichen (Abb. 2 k). Kleine Haustorien sind noch nicht gebogen und stecken nur in Ausnahmefällen vollkommen in Verdickungen der Algenmembran (Abb. 2 i). Es fanden sich auch praktisch keine Verdickungen an der Basis erwachsener Haustorien. Manche, nach ihrem geschrumpften Protoplasten zu schließen abgestorbene Haustorien sind nach Chlorzinkjodfärbung dunkel konturiert. Die Algenzelle hat im Verlauf der allgemeinen Membranverdickung auch um diese Membranstoff abgeschieden. Es ist auffällig, daß sich manchmal bis zu 5 Haustorien in einer Zelle befinden.

*Lecanora varia* (EHRH.) ACH. var. *apochroea* (Trins, Tirol; Holz; März) verhält sich ebenso.

#### b) Gruppe II

*Lecanora cenisia* (ACH.) (Wachau, NÖ.; krist. Gest.; Mai). — Die Apothecien zeigen infolge reichlicher Geflechtsentwicklung in der Trama eine bedeutend größere Tiefe als alle vorher besprochenen<sup>1</sup>. Sie erheben sich bedeutend höher über das Niveau des Lagers und sitzen schmaler auf. Die marginale Wachstumszone ist deutlich entwickelt. Sie bildet eine Paraphysenlage nach innen und eine mächtige Verästelungszone („Lagerrand“) nach außen, welche über das Niveau des Hymeniums emporragt. Sie führt in breiter Lage die Gonidien. Die Enden ihrer Hyphen ragen frei in antikliner Anordnung über die Algen hinaus und sind mit gelblichen Stoffen (Flechtensäuren?) verklebt. Die Trama und das Hypoderm der deckflechtsähnlichen Ansätze gehen also hier noch fließend ineinander über und die ganze Zone führt die Gonidien. Wegen der stärkeren Entwicklung der Trama und der Ausbildung eines Markes steht *L. cenisia* auf einer höheren Stufe als *L. varia*. Jedoch ist die Deckflechtsentwicklung sowohl auf dem Apothecium als auch auf dem Lager eine unvollkommene.

Der Pilz parasitiert mit intrazellularen Haustorien auf der Alge. Diese sind von charakteristischer Gestalt: von einer schmalen Eintrittsstelle aus erscheinen sie blasenförmig aufgetrieben (Abb. 2 m). Das schmale Mark ist von leeren Algenmembranen erfüllt.

<sup>1</sup> Die Tiefe wird an medianen Querschnitten gemessen. Man rechnet sie von den äußeren Enden der Paraphysen bis zu der Stelle, an welcher der Fruchtkörper dem Lager aufsitzt bzw. bis zum Übergang der Trama in das Lagermark; vgl. MAGNUSSON, 1938.

*Lecanora epanora* ACH. (Wachau, NÖ.; krist. Gest.; Mai) schließt sich in ihrem Bau an die vorige an, jedoch zeigt das Apothecium bereits eine Trennung von Trama und Deckgeflecht, ferner liegen die Gonidien in zwei Zonen angeordnet, so wie wir es bei den meisten hochentwickelten Arten der Sektion *Eulecanora* finden. Die eine Zone streicht trichterförmig unterhalb der heterogenen Trama, wobei man in voll ausgebildeten Apothecien nur mehr in marginahen Teilen die direkten Abzweigungen der Medulla feststellen kann, die sich um die Gonidien legen. Weiter unten markieren die Gonidien nur mehr ihren trichterförmigen Verlauf. Eine zweite Gonidienzone entwickelt sich an der Basis (im Hypoderm) des Deckgeflechtes und vereinigt sich in spitzem Winkel am Margo mit der ersten. Die Trennung zwischen Trama und Deckgeflecht ist noch nicht so scharf durchgeführt, wie wir es bei den höher entwickelten Arten der Sektion *Eulecanora* fast immer antreffen: bei *L. epanora* sendet die Medulla aus der trichterförmigen Gonidienzone heraus lange, annähernd parallele, antikline Hyphenzüge an die Oberfläche des Bechers, welche hier ein stark verästeltes Trichoderm ausbilden, das in seinen basalen Teilen die Gonidien birgt. Bei den höher organisierten Formen jedoch besteht die Trama nicht aus solchen parallelen Hyphenzügen, sondern aus einem  $\pm$  dichten Geflecht, auf das nach außen zu das Derm folgt. Die basalen Teile des Deckgeflechtes umgreifen deutlich fingerförmig die Gonidien und entwickeln intrazelluläre Haustorien von keulenförmiger Gestalt. Der Hals ist verhältnismäßig breit ausgebildet (Abbildung 3 a).

Im Vergleich zu dem mächtig entwickelten, tiefen Apothecium wirkt das Lager sehr zart und erreicht im Maximalfall eine Dicke von 0,5 mm. Die Kruste ist noch nicht deutlich geschichtet. An der Basis des Apotheciums wird das Trichoderm leicht verschleimt und gonidienlos und setzt sich auf der Oberfläche des Lagers nicht fort. Das Lager besteht aus dicht nebeneinanderliegenden Algenhäufchen, in denen der Pilz wuchert. In der substratnahen Zone zeigen sich jedoch bereits Markansätze in Form einiger  $\pm$  periklin verlaufender langzelliger Hyphen. Bei Chlorzinkjodfärbung finden sich hier so wie bei *L. cenisia* zahlreiche leere Membranen toter Algenzellen. Oberhalb der lebenden Gonidienzone bildet der Pilz ein schmales, lockeres Geflecht, dessen Hyphenenden sich senkrecht zur Oberfläche aufrichten und damit ähnliche Ansätze zur Deckgeflechtsbildung machen wie bei der vorigen Flechte. Die Art der Umschlingung der Algenzellen und die Ausbildung der Haustorien ist die gleiche wie im Fruchtkörper.

### c) Gruppe III

*Lecanora polytropa* ACH. (1. Zentralalpen; krist. Gest.; Juli; 2. Tirol; krist. Gest.; Herb.). — Die frisch gesammelten Thalli zeigen kleine, ge-

trennt liegende Kuppen, die oben Apothecien tragen. Die unverzweigten Paraphysen des Hymeniums gehen am Margo in ein septiertes Hymeniderm über, das die Kuppen bekleidet. Die Membranen sind dick, stark quellbar und durch graugelbe Substanzen miteinander verklebt. Die Gonidienzellen liegen an der Basis des Deckgeflechtes und verlaufen vom Margo bis zur Basis der Kuppen. Wenn man aus den oben angeführten Gründen Flechten, die der *Lecanora dispersa* ähnlich sind, als Ausgangsformen ansieht, so fällt es in diesem Zusammenhang besonders auf, daß wir bei *Lecanora polytropa* dasselbe Deckgeflecht antreffen wie dort (*Lecanora dispersa* zeigt als einzige der ersten Gruppe ebenfalls ein septiertes Hymeniderm). Die große Paraphysenähnlichkeit des Deckgeflechtes sowohl an den Randteilen des Apotheciiums als auch an den seitlichen Teilen der Kuppe läßt die Annahme zu, daß gleichzeitig mit der immer stärker werdenden Vergrößerung der Trama im Inneren des Apotheciiums ein Sterilwerden der Randteile der Fruchtschicht erfolgt.

Bei den Herbarexemplaren, die einer anderen Varietät (var. *alpigena*) angehören, vollzieht sich ein deutlicher Übergang von den Paraphysen über ein septiertes Hymeniderm zu einem Deckgeflecht, welchem die Ausbildung von Seitenbrücken einen netzartigen Querschnitt verleiht. Das gleiche Deckgeflecht trägt *L. Bormiensis*, jene Form, die sich in der ersten Gruppe an *L. dispersa* anschloß. Die Zusammenhänge sind überraschend. Sie stellen zumindest der obigen Annahme kein Hindernis entgegen. Dazu kommt bei den Herbarexemplaren noch eine andere Tatsache: ich fand hier kleine, unscheinbare Lagerteilchen in Form von Kuppen da und dort aus dem Mycel entstehen, die bei Lupenvergrößerung keine Apothecien zeigten. In einigen fand ich nach langwieriger Präparation Apothecienanlagen, in anderen jedoch keine. Wenn es in den Bestimmungsbüchern „Lager unscheinbar, undeutlich oder fast fehlend“ heißt, werden wahrscheinlich diese kleinen, apothecienfreien Warzen gemeint sein. Es wäre durchaus zu verstehen, daß im Verlaufe des allgemeinen Sterilwerdens, welches man von den niederen Krustenflechten zu den hochentwickelten Blattflechten beobachtet, die ursprünglichen Apothecienwarzen zu sterilen Warzen geworden sind. So könnte man sich die Entstehung der warzigen Lager vorstellen, die nur mehr in der Mitte des Thallus reichlich Apothecien tragen, deren übrige Warzen jedoch teilweise — am Rand des Lagers vollkommen — steril bleiben.

Der Pilz sendet intrazelluläre Haustorien in das Innere der Algenzellen, wobei er den Chromatophor deutlich zurückdrängt. Die Membran der Algenzelle (*Cystococcus*) ist auffallend dick. Auch nach längerer Kultur auf Knop-Agar wurde diese Eigenschaft beibehalten. Die jungen Haustorien sind schmal und gerade, sie wirken häufig steif. Später wachsen sie bis zur Zellmitte vor und ihre Spitze wird aufgetrieben. Dadurch vergrößert sich die absorbierende Oberfläche. Wenn sie noch

länger werden, scheint der Chromatophor zu großen Widerstand zu leisten, und die Spitze biegt entweder schwach zur Seite oder knickt um. Der lange Hals bleibt schmal (Abb. 3 c). Es scheinen alle Algenzellen im Laufe ihrer Entwicklung von Haustorien befallen zu werden. Eine Zelle zeigt bis zu drei Haustorien. Es kommen in der gleichen Zelle wirksame

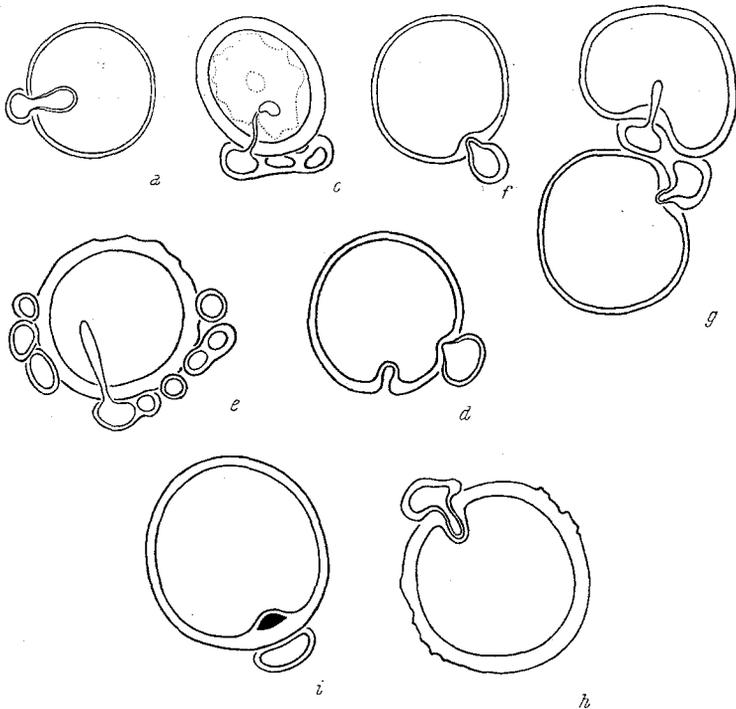


Abb. 3. *Lecanoraceae*: Algenzellen mit intrazellularen Haustorien und ausgeschalteten Jugendstadien derselben. a *Lecanora epanora*, Haustorium mit breitem Hals; c *L. polytropa*, Haustorium mit schmalen Hals und umgebogenem, aufgetriebenem Ende; d *L. carpinea*, in Zellulose eingeschlossene Jugendstadien von Haustorien; e *L. Gislerriana*, Haustorium; f, g *L. gangaleoides*, f in Zellulose eingeschlossenes Jugendstadium eines Haustoriums, g von Haustorien durchwachsene Membranverdickungen der Algenzelle; h, i *L. distracta*, h jüngeres Haustorium vollkommen von Algenmembransubstanz umgeben; i buckelförmige Verdickung der Algenmembran mit dunkelviolettfärbbarem, hohlkuppenförmigem Einschluß.

und mit Algenmembran überzogene, also ausgeschaltete vor. Ich konnte jedoch auch Stadien sehen, aus denen man schließen kann, daß das Haustorium bis zum Tod der Alge funktioniert und danach noch Teile des Protoplasten absorbiert: an den dicken, umgebogenen Spitzen der unüberzogenen, kräftigen, deutlich doppelt konturierten Haustorien klebten nur mehr Reste des Zellinhaltes. Diese Beobachtungen gelten

für das Lebendmaterial. Das Herbarmaterial zeigt ebenfalls intrazelluläre Haustorien.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Lecanora dispersoareolata* (SCHÄR.) STITZENBG. (Vikarspitze; krist. Gest.; August). Unterschiede im Vergleich zur vorherigen Flechte bestehen darin, daß die Warzen mehr flach, fast schüppchenförmig ausgebildet sind und in ihrem Inneren zwei Gonidienzonen aufweisen: außer der randlichen Zone an der Basis des Deckgeflechtes auch noch eine deutliche „apothecieneigene“, welche tief trichterförmig unterhalb des Hymeniums verläuft. Die Medulla hebt sich in den voll entwickelten Apothecienschuppen aus dem wirren Geflecht der Trama nicht mehr hervor. Das Deckgeflecht ist ein septiertes Hymeniderm, das stellenweise einige Verzweigungen ausbildet und trichodermalen Charakter annimmt. Die Hyphen haben dicke, stark quellbare Wände und führen in den Zwischenräumen einen gelblichgrauen Stoff wie bei der vorigen Flechte, der entweder amorph ist oder stellenweise in Form von Körnchen an den Membranen haftet.

In die Gonidienzellen dringen intrazelluläre Haustorien ein, welche eine ideale Keulenform besitzen. Sie erreichen eine Länge von  $\frac{2}{3}$  des Durchmessers der Algenzelle. Sie sind auffällig und zeigen sich in jeder Zelle. Es wurden auch zahlreiche kleine und weniger oft mittelgroße beobachtet, die vollkommen in Algenmembransubstanz eingeschlossen waren. Selten konnte ich eine neuerliche Durchbrechung solcher Membranverdickungen durch kleine Haustorien feststellen.

*Lecanora carpinea* WAIN. (Sagan, Schlesien; Alnusstämme; Herb.: Juli). — Vom Apothecium gehen deutliche Sockelbildungen aus. Eine marginale Wachstumszone gibt nach innen Paraphysen, nach außen reichverzweigte Hyphen ab, welche sich an ein verzweigtes Trichoderm anschließen, das die Becherwand und den Sockel überzieht. Das Trichoderm stellt hier gegenüber den Paraphysen nichts Abgeleitetes dar, denn diese sind bei *L. carpinea* ebenso verästelt. Zwischen den „Lagersockeln“, auf welchen die Apothecien sitzen, ziehen zahlreiche algenfreie Hyphen in und auf der Borke. Die Gonidienzellen liegen in zwei Zonen im Apothecium, ähnlich wie bei der vorigen Flechte: in einer trichterförmigen inneren in der Trama und einer äußeren, die an der Basis des Deckgeflechtes verläuft und sich in den Lagersockel hineinzieht.

Der Pilz parasitiert mittels intrazellulärer Haustorien auf der Alge. Sie sind im typischen Fall schlank keulenförmig und häufig ganz leicht nach einer Seite gebogen. Es lassen sich Stadien finden, in denen der Pilz ziemlich breite „Senker“ (bei der Haustorienentwicklung zuerst ausgebildete Perforationsfortsätze der Haustoriummutterzellen; LOHWAG, 1941) in die Membran der Gonidienzellen geschickt hat, welche sich darüber buckelförmig verdickt hat (Abb. 3 d). Ferner finden sich auch junge, bereits keulenförmige Haustorien in steilen Buckeln eingeschlossen

(Abb. 3 d). Letztere können in Ausnahmefällen wieder durchbrochen werden. Große Keulen ( $\frac{2}{3}$  des Zelldurchmessers der Algenzelle lang), die ganz dünn mit Zellulose überzogen sind, lassen darauf schließen, daß sie funktionslos geworden sind und die im Zuge der allgemeinen Membranverdickung angelagerte Membransubstanz nicht mehr lösen können.

#### d) Gruppe IV

*Lecanora Gislerriana* MÜLL. ARG. (1. Kleinasien; krist. Gest.; Herb.; August; 2. Transsylvanien; krist. Gest.; Herb.; Juli). — Die Flechte verhält sich an beiden Fundorten in jeder Hinsicht gleich. Dicke, oft fast kugelförmige „Lagerwarzen“ liegen nebeneinander. In der Mitte des Thallus kann man fast überall auf ihnen Hymenien feststellen. Das Hymenium geht am Margo in ein septiertes Hymeniderm über, welches sich allmählich verzweigt und Anastomosen zwischen den Tochterzellen einer Hyphe und ebenso zwischen den Zellen benachbarter Hyphen ausbildet. Die Membranen sind stark verquollen. Weiter vom Margo entfernt und auf dem Thallus bietet das Deckgeflecht das Bild eines Plektosiroderms (MOSEK, 1946). Ein Siroderm entsteht durch Aufblähung der einzelnen Zellen aus einem septierten Hymeniderm, wodurch ein kettenförmiges Bild zustande kommt. Bei Verzweigung und Verflechtung wird daraus ein Plektosiroderm. Die Gonidienzellen liegen in trichterförmiger Anordnung in der Trama unterhalb der Medulla — soweit sich deren parallele Hyphen noch aus dem wirren Geflecht herausheben — und im Hypoderm des Deckgeflechtes. Sie zeigen im Inneren spitzkeulige Haustorien mit mäßig schmalen Hals. Die Haustorien sind gerade und erreichen an Länge die Hälfte des Durchmessers der Algenzelle (Abb. 3 e). Ferner wurden in der Membran der Gonidienzellen Ausstülpungen von eng anliegenden Hyphenzellen beobachtet, die stets schmaler als die Senker der vorher genannten Flechte bleiben.

*Lecanora ganagaleoides* var. *variegata* STR. nov. (Kurdistan; krist. Gest.; Herb.). — Das Lager ist höckrig. Dementsprechend befinden sich die Gonidienzellen nicht in einer einheitlichen Zone. Sie liegen gruppenweise im Deckgeflecht verstreut, welches als ein verzweigtes Trichoderm ausgebildet ist. Der antikline Verlauf ist zwischen den einzelnen Gruppen deutlich sichtbar. Oberhalb der hier besonders breiten Gruppen von eng beisammenliegenden Algen neigen die Hyphenenden deckend periklin zusammen, so daß man in manchen Schnitten den Eindruck hat, eine Cutis liege über einer verzweigten Zone, deren Hyphen die Gonidienzellen umspinnen. Erst bei Durchsicht zahlreicher Schnitte bekommt man das richtige Bild. Die Zwischenräume der distalen Deckgeflechsteile sind mit graugelben Flechtensausscheidungsstoffen erfüllt.

Die Apothecien sind im ausgewachsenen Zustand sitzend. An eine deutliche breite Paraphysenlage schließt sich ein verzweigtes Trichoderm

an, das sich im Lager fortsetzt. Die Gonidienzellen liegen in der Trama in trichterförmiger Zone. Wo der Trichterrand zu denken wäre, also am Margo, schließt sie sich an die Gonidienzone des Deckflechtes an.

Der Pilz schickt zuerst breite Senker in die Membran, die manchmal von der Algenzelle ausgeschaltet werden, indem sie Membransubstanz um sie ablagert. Man sieht daher sehr häufig in sich violett färbenden Verdickungen helle, stummelförmige Auswüchse der anliegenden Pilzelle stecken (Abb. 3 f). Die Haustorien können bis in die Mitte der Zelle vorragen, bleiben aber meist kleiner. Fast immer beobachtet man an ihrer Eintrittsstelle verdickte Algenmembranen (Abb. 3 g).

Einen ähnlichen Bau zeigt *Lecanora distracta* A. ZBR. (Yünnan, China; krist. Gest.; Herb.; Juni). — Die intrazellularen Haustorien sind hier sehr häufig vollkommen von Algenmembransubstanz umgeben (Abb. 3 h). Zuerst meint man, es handle sich um steife, gleich breite, sehr plumpe Haustorien, da die dicken Membranen der Algenzellen sich hier nur schwach mit Chlorzinkjod färben, so daß der Lichtbrechungsunterschied zwischen Haustorienmembran und Überzug gering ist. Neben den zahlreichen vollkommen überzogenen Haustorien findet man freie, an deren Eintrittsstelle die Algenmembran verdickt ist, ferner buckelförmige Membranverdickungen, in denen hohlkuppenförmige, dunkel färbbare Gebilde eingeschlossen sind (Abb. 3 i). In diesem Fall konnte der Pilz die Einkapselung nicht mehr auflösen und durchbrechen. Es muß sich hier wohl um Haustorien mit schwacher Fermentausscheidung bzw. langsamem Wachstum oder kurzer Lebensdauer handeln. Sie bleiben auch kürzer als alle bisher beschriebenen: sie erreichen höchstens ein Viertel des Durchmesser der Algenzelle.

*Lecanora frustulosa* ACH. var. *argopholis* LINK. (1. Wachau, NÖ.; krist. Gest.; Mai; 2. Krems, NÖ.; Schieferfelsen; Herb.; Dezember). — Das Lager ist rissig gefeldert. An seinem Rand stehen die Felder enger beisammen, weshalb das Lager in den Bestimmungsbüchern als „fast begrenzt“ gilt. Der Margo der Apothecien wird von den strahlenförmig verzweigten Enden der Medulla aufgebaut. Innen beobachtet man eine schmale Paraphysenlage, nach außen zu umschlingen Verzweigungen die Algen, welche trichterförmig in der Trama liegen. Die parallel zur Außenwand verlaufende Gonidienzone verschwindet in einiger Entfernung vom Margo, so daß die Apothecien in den basalen Teilen von einem gonidienfreien verzweigten Trichoderm bekleidet sind. Auch das Lager ist von einem Trichoderm bedeckt. Die Gonidien des Lagers liegen im Hypoderm des Deckflechtes, dessen distale algenfreie Teile mit gelblichen bröckeligen Stoffen inkrustiert sind. So wie bei den übrigen Vertretern dieser Gruppe liegen im Mark zahlreiche Gesteinsteilchen. Auffallend ist jedoch, daß sich hier auch in der Trama Inseln der gleichen Gesteinspartikelchen vorfinden. Diese wurden mit Hilfe eines Polarisationsmikroskopes unter-

sucht, da man sie an ihrer Lichtbrechung im gewöhnlichen Mikroskop oft von anderen Fremdkörpern nicht unterscheiden kann.

Das Lager ist im allgemeinen ungefähr 1 mm dick. Stellenweise werden jedoch dickere Polster gebildet, deren Querschnitte bis zu fünf

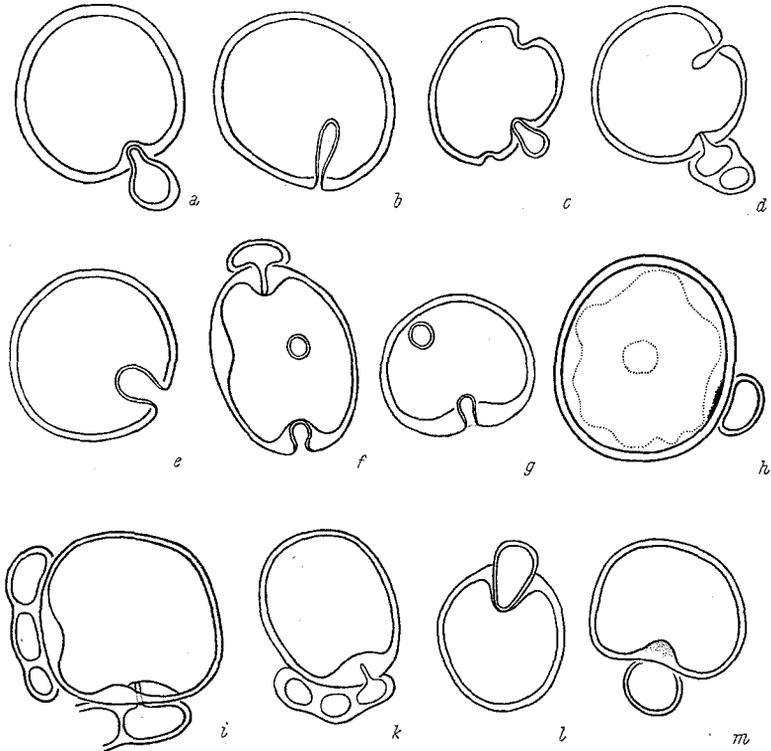


Abb. 4. *Lecanoraceae*: Algenzellen mit Haustorien und Ausschaltungsstadien derselben. *a, b* *Lecanora frustulosa* var. *argopholis*, *a* in Algenmembran-substanz eingeschlossenes Jugendstadium eines intrazellulären Haustoriums, *b* ausgewachsenes intrazelluläres Haustorium; *c—e* *L. frustulosa* var. *thiodes*, *c* Gonidienzelle mit einem durch Anlagerung von Zellulose ausgeschalteten breiten Senker — an zwei Stellen haben sich Senker aus der Membran losgelöst und haben breite „Bohrlöcher“ hinterlassen, *e* breites intrazelluläres Haustorium, *d* schmales intrazelluläres Haustorium und schmaler Senker; *f, g, h* *L. subcarnea*, *f, g* Übergangstypus zwischen intrazellulären und intramembranösen Haustorien, in *f* außerdem ein schmaler Senker in der verdickten Membran der Gonidienzelle, *h* krustenförmiger Herd eines dunklen, bröckeligen Stoffes an der Innenseite der Algenmembran; *i* *L. subradiosa*, Gonidienzelle mit drei buckelförmigen Membranverdickungen, in einer ein intramembranöses Haustorium sichtbar; *k* *L. sordida*, ausgeschaltetes intramembranöses Haustorium; *l, m* *L. atra*, *l* Hyphenzelle, in die Membran der Algenzelle tief eingeböhrt und mit dieser verwachsen, *m* Ausschaltung durch starke Anlagerung von Zellulose seitens der Algenzelle

Lagerschichten übereinander zeigen, wobei die Algen nur in der obersten, teilweise noch in der darunterliegenden Schichte lebend sind.

Die Haustorienverhältnisse sind recht ähnlich wie bei *L. gangaleoides*. Die breiten, in Verdickungen eingeschlossenen Senker treten hier jedoch gegenüber den ausgewachsenen Haustorien mehr zurück (Abb. 4 a, b).

*Lecanora frustulosa* ACH. var. *thiodes* LINK. (1. Kurdistan; auf Serpentin; Herb.; Juli; 2. Haklesberg, Burgenland; Schiefer; Herb.; Oktober) zeigt breite Senker in der Membran der Gonidienzellen und auffallend breitkeulige intrazelluläre Haustorien (Abb. 4 c, e), gleichzeitig aber auch schmale, zarte Senker und schmale, zarte Haustorien (Abb. 4 d). Offenbar können die Hyphenzellen ihren Angriff auf die Algenzellen sowohl mit schmalen als auch breiten Senkern beginnen. Möglicherweise entwickeln sich die breiten Haustorien aus den breiten Senkern; die schmalen Haustorien könnten sich nur aus den schmalen Senkern entwickeln, vorausgesetzt, daß man die Senker als Jugendstadien der intrazellulären Haustorien ansieht (eine gewisse Berechtigung dazu ergibt sich aus dem Vergleich mit der Haustorienentwicklung bei parasitierenden Pilzen, vgl. S. 222). Diese Senker sind in ihrer Weiterentwicklung gehemmt. Man findet sie sowohl bei *Lecanora frustulosa* ACH. var. *thiodes* LINK. als auch bei den fünf vorher besprochenen Flechten von Zellulose umgeben. Die Ursache für die Hemmung ist wohl in einer geringeren fermentativen Leistung begründet, so daß der Senker nicht mehr imstande ist, mit der lokal verstärkten oder auch nur normal erfolgenden Zelluloseanlagerung von seiten der Algenprotoplasten Schritt zu halten, wie dies bei den wahrscheinlich schneller wachsenden intrazellulären Haustorien der übrigen bisher beschriebenen Flechten der Fall zu sein scheint.

Die besonders auffälligen breiten intrazellulären Haustorien fanden sich bei var. *argopholis* nicht. Es verhalten sich also die beiden Varietäten nicht gleich. Es hatte wohl eine gewisse Berechtigung, daß man früher die beiden Flechten als getrennte Arten unter den Namen *Lecanora argopholis* ACH. bzw. *Lecanora thiodes* SPR. beschrieben hatte.

*Lecanora subcarnea* ACH. (Bayrischer Wald; Glimmerschiefer; Herb.). — Das körnig-rissig-gefelderte Lager sowie die Seitenwände des Ascophors werden von einem Trichoderm bekleidet, zwischen dessen Hyphen der braune Flechtenfarbstoff häufig ausfällt und in Form einer bröckeligen Masse die Lücken verklebt, wodurch die Abdichtung des Thallus nach außen zu erhöht wird. Das Trichoderm ist reicher verästelt als bei den zwei vorher beschriebenen Flechten. Ferner erscheinen die Haustorien gegenüber den bisher besprochenen als abgeleitet: neben hellen, fadenförmigen Gebilden in dunkel färbbaren Buckeln stecken häufig breite, köpfchenförmige Gebilde in der relativ dicken Membran. Sie machen mitunter den Eindruck von gestauchten intrazellulären Haustorien. Ein dünner Überzug aus Zellulose schließt sie gegen den Protoplasten ab

(Abb. 4 f). Einige Male konnte jedoch deutlich beobachtet werden, daß die Köpfchen die Verdickungen durchstoßen hatten und — wahrscheinlich wieder funktionsfähig — mit unüberzogener Wölbung in die Algenzelle ragten (Abb. 4 g). Diese Gebilde sind vielleicht als Übergangsformen zwischen intramembranösen und intrazellularen Haustorien anzusehen. Das Unterscheidungsmerkmal nämlich, daß die intramembranösen in der Membran bleiben, während die intrazellularen  $\pm$  tief in die Zelle hineinragen, läßt sich hier nicht anwenden. Sie stecken wohl meist in der Membran, können sich aber auch wie ganz kurze intrazelluläre Haustorien benehmen, die eben nur mit der oberen Wölbung der breiten, kurzen Keule in das Innere der Zelle ragen.

Es wäre also folgende Annahme möglich: Schmale und breite Senker, wie sie bei den sechs vorher besprochenen Flechten vorkommen und dort noch zu intrazellulären Haustorien auswachsen können, bleiben bei *Lecanora subcarnea* zum größten Teil in der Membran, bzw. schwellen köpfchenförmig an und wachsen unter Umständen noch ein klein wenig in das Zellumen hinein. Es wären dann derartig gestaltete Gebilde Bindeglieder zwischen den langen, keulenförmigen intrazellulären und den kurzen, schmalen, kaum sichtbaren intramembranösen Haustorien.

Es konnten an fast allen Gonidienzellen morphologische Anzeichen für eine Pilzeinwirkung festgestellt werden. In einem im September gesammelten Herbarexemplar fanden sich neben den bereits geschilderten Stadien Ausschaltungsstadien, wie man sie auch bei *Lecanora reticulata* (vgl. S. 232) häufig beobachten kann (Ab. 5 f, g): die Algenmembranen entlassen nach außen linsenförmige, sich mit Chlorzinkjod dunkelviolettfärbende Körper. An zwei im Mai gesammelten Herbarexemplaren fand ich solche Ausschaltungsstadien nur äußerst selten. Es zeigten sich hier jedoch Haufen von alten, zerknitterten Algenmembranen, an denen zahlreiche große „Linsen“ hingen. Es waren viele junge Autosporien vorhanden, die noch keine Anzeichen einer Pilzeinwirkung trugen. Es ist also anzunehmen, daß der Höhepunkt des Befalles im Hochsommer liegt und der Ausschaltung von seiten der Alge im Spätsommer oder Herbst, so wie dies TSCHERMAK (1941) besonders bei Parmeliaceen nachgewiesen hat.

Auffällig ist bei *L. subcarnea* ferner folgendes: An der Peripherie des Algenprotoplasten, also der Membran innen anliegend, befinden sich häufig  $\pm$  dicke, krustenförmige Herde eines dunklen, oft bröckeligen Stoffes. Die Membranen tragen an diesen Stellen keine Verdickungen (Abb. 4 h). Vielleicht liegt an diesen Stellen eine enzymatische Einwirkung des Pilzes auf die Alge vor, auf welche der Protoplast in Form von Ausschcheidung jener Stoffe reagiert.

*Lecanora subradiosa* NYL. (Ispertal, NÖ.; krist. Gest.; Juli) weist einen ähnlichen Lagerbau wie die beiden vorher besprochenen Flechten

auf. Die Apothecien verhalten sich jedoch abweichend, was mir für die Beurteilung der Organisationshöhe wesentlich erscheint<sup>1</sup>. Während sich die Trama der Apothecien von den primitiven Formen der Gruppe I bis zu den vor *Lecanora subradiosa* besprochenen Vertretern der Gruppe IV in steigendem Maße verstärkt und die Apothecien sich immer mehr und mehr erheben, finden wir bei dieser Flechte eine auffallend zarte Trama und ein Apothecium, welches sich weniger hoch über das Lager erhebt. Es wird in den Bestimmungsbüchern als „angedrückt“ (manchmal auch als „ingesenkt“) bezeichnet. Man findet nun, daß das Lager von *Lecanora subradiosa* unterhalb des Apotheciums grubenförmig vertieft ist. Das Trichoderm, welches den Boden des schüsselförmigen Apotheciums bekleidet, verläuft parallel zum Trichoderm jener Vertiefung, und zwar so eng, daß es sich ohne Zwischenraum (also wirklich „angedrückt“) dem Lager anlegt. Durch dieses Verhalten nähert sich diese Flechte den Aspicilien, deren Apothecien sich unter Reduktion der vegetativen Teile eingesenkt haben<sup>2</sup>. Somit ergibt sich, daß *Lecanora subradiosa* stärker abgeleitet sein dürfte als die vorher besprochenen Formen der Gruppe IV.

Auch die Ausbildung der Haustorien weicht von der der bisher beschriebenen Flechten ab. Im Unterschied zu diesen, bei denen die Senker größtenteils imstande waren, die Verdickungen zu durchbrechen und im Inneren der Alge zu intrazellularen Haustorien heranzuwachsen, bleiben sie bei *Lecanora subradiosa* stets in der Membran der Alge (Abbildung 4 i). Wir finden hier also zum erstenmal typische intramembranöse Haustorien vor, wie sie TSCHERMAK (1941) bei zahlreichen geschichteten Krusten- und Laubflechten beschrieben hat. Sie sind wohl den Jugendstadien der intrazellularen Haustorien homolog, was bei einem Vergleich mit der Haustorienentwicklung parasitierender Pilze besonders einleuchtet: MOSS (1926) untersucht die Haustorien der Uredogeneration der Puccinastreen und findet als erstes Stadium des Angriffes sehr feine Senker, mit welchen die anliegenden Pilzzellen in die Zellwand des Wirtes eindringen, bevor sie im Inneren die Haustorien entwickeln. Das gleiche findet SMITH (1900) bei den Erysiphaceen. Ferner beobachten SMITH (1900) und DODGE (1934) an *Gymnosporangium myricatum*, daß die Pilzzelle zuerst einen dünnen Senker durch die Wand der Wirtszelle treibt, welcher innerhalb der Zelle noch ein Stück länger wird — in diesem Stadium nennt er das Gebilde „Haustorialfaden“ —, bevor er zum Haustorium anschwillt. Es wären also die intrazellularen Haustorien der

<sup>1</sup> Die folgenden *Eulecanora*-Arten wurden in der früheren Mitteilung als V. Gruppe eigens herausgehoben (redakt. Zusatz).

<sup>2</sup> Der Terminus „ingesenkt“ sollte also meines Erachtens nicht als gleichbedeutend mit dem Terminus „angedrückt“ verwendet werden, was auch aus den Erläuterungen über die Einsenkung der Apothecien bei den Aspicilien auf S. 225 hervorgeht.

Flechten mit den bei parasitischen Pilzen beschriebenen (ebenfalls intrazellularen) Haustorien, die intramembranösen Haustorien aber einem Jugendstadium (Senker) vergleichbar. Diese sind wohl noch einige Zeit hindurch imstande, den angelagerten Membranstoff aufzulösen, ansonsten aber bleiben sie auf der Stufe des Senkers stehen.

*Lecanora sordida* PERS. (1. Pyrgos, Griechenland; krist. Gest.; Herb.; April; 2. Leitertal, Kärnten; krist. Gest.; Herb.; Juli; 3. Island; krist. Gest.; Herb.; Mai; 4. Kl. Delos, Griechenland; krist. Gest.; Herb.; April; 5. Hagios Elias, Griechenland; krist. Gest.; Herb.; April) gleicht in ihrem Habitus und im inneren Bau (besonders, was die „angedrückten“ Apothecien betrifft) beinahe vollkommen der vorher beschriebenen. Auch die Ausbildung der Haustorien ist offenbar ähnlich. Die intramembranösen Haustorien konnten jedoch nur in ausgeschaltetem Zustand beobachtet werden: es zeigten sich nur buckelförmige Membranverdickungen der Gonidienzellen (etwa an 50% von diesen), in denen ein heller Kanal oder kein Kanal wahrzunehmen war (Abb. 4 k).

*Lecanora badia* PERS. (Vikarspitze, Tirol; krist. Gest.; Juni) zeigt ein ähnliches Verhalten wie die beiden eben besprochenen Flechten in der Ausbildung des Lagers, der Apothecien und der intramembranösen Haustorien.

*Lecanora atra* HUDS. (1. Setschwan, China; auf Phyllit; Herb.; August; 2. Dalmatinische Inseln; auf vulk. Gest.; Herb.; Juni; 3. Setschwan, China; auf Diabas; Herb.; März). — Die Art zeigt einen von den übrigen Eulecanoren abweichenden Bau. Ihre Stellung im System wäre daher zu überprüfen. An die Trama des Apotheciums schließt sich nach außen hin nicht wie in den bisher besprochenen Fällen ein Deckgeflecht an, sondern das Lager wölbt sich in Form eines mächtigen Walles rund um das Hymenium empor, so daß die Trama gegen diesen allseitig die Grenze bildet. Ihre Hyphen sind außerordentlich dicht verflochten, hellbraun pigmentiert und wirken in hohem Maße knorpelig. Sie sind kurzellig und auffallend schmal, und besitzen bizarr wirkende, häufig fast rechtwinkelig abstehende Verzweigungen, die sich so eng ineinander verzahnen, daß das Geflecht bei schwächerer Vergrößerung wie ein Pseudoparenchym wirkt. Dieses Tramageflecht ist besonders stark entwickelt. Infolge von rotvioletter Inkrustierung lassen sich der Verlauf der Medulla und die Abzweigung von senkrecht zur Oberfläche stehenden Hyphen, die durch die heterogene Trama ziehen und dort zu den Paraphysen werden, besonders gut studieren (in den Bestimmungsbüchern heißt es „Paraphysen violett gefärbt“); die genannten Hyphenzüge heben sich nämlich aus der hellbraun pigmentierten Trama besonders deutlich heraus. Das Lager besitzt ein breites Mark und wird von einem mächtigen Trichoderm, in welchem die Gonidien liegen, be-

deckt. Es ist stark und unregelmäßig gefaltet. Die umgeklappten Falten-  
teile bewirken in den Querschnittspräparaten eine sich wiederholende,  
umgekehrte, dann wieder normale, schließlich wieder umgekehrte Folge  
der Thallusschichten. Die Wiederholung der Querschnittsbilder ist für  
*L. atra* typisch.

Die Art der Verbindung zwischen Pilz und Alge ist ebenfalls ab-  
weichend von der aller übrigen untersuchten Lecanoraceen. Die Algen-  
zellen werden lebhaft von Pilzhypphen umspinnen. Einzelne der zahl-  
reichen die Algen berührenden Hyphenzellen sind mit der Algenmembran  
fest verwachsen. Sie lösen sich bei Hin- und Herschieben des Deckglases  
nicht los, so wie es die übrigen tun. Sie sind tief muldenförmig in die  
Algenmembran eingebohrt (Abb. 4 l). Die Algenmembran ist an der  
tiefsten Eindellungsstelle häufig besonders dünn ausgebildet, manchmal  
scheint sie dort überhaupt aufgelöst zu sein. Dies läßt sich jedoch nicht  
mit Sicherheit behaupten. Ebenso unklar erscheint an dieser Stelle die  
Pilzmembran. Während sie sich an den seitlichen Teilen der Mulde  
scharf von der anliegenden Gonidienmembran abhebt, wirkt sie an  
jener Stelle als wäre sie aufgelöst oder hätte zumindest eine weichere,  
gallertigere Konsistenz. Ferner fand ich bei den im August und März  
gesammelten Thalli deutliche Ausschaltungsstadien: das schmale Ende  
jener birnförmigen Hypphen war in einer höckerförmigen Membran-  
verdickung der Alge eingeschlossen (Abb. 4 m). In einem Thallus von  
den Dalmatinischen Inseln, der im Juni gesammelt worden war, fand ich  
folgende Stadien häufig: die Form der angepreßten Hyphenzellen war  
noch nicht birnförmig, die Algenmembran erst schwach eingedellt.  
Trotz Durchmusterung von hunderten solcher Stadien gelang es mir nur  
zweimal, einen hellen Kanal zwischen Algen- und Pilzprotoplasten zu  
finden. Wenn man berücksichtigt, daß die Präparate aus Herbarmaterial  
hergestellt wurden, und annimmt, daß diese Kanäle im lebenden Material  
häufiger zu sehen sind, zeigt *L. atra* eine ähnliche Haustorienentwicklung,  
wie sie von TSCHERMAK (1941) für die Gattung *Parmelia* beschrieben wurde:  
Im Frühjahr dringt ein feiner, scheinbar unbehüteter, aber wohl sehr  
dünn behüteter Plasmafaden vom Protoplasten der Pilzzelle ausgehend  
in die Membran der Gonidienzelle ein, bis er schließlich bis zu deren  
Protoplasten reicht. Der Kanal erweitert sich immer mehr, schließlich  
schwillt der Pilzprotoplast in und außerhalb der Gonidienmembran  
dick an und vergrößert dadurch seine Berührungsfläche mit dem Algen-  
protoplasten.

#### B. Sektion *Aspicilia*

Die Vertreter dieser Sektion besitzen eingesenkte Apothecien. Die  
Paraphysen liegen in gleicher Höhe wie die Deckflechtsfäden. Beide  
haben meist die gleiche Länge und unterscheiden sich in den Grenz-

zonen (dort, wo das Hymenium an das Deckgeflecht des Lagers anschließt) wenig voneinander. Meist sind fließende Übergänge von den Randparaphysen zum Deckgeflecht vorhanden. An den Stellen der Apothecienanlagen ist die Homologie der Paraphysen und des Deckgeflechtes deutlich sichtbar. Die große Paraphysenähnlichkeit des Deckgeflechtes bzw. die fließenden Übergänge von den Paraphysen zu den Deckgeflechtshyphen und die Tatsache, daß alle von mir untersuchten Aspililien gefelderte Lager besitzen, läßt eine Entstehung aus Formen der Gruppe III der Sektion *Eulecanora* möglich erscheinen.

Die vegetativen Teile des Fruchtkörpers sind reduziert. Infolge der Einsenkung in das Lager fehlt die seitliche und untere Deckgeflechtsbekleidung des Apotheciums immer. Das Apothecium ist aber fähig, ein solches auszubilden, wenn es ausnahmsweise knapp an der Grenze eines Lagerfeldes liegt. Es bildet in diesem Fall einseitig eine mächtige Becherwand aus, und zwar in der gleichen Weise, wie dies bei der Sektion *Eulecanora* geschieht. Dies weist ebenfalls auf eine Entstehung aus Formen der Sektion *Eulecanora* hin. Das Apothecium ist meist in die Mitte des Lagerfeldes eingesenkt. Seltener befinden sich zwei bis drei (fünf) in einem Feld. Außer der Reduktion des seitlichen und unteren Deckgeflechtes kann der Margo weitgehend reduziert sein. Die seitlich emporstrahlenden Enden der Medulla sind in solchen Fällen nur mehr in Form einer schmalen Paraphysenlage vorhanden; ihre Endzellen sind häufig pigmentiert; von oben her betrachtet bilden sie eine kreisförmige Begrenzung des Hymeniums, also einen schwachen „Eigenrand“. MAGNUSON (1938) beschreibt ebenfalls bei den Aspicilien und besonders bei der *A. gibbosa*-Gruppe eine parallele Lage von Hyphen, die schüsselförmig die Grenze zum Lager bilden und deren seitlich fächerförmig emporstrahlende Teile häufig dunkel pigmentiert sind. In solchen Fällen ist keine Trama mehr entwickelt, und das Apothecium besitzt daher keine Gonidien. Da es also hauptsächlich nur mehr aus dem Hymenium und Hypothecium besteht, ist seine Tiefe der Mächtigkeit des Lagerdeckgeflechtes, welches die Gonidien führt, fast gleich. Es ist daher die Gonidienzone im Bereich des Apotheciums unterbrochen.

Die Reduktion ist aber nicht in allen Fällen so weit fortgeschritten. Es kann noch ein algenführender Margo, der sich leicht über das Niveau des anschließenden Lagerdeckgeflechtes erhebt, vorhanden sein, ferner bei manchen Arten auch noch eine schwach entwickelte Trama, die in flach trichterförmigem Verlauf noch „eigene“ Gonidien führt. Diese schließen sich dann an die Gonidienzone des benachbarten Deckgeflechtes an.

Wie die Apothecien zeigen auch das Lager und vor allem sein Deckgeflecht Abweichungen vom Bau der übrigen Lecanoraceen. Es treten keine üppigen, stark verzweigten,  $\pm$  lockeren Trichoderme auf, wie es

bei der Sektion *Eulecanora* häufig und den später zu besprechenden Placodien stets der Fall ist. Die Deckgeflechte sind meist aus eng nebeneinanderliegenden, derb und knorpelig wirkenden Hyphen mit stark quellbaren Membranen aufgebaut (septiertes Hymeniderm). Sie neigen stellenweise zu pseudoparenchymatischem Zusammentreten, oder es ist überhaupt ein geschlossenes Paraderm entwickelt. Sehr häufig durchsetzen lange, antikline, nach oben breiter werdende deckgeflechtsähnliche Stränge das Mark und reihen sich oben in das weniger mächtig entwickelte Deckgeflecht ein. Solche Stellen unterscheiden sich wenig von jungen Apothecien, deren Paraphysen aus den Enden der gleichen langen Stränge gebildet werden. Man kann nicht entscheiden, wo die Grenze zwischen Paraphysen und Deckgeflechtsstrang, der aus dem Mark heraufzieht, liegt und von wo an man die Tiefe des Apotheciums messen soll. Das Vorhandensein einiger kurzer, gewundener, knolliger, sich abweichend tiefblau färbender Hyphen, aus denen nach oben wenige Asci gebildet werden, ist das einzige unterscheidende Merkmal zwischen jungen Apothecien und benachbartem septiertem Hymeniderm des Lagers. Die große Ähnlichkeit der Deckgeflechtsstränge mit solchen, aus welchen sich oben die Paraphysen entwickeln, macht die Annahme eines Sterilwerdens von Apothecien möglich.

Das Mark ist meist sehr schwach ausgebildet. Außer den antiklinen Strängen, die es durchsetzen, sind manchmal an der Unterseite, also gegen den Fels zu, ebenfalls antikline deckgeflechtsähnliche Bildungen zu sehen, eine Art unvollkommene „untere Rinde“. Wir finden niemals jenes breite,  $\pm$  periklin verlaufende Mark, wie es bei der Sektion *Eulecanora* und noch stärker bei den Placodien, die an feuchteren Standorten oder auf Humus vorkommen, entwickelt ist. Es ist wahrscheinlich reduziert.

Nach MAGNUSSON (1938) wächst ein beträchtlicher Teil der Aspicilien an trockenen, der intensiven Sonnenbestrahlung und dem Wind exponierten Felsen im Hochgebirge. Nur wenige sind im Flachland verbreitet. Die von mir untersuchten Aspicilien stammen ebenfalls fast ausnahmslos aus dem Hochgebirge von trockenen Standorten. Die Merkmale, die die Aspicilien von den übrigen Lecanoraceen unterscheiden, weisen auf eine Anpassung an physiologisch trockene Standorte hin. An solchen ist es für die Aspicilien wichtig, tropfbar flüssiges Wasser so rasch als möglich aufnehmen zu können. Nach STOCKER ist in 5 Sekunden über die Hälfte der aufnehmbaren Menge absorbiert. In 2 Minuten ist völlige Sättigung eingetreten. Die Quellhyphen der Rinde nehmen mit sehr großer Oberfläche das Wasser auf, welches zuerst kapillar in die luftgefüllten Zwischenräume und Hyphenlumina der toten Schichte oberhalb des lebenden Deckgeflechtes eingedrungen ist. Diese ist bei den Aspicilien sehr mächtig entwickelt. Ihre Dicke beträgt durchschnittlich

15—45  $\mu$ . Der Wasserhaushalt einer Flechte ist ökologisch ganz anders zu werten als derjenige der Gefäßpflanzen. So wie einerseits die rasche Wasseraufnahme wesentlich ist, ist es andererseits für die Flechte und besonders für die im Hochgebirge lebenden Aspicilien von vitaler Wichtigkeit, bei intensiver Sonnenbestrahlung in wassergesättigtem Zustand eine Erhöhung der Temperatur über 30—35° zu vermeiden. Dies gelingt durch eine außerordentlich rasche Wasserabgabe, die die aufgestrahlte Wärme als Verdampfungswärme bindet und es ermöglicht, in einen ausgetrockneten Zustand mit auch bei hoher Temperatur herabgesetztem Atmungswechsel überzugehen.

Die Ausbildung der Rinde in Form eines geschlossenen Deckgeflechtes, das in der Flächeneinheit eine bedeutend größere Anzahl von stark quellfähigen Hyphenwänden aufweist, als ein lockeres, verästeltes, dünnwandiges Deckgeflecht, ferner die Verdrängung eines lockeren, lufthaltigen Markes und das Auftreten von antiklin verlaufenden deckgeflechtsähnlichen Hyphensträngen in diesem sind also wahrscheinlich als Anpassungserscheinungen zu werten. Ferner gestattet das stark reduzierte Mark ein krustenförmig enges Anlegen an die Unterlage. Die Einsenkung der Apothecien in das Lager kann man ebenfalls als günstige Anpassungserscheinung an trockene, windige, zeitweise intensiver Sonnenbestrahlung ausgesetzte Standorte ansehen.

Nach dieser Darstellung, die zu der Annahme berechtigt, die Aspicilien seien gegenüber der Sektion *Eulecanora* abgeleitet, überraschen die Ergebnisse über die Haustorienausbildung nicht: Es fanden sich bei den von mir untersuchten Aspicilien mit Ausnahme von zwei Arten nur mehr intramembranöse Haustorien bzw. Anzeichen für ihr zeitweiliges Vorhandensein vor. Infolge Teilungshemmung vergrößerte Gonidienzellen treten bei den Aspicilien so wie bei der vorher besprochenen Sektion wohl auf, jedoch ist ihre Vergrößerung im allgemeinen nicht so auffällig und läßt sich oft kaum feststellen.

Auffällig ist jedoch ein gewisses einheitliches Verhalten der Membranen der Algenzellen bei den Aspicilien. Sie sind häufig nicht so stark mittels Chlorzinkjods färbbar wie die der Untergattung *Eulecanora*. Ferner sind die Konturen älterer Membranen nicht glatt, sondern erscheinen unruhig, und es macht den Eindruck, als ob sie sich nach außen schwammig auflösen würden. Stellenweise treten auch narbige Membranen auf, von denen Membranschüppchen weghängen. Ob diese Beschaffenheit der Membranen auf direkte Einwirkung des Pilzes zurückzuführen ist oder ob es sich um ein erblich festgelegtes Merkmal einer in Zusammenhang mit dem Flechtenleben entstandenen Algenrasse handelt, müßte erst durch Beobachtung der Algen in Kultur geprüft werden. Eine Veränderung infolge direkter Pilzeinwirkung auf die Algenzellen könnte vielleicht auf ihre enge Einkammerung zurückgeführt werden, wobei

sich eine normale Abschuppung von Membranteilchen nicht so reibungslos vollzieht wie bei freien Membranoberflächen. Sowohl wenn ein septiertes Hymeniderm als auch wenn ein Paraderm als Deckgeflecht auftritt, sind die Algenzellen meist von antiklinen Hyphenketten sehr eng umgeben. Man gewinnt den Eindruck, als ob sie eher „eingeklemmt“ als von den Hyphen aufgesucht und umspinnen würden. Häufig kommen Hyphenketten von unten an die Algenzelle heran, ziehen halbkreisförmig seitlich eng vorbei und verlaufen weiter antiklin bzw. verwachsen im Falle eines Paraderms an den Stellen, wo benachbarte Membranen zusammenstoßen.

Als erste sei eine Flechte genannt, die wegen ihrer im Alter vorgewölbten Apothecien in den Bestimmungsbüchern unter der Sektion *Eulecanora* zu finden ist. Sie hat jedoch mit den *Aspicilien* viel mehr gemeinsam und könnte ein Bindeglied zwischen der Sektion *Eulecanora* und der Sektion *Aspicilia* darstellen.

*Lecanora atriseda* (FR.) NYL. (G'schriebener Stein, Tirol; krist. Gest.; Juli). — Die Apothecien sind in das krustig-knorpelige Lager eingesenkt. Eine schmale Paraphysenlage geht in ein septiertes Hymeniderm über, welches gemeinsam mit den von der Medulla und der heterogenen Trama kommenden Strahlen den Margo aufbaut, der bei älteren Apothecien einen erhabenen Rand bildet. Das septierte Hymeniderm des Lagers ist mächtig entwickelt. Es umschließt die Gonidien. Lange Stränge deckgeflechtsähnlicher Hyphenzüge durchziehen das Mark. Der Pilz bildet feine, selten unmittelbar sichtbare intramembranöse Haustorien aus. Jede Zelle zeigt aber morphologische Anzeichen der Pilzeinwirkung. Meist tragen die Membranen 2—4 buckelförmige Verdickungen, die sich in Chlorzinkjod entweder genauso wie die übrige Membran oder etwas dunkler färben. Häufig sind an den höchsten Stellen der Buckel tief dunkelblau färbare Einlagerungen zu sehen. Dunkle Stränge in den Verdickungen deuten darauf hin, daß das Haustorium im Inneren abgestorben ist, worauf die Alge den Hohlraum mit dieser Substanz auffüllte (Abb. 5 a). Solche dunkelblau gefärbte Klumpen an Haustorien und in Verdickungen der Algenmembran, sowie Ausfüllungen von Hohlräumen, in denen sich zuerst funktionsfähige Haustorien befanden, beschreibt TSCHERMAK (1941) häufig. Sie stellte Reaktionen zum Nachweis von Pektin, Kallose, Hemizellulose und Amyloid an. Da diese versagten, aber Behandlung mit Schwefelsäure und Jod die gleichen Färbungsunterschiede wie Chlorzinkjod hervorrief (nämlich Dunkelblaufärbung dieser Massen und hellere Färbung der übrigen Membran), nimmt sie an, daß es sich nur um Zellulose handeln kann, deren Aufbau vom normalen abweicht.

Eine ähnliche Bauweise und ähnliche Haustorienverhältnisse zeigt *Lecanora cinerea* (L.) SMFT. (Trins, Tirol; krist. Gest.; März). Wie bei

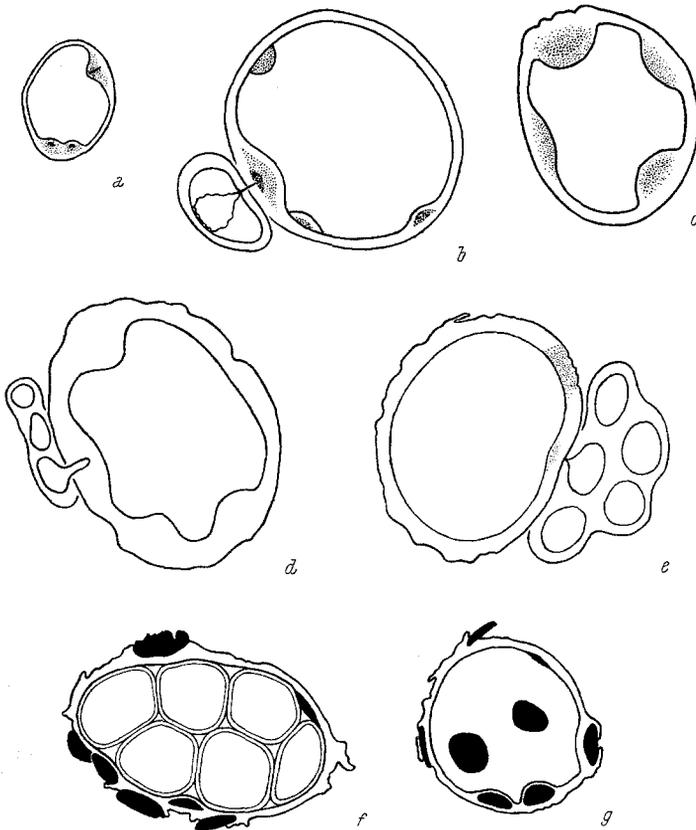


Abb. 5. *Lecanoraceae*: Algenzellen mit Ausschaltungsstadien von intramembranösen Haustorien. *a* *Lecanora atriseda*, Membranverdickungen mit Einschlüssen, welche die Lage des ausgeschalteten intramembranösen Haustoriums anzeigen; *b* *L. cinerea*, buckelförmige Verdickungen der Algenmembran, in zwei davon linsenförmige dunkle Einschlüsse; der von der übrigen Zellwand abgehobene Protoplast der angepreßten Hyphenzelle hängt noch mit einem spitzen Fortsatz in einem Kanal der Hyphenwand, welcher an einen dunkel ausgefüllten Kanal der Algenmembran anschließt; *c* *L. contorta*, Membranverdickungen, eine davon scheint sich nach außen zu auflösen; *d* *L. Hartliana*, Gonidienzelle mit narbig-grubigen Membranen, in denen sich Verdickungen (davon eine nach außen gehend) und ein ausgeschaltetes intramembranöses Haustorium zeigen; *e* *L. intermutans*, interkalare Hyphenzelle mit Plasmafortsatz gegen die Membran der Algenzelle, die an dieser Stelle leicht verdickt ist und wie eine benachbarte Membranzone normaler Breite sich mit Chlorzinkjod dunkler färbt; *f*, *g* *L. reticulata* var. *contortoides*, *f* Autosporen in der Mutterzellmembran, die linsenförmige Einschlüsse und an Stellen, wo sich diese aus ihr gelöst haben, fetzig weghängende Membranteile zeigt, *g* Gonidienzelle mit linsenförmigen Einschlüssen in der Membran, welche stellenweise geplatzt bzw. aufgelöst ist und die linsenförmigen Gebilde entläßt

der vorigen Flechte sind die Apothecien in das Lager eingesenkt oder erheben sich nur wenig über dasselbe. *L. cinerea* wird jedoch in den Bestimmungsbüchern zur Sektion *Aspicilia* gerechnet. An das Hymenium schließt sich ein septiertes Hymeniderm an. Es setzt sich auf der Oberseite des Lagers fort und ist sehr üppig entwickelt und plasmareich. Stellenweise nimmt es sirodermatischen Charakter an. An einigen wenigen Stellen treten die Hyphen sehr eng zusammen und es entsteht ein Paraderm. In das Deckgeflecht sind häufchenweise die Gonidienzellen eingebettet. Oberhalb der Algenzellen sind die an algenfreien Stellen streng antiklin verlaufenden Hyphen oft schräg gerichtet. Der antikline Verlauf wird dadurch gestört, daß die Hyphen sich um die Gonidienzellen winden und sie umspinnen, und wenn sie oben aus der Algenzone herauskommen, ihren ursprünglich antiklinen Verlauf häufig nicht mehr ganz finden. Das septierte Hymeniderm erscheint also dort, wo es die Algenhäufchen bzw. deren einzelne Zellen umschlingt, nicht so typisch entwickelt wie an den gonidienfreien Stellen. Es ist oft auf weite Strecken hin vollkommen algenfrei, wodurch die Gonidienzone stark aufgelöst wird. In entsprechend geführten Schnitten erkennt man die Flechtennatur gar nicht, und es liegt der Gedanke nahe, die Flechte wäre auf dem Wege, sekundär zu einem Pilze zu werden, was NANNFELDT für gewisse *Karschia*-Arten annimmt. Dadurch und durch die Ausbildung eines kräftigen Markes weicht *Lecanora cinerea* von dem oben beschriebenen Bauplan der Aspicilien ab.

Die Ausschaltung der intramembranösen Haustorien erfolgt auf zweierlei Wegen: entweder findet man  $\pm$  tief ins Innere der Zelle hineinreichende Verdickungen der Algenmembran, die in der Regel eine schmale Basis besitzen, oder es zeigen sich in der Membran steckende, dunkel färbare Linsen, die ihre konvexe Seite ins Innere vorwölben und ihre flache Seite ganz dem Verlauf der Membran anpassen (Abb. 5 b). Es sind hier jedoch nicht wie bei *L. reticulata* Stadien zu sehen, welche auf ein Ausstoßen dieser Gebilde aus der Membran hindeuten.

Hinsichtlich des Baues des Deckgeflechtes und der Art der Haustorien verhält sich ähnlich *Lecanora proserpens* NYL. (Novaja Semlja; auf Sedimentgestein; Herb.). Die Hyphenwände des Deckgeflechtes sind braun gefärbt (keine Anlagerung von Stoffen!), wodurch der Verlauf der Hyphen deutlich wird. Das septierte Hymeniderm nimmt stellenweise den Charakter eines Siroderms an, indem sich die einzelnen Zellen aufblähen. Das schmale Mark besteht ebenfalls aus kettigen Hyphen, die zum Großteil antiklin gerichtet sind.

*Lecanora contorta* (HOFFM.) HUE. (1. Kalenderberg bei Mödling, NÖ.; Kalkfelsen; Oktober; 2. Mittelfranken; auf Kalkfelsen; Herb.). — Die Apothecien sind vollkommen eingesenkt. Die Paraphysen bestehen an ihrer Basis aus langgestreckten Zellen, gegen die Spitze zu werden sie

breiter, kürzer und schließlich rund. Sie entsprechen dem submoniliformen Typus MAGNUSSENS (1938). Gegen das anschließende Deckgeflecht zu werden auch die unteren Glieder allmählich rundzellig. Im Deckgeflecht des Lagers platten sich die Zellen außerdem gegeneinander ab und schließen um die Gonidien teilweise, oberhalb von ihnen sehr oft lückenlos zusammen. Unterhalb des Fruchtkörpers befinden sich keine Algenzellen. Das Mark scheint stark reduziert zu sein, es ist sehr schmal. Die Algenzellen tragen zu einem Großteil halbkugelförmige Membranverdickungen, die sich dunkler als die übrige Membran färben (Abb. 5 c). Bis zu 4 und 5 derartige Gebilde wurden beobachtet. Selten konnten funktionierende intramembranöse Haustorien gesehen werden.

*Lecanora Hartliana* STNR. (Abruzzen; auf Kalkfelsen; Herb.; Juni) und *Lecanora microspora* A. ZBR. (Mesopotamien; auf Kalkgestein; Herb.; Juni) zeigen einen ähnlichen Aufbau. Ihre Apothecien sind immer eingesenkt. Die Paraphysen enden in gleicher Höhe wie das Deckgeflecht des Lagers. Daß die Paraphysen und Deckgeflechtsthäden homologe Bildungen sind, leuchtet hier besonders gut ein. Die letzten Fäden am Rande der deutlichen Paraphysenlage unterscheiden sich nicht von den ersten des Deckgeflechtes, welche mit ihren basalen Teilen die Gonidien einschließen und mit ihren distalen Teilen frei über sie hinausragen. Beiderlei Hyphen werden nach ihrem Ende zu kurz- und rundzellig und verzweigen sich stellenweise ganz schwach. Verzweigungen zeigen sich nur bei *L. Hartliana*. Meist trägt jedoch auch bei *L. Hartliana* das Deckgeflecht den eindeutigen Charakter eines septierten Hymeniderms. Das Mark ist von langen, antiklinen Strängen durchsetzt. Es ist bei *L. Hartliana* sehr stark reduziert. Diese besitzt auch unterhalb des Apotheciums keine Gonidienzellen mehr und es ist keine Medulla und Trama vorhanden. Bei *L. microspora* dagegen sind sie noch schwach entwickelt und führen häufchenweise Gonidien, die an der Grenze gegen das Mark liegen.

Beide Flechten weisen intramembranöse Haustorien auf. Bei *L. microspora* konnten nur wenige zarte Membranverdickungen beobachtet werden, bei *L. Hartliana* dagegen zeigen sich häufig 4—5 große, buckelförmige Verdickungen in einer Gonidienzelle. Besonders auffällig sind bei dieser Art (wahrscheinlich infolge von Teilungshemmung) stark vergrößerte alte Algenzellen mit sehr dicken, außen narbig-grubigen und kerbigen, sich unscharf auflösenden Membranen und nach innen, manchmal auch nach außen gehenden Verdickungen (Abb. 5 d). Junge Zellen besitzen glatte, dünne Membranen.

*Lecanora intermutans* NYL. var. *reticulata* (Panaeta Cikon, Griechenland; krist. Gest.; Herb.; Juli). — Sowohl die Zellen der letzten Randparaphysen als auch die ersten der anschließenden Deckgeflechtshyphen wirken aufgebläht, in den distalen Teilen tritt eine Verästelung ein, die

Hyphen schließen, je weiter sie sich vom Hymenium entfernen, um so dichter zusammen. Benachbarte Zellen bilden häufig Plasmabrücken zueinander aus. Diese werden erst in den Anilinblau-Milchsäurepräparaten sichtbar und wirken sehr charakteristisch, indem die beiden blaugefärbten Protoplasten nebeneinanderliegender Zellen spitz schnabelförmige Fortsätze durch die Membran schicken, welche sich spiegelbildlich treffen. Die Gonidienzellen sind nicht fingerförmig von üppig verzweigten Hyphen umspinnen, wie dies bei vielen Arten der Sektion *Eulecanora* der Fall ist, sondern liegen in einem  $\pm$  starren System. Interkalare Zellen entsenden Plasmafortsätze gegen die Membran der Algenzelle (Abb. 5 e). Es mag sein, daß an der Berührungsstelle membranlösende Fermente ausgeschieden werden oder daß dies durch feine, wahrscheinlich zart behütete, ein Stück in die Algenmembran eindringende Plasmafäden geschieht. An den Membranen der Algenzellen beobachtet man selten nach innen zu vorragende flache Verdickungsstellen, die sich dunkler als die übrige Membran färben oder überhaupt nur kleine stärker gefärbte Zonen gleicher Breite (Abb. 5 e). Die Membranen älterer Zellen sind sehr dick und scheinen sich nach außen grubig-schwammig aufzulösen, oder es hängen schuppen- oder fransenförmige Teile weg (Abb. 5 e).

*Lecanora reticulata* STREB. var. *contortoides* STUR. (1. Pyrgos, Griechenland; auf Mauern; Herb.; Feber; 2. Santorin, Griechenland; auf Kalk; Herb.; April). — Die an das Hymenium in gleicher Höhe anschließenden Deckflechtshyphen des Lagers haben den Charakter eines septierten Hymeniderms; je weiter sie sich vom Hymenium entfernen, um so stärker erscheinen ihre Zellen aufgebläht. Schließlich platten sie sich gegeneinander ab, so daß ein Paraderm entsteht, dessen untere Teile die Algen fast mauerartig einschließen. Die obersten Zellreihen sind plasmaleer. An der Unterseite des Lagers ist ebenfalls ein Paraderm ausgebildet, dazwischen befindet sich ein schmales Mark.

Die runden oder tonnenförmigen Pilzzellen liegen den Algenzellen dicht an. Buckelförmige Verdickungen der Algenmembranen mit linsenförmigen, dunkelviolettfärbaren Gebilden weisen auf Pilzeinwirkung hin. Man kann folgende Stadien mit Übergängen beobachten: 1. Kleine, noch flache, scheibenförmige Anlagerungen an der Innenseite der Membran, die sich in Chlorzinkjod ebenso dunkelviolettfärben, wie es von den Einlagerungen in Membranverdickungen und Anlagerungen an Haustorien bereits im vorhergehenden öfter geschildert wurde (Abb. 5 g); 2. größere, linsenförmige Gebilde, die sich nach innen konvex, nach außen nicht oder ganz schwach konvex vorwölben; außen werden sie noch von der Algenmembran umgeben, die hier nur halb so dick ist wie an den übrigen Stellen (Abb. 5 g); 3. große, linsenförmige Körper, an die vom Algenprotoplasten her bereits neugebildete, normale Membransubstanz angelagert worden ist, während die älteren Membranschichten außen

bereits geplatzt sind und fetzig weghängen (Abb. 5 g, f). Man kann durch leichtes Hin- und Herbewegen des Deckglases „Linsen“, die mit einem Teil ihres Randes noch in der Membran stecken, sich vollkommen lösen sehen. Die dadurch entstandene Grube mit fransigen Rändern gleicht den zahlreichen Gruben, die in den Membranen der Zellen, welche keine „Linsen“ mehr besitzen, zu beobachten sind.

Es können sich bis zu zehn solcher Körper gleichzeitig in der Membran einer einzigen Zelle befinden. Meist sind es zwei bis vier. Die Teilungsfähigkeit der Zelle scheint dadurch nicht beeinträchtigt zu werden, denn ich beobachtete Stadien der Autosporenbildung, bei denen die Mutterzellmembran acht bis zehn „Linsen“, teils noch tief innen, teils schon halb losgelöst, aufwies. Die Autosporen zeigten noch keine Anzeichen von Pilzbefall. Daß sich die Algenzellen der Einwirkung des Pilzes durch „Davonteilen“ entziehen (GEITLER, 1934; TSCHERMAK, 1941), zeigt sich hiermit deutlich (Abb. 5 f).

Ähnliche linsenförmige Einschlüsse erwähnt TSCHERMAK (1941) kurz für Parmeliaceen. Sie beobachtet dort manchmal linsenförmige Einschlüsse und sieht sie als Ausnahme an. Sie stellt fest, daß manchmal der Verdickung im Inneren eine Anschwellung außen entspricht. Sie nimmt an, daß die Einschlüsse mit Hilfe des Turgordruckes nach außen befördert werden. Ferner berichtet TSCHERMAK, bei *Lecanora albella* und *L. Hageni* ausnahmsweise dunkle Linsen in der normal gefärbten Membran gesehen zu haben. Bei *Ramalina fraxinea* ACH., einer Usneaceae, findet sie dagegen dunkelblau gefärbte, linsenförmige Einschlüsse häufig. Sie schließt daraus, daß bei dieser Flechte im allgemeinen intramembranöse Haustorien gebildet werden; unter bestimmten Umständen, wenn der Pilz allzu heftige Angriffe unternimmt, würden diese von der Alge radikal abgewehrt.

Ungeformte Anlagerungen, die sich in Chlorzinkjod dunkelblau färben, wurden als Ausnahmen sowohl von TSCHERMAK als auch in dieser Untersuchung mit den verschiedensten Haustorien beschrieben.

Bei *L. reticulata* treten die „Linsen“ in ungefärbtem Zustand überhaupt nicht hervor. Die Membranen wirken dann genauso wie die der vorher beschriebenen Flechte und anderer Aspicilien: die Konturen sind unruhig, es zeigen sich  $\pm$  deutliche Gruben und fransig oder klappenförmig weghängende Teilchen. Erst durch die Chlorzinkjodfärbung wird der oben geschilderte Vorgang augenfällig; bei Algen mit Membranen, die keine stofflich differenzierten Linsen bilden und die vielleicht nur kleinste Teilchen ganz allmählich abstoßen, entgeht er uns möglicherweise ganz.

*Lecanora gibbosa* ACH. (Panuk-Gebirge, Slavonien; auf Granit; Herb.; August) besitzt eingesenkte Apothecien. Bei älteren bildet eine marginale Wachstumszone noch einen über das Lager erhabenen Margo. An

die Randparaphysen, deren Endzellen angeschwollen sind, schließen sich den Paraphysen ähnliche Hyphenfäden an, vereinigen sich jedoch sehr bald in den äußersten Zellen zu einem deutlichen Paraderm. Ihre ursprünglich antikline Lage ist am Thallus kaum mehr zu erkennen.

Die basalen Teile des Deckflechtes und das Hypoderm umschließen die Gonidien. Das Hypoderm besteht aus Zügen kettig aneinandergereihter Hyphenzellen. Diese Art von Hyphen unterscheidet sich sehr deutlich von den aus schmälere, langgestreckten Zellen bestehenden Markhyphen, aus welchen sie entstehen.

Die Membranen der Algenzellen zeigen außen keine glatten Konturen. Ebenso wie bei *L. reticulata* scheint es zu einer Ablösung der äußeren Membranschichten zu kommen (Abb. 6 i), wobei offenbar auch die Membranverdickungen nach außen befördert werden. Diese konnten nur nach langwierigen Rollen der Zellen unter dem Deckglas in geringer Zahl und schwacher Ausbildung beobachtet werden. Dies spricht für ein zeitweiliges Vorhandensein von intramembranösen Haustorien.

*Lecanora calcarea* SMRFT. (Delphi, Griechenland; kalkhaltiges Gest.; Herb.; April) besitzt ähnlichen Bau, jedoch sind die Apothecien (wie bei sämtlichen im folgenden beschriebenen Vertretern der Sektion *Aspicilia*) stets vollkommen eingesenkt. Etwa die Hälfte der Gonidienzellen zeigt starke Wandverdickungen, was für ein Vorhandensein von intramembranösen Haustorien spricht. Es wurden äußerst selten Kanäle in den Membranverdickungen gefunden. An den Gonidienzellen hängen Membranfetzen (Abb. 6 h). MAMELI (1920) konnte weder Haustorien noch Veränderungen in den Membranen finden.

*Lecanora laevata* NYL. (Sugar Loaf, Colorado; auf Sandsteinfelsen; Herb.; August) ist ähnlich gebaut, zeigt aber eine extreme Verdrängung eines periklinen Markes durch zahlreiche eng verbundene antikline Stränge, die von der Unterseite des Lagers aufwärts ziehen. Diese ist streckenweise mit einem Paraderm bekleidet. Die Algen liegen in den basalen Teilen des oberen Paraderms. Sie zeigen relativ häufig charakteristische Membranverdickungen: kleine, steile Buckel mit schmaler Basis (Abb. 6 g). — Ähnlich gebaut ist *Lecanora Kjachtensis* STNR. (Kurdistan; auf kalkhaltigem Gestein; Herb.; Juli) und *Lecanora Kjachtensis* STNR. forma *tinctoria* STNR. (Taurus; auf kalkhaltigem Gestein; Herb.; August). — Ihre Algenzellen zeigen flachere Membranverdickungen als die der vorher besprochenen Flechte. Man findet sie nicht häufig. An den Algenwänden hängen zarte, schuppenförmige Teilchen (Abb. 6 f).

*Lecanora rubiginosa* STNR. (Allgäuer Alpen; krist. Gest.; Herb.). — Die antiklinen, schwach verzweigten Deckflechtshyphen stehen dicht gedrängt und treten im Gegensatz zu den vorher genannten Flechten nur stellenweise zu einem Paraderm zusammen. Die Hyphenzellen besitzen manchmal dort, wo sie sich an die Algenmembran anlegen, spitze

Ausstülpungen. An dieser Stelle wurden nur selten Kanäle gefunden, die als feine helle Zonen in der gefärbten Algenmembran aufleuchteten. Die Algenzellen „schälen sich“ hier auffällig. Man beobachtet doppelte Membranen, die sich stellenweise fetzig lösen. Oft stehen solche Häute

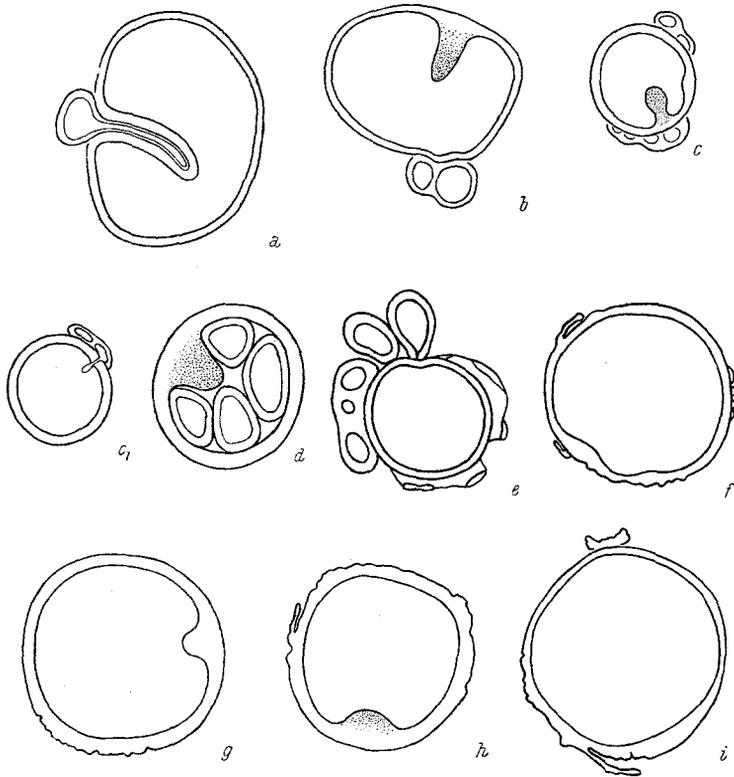


Abb. 6. Algenzellen von Aspicillien (*Lecanoraceae*). *a, b* *Lecanora favinensis*, *a* mit einer dicken Schicht von Algenmembransubstanz umgebenes intrazelluläres Haustorium, *b* schlank kegelförmige Verdickung der Algenmembran; *c, c<sub>1</sub>, d* *L. galactotera*, *c<sub>1</sub>* feines intrazelluläres Haustorium, *c* Einschlußstadium eines solchen (?), *d* tote Algenzelle mit einer riesigen Membranverdickung und in das Innere hineinwachsende Hyphen; *e* *L. rubiginosa*, Algenzelle mit angepreßten Pilzzellen, von denen eine die Algenmembran schwach eindellt und an dieser Stelle einen Kanal in ihrer Membran erkennen läßt; äußere Membranschichten der Algenzelle haben sich an einer Seite losgelöst und stehen weit ab; *f* *L. Kjachtensis*, schwache Verdickungen und sich schuppenförmig lösende Teilchen der Algenmembran; *g* *L. laevata*, Algenzellen mit einer charakteristischen Verdickung der Membran und einer „narbigen“ Stelle im äußeren Verlauf derselben; *h* *L. calcaria*, Algenzelle mit charakteristischer Verdickung der Membran, narbig-grubigen Stellen und weg-hängenden Teilen derselben; *i* *L. gibbosa*, Ablösung äußerer Membranschichten der Algenzelle

auf einer Seite weit ab, auf der anderen liegen sie der inneren Membran eng an (Abb. 6 e). — *Lecanora dschungdienensis* A. ZBR. (Yünnan; auf Diabasfelsen; Herb.; Juni) verhält sich ähnlich, jedoch wurden keine „sich schälenden“ Algenzellen gefunden. — Das gleiche gilt für *Lecanora lacustris* var. *ochraceoferruginea* SCHÄER. (Bei Huili, China; auf Kalkfelsen; Herb.; März); es wurden keine Anilinblaupräparate angefertigt, die Zugehörigkeit zu den oben beschriebenen Formen ließ sich in ungefärbtem Zustand erkennen.

Während die bisher besprochenen Aspicilien intramembranöse Haustorien oder Anzeichen solcher trugen, zeigen die beiden folgenden intrazellulare. Sie stellen die beiden Ausnahmen dar (vgl. S. 227). Sie unterscheiden sich jedoch bezeichnenderweise nicht nur in bezug auf den Haustorientypus, sondern auch durch den abweichenden Bau des Deckflechtes und die Ausbildung eines verhältnismäßig breiten Markes von den typischen Vertretern der Sektion *Aspicilia*.

*Lecanora galactotera* A. ZBR. (Yünnan, China; auf Diabas; Herb.; Juli). — Sowohl die Paraphysen als auch die Deckflechtshyphen bilden in ihren basalen Teilen kurze Seitenzweige, die beinahe rechtwinkelig abstehen und sich mit denen des Nachbarfadens vereinen (Anastomosen). Es entsteht dadurch ein leiterförmiges, genauer „sprossenwandartiges“ Bild. Ungefähr im oberen Drittel beginnen sowohl die Paraphysen als auch die Deckflechtshyphen sich bäumchenförmig zu verzweigen. Die Hyphen kommen dadurch oberhalb der Algenzellen knapper nebeneinander zu liegen und bilden kürzere Anastomosen oder nur mehr Plasma-Brücken zueinander aus.

Typisch und die Regel sind kleine, unscheinbare Membranverdickungen. Auffallend, aber nicht so häufig sind auch tief ins Innere der Algenzellen reichende, sich mit Chlorzinkjod dunkel färbende,  $\pm$  keulenförmige Gebilde (Abb. 6 c). Sie finden sich in jüngeren Zellen. In ganz jungen konnte ich nach langer Untersuchung kleine, unüberzogene intrazellulare Haustorien beobachten; an der Eintrittsstelle war die Algenmembran schwach verdickt (Abb. 6 c<sub>1</sub>). Meist sieht man aber Ausschaltungsstadien, die bei jüngeren Zellen keulenförmige Gebilde der Membran darstellen, welche mit fortschreitendem Alter zu immer breiteren, abgerundeten Kegelstümpfen werden (Abb. 6 d). Es ist also anzunehmen, daß der Pilz nur in seltenen Fällen imstande ist, die Membranverdickungen der Alge zu durchwachsen und kleine intrazellulare Haustorien auszubilden, die allerdings nur von kurzer Lebensdauer sind. Doch wäre es nötig, lebendes Material zu untersuchen, ehe man endgültige Schlüsse ziehen kann.

*Lecanora faxinensis* A. ZBR. var. *platyplaca* A. ZBR. (Faxina, Brasilien; kieselhaltiges Gest.; Herb.; August). — Ein schwach verzweigtes Trichoderm enthält die Gonidien. Die intrazellularen Haustorien haben noch

nicht eine so hochgradige Rückbildung wie bei *L. galactotera* erfahren. Sie sind von längerer Lebensdauer und erreichen an Länge den halben Durchmesser der Algenzelle. Sie werden auch noch bedeutend häufiger gebildet: man kann sie bei genauer Untersuchung (Hin- und Herrollen der einzelnen Zellen) fast in jeder Algenzelle beobachten. Abgesehen von der Häufigkeit bieten sie jedoch ein anderes Bild wie bei den einfachen Formen der Sektion *Eulecanora*: man findet sie meist in erwachsenem Zustand vollkommen und verhältnismäßig dick mit Algenmembransubstanz überzogen. Die kleinen und mittelgroßen stecken oft in schlanken, an der Spitze abgerundeten Kegeln (Abb. 6 b); diese Stadien erinnern an *L. galactotera*. Ein Teil der Haustorien dürfte jedoch ziemlich rasch wachsen, bis tief in die Zelle eindringen und erst später funktionslos werden, so daß die Membrananlagerung nicht mehr gelöst werden kann; in solchen Fällen findet man dann steif wirkende, auffällige; leicht gebogene Gebilde in den Algenzellen vor (Abb. 6 a).

### C. Sektion *Placodium*

Ihre Vertreter schließen sich an die höchstentwickelten Arten der Sektion *Eulecanora* an. Der Thallus ist infolge starker Markentwicklung ebenso dick, meist aber dicker als bei diesen ausgebildet. Das Mark besitzt  $\pm$  perikline Lagerung der langzelligen Hyphen. Ferner ist stets ein Deckgeflecht vorhanden. Es ist bei den untersuchten Arten ein  $\pm$  stark verzweigtes Trichoderm, das auch an der Unterseite, zumindest an den Randteilen, auftritt. Der Thallus ist meist in der Mitte krustig, am Rande jedoch lappig ausgebildet oder bei den höchst differenzierten Vertretern der Sektion auch in der Mitte lappig, schuppig oder blättrig. Die sterilen Teile nehmen eine größere Fläche ein als bei den Arten der Sektion *Eulecanora*. Die Apothecien erheben sich weit über das Niveau des Lagers, denn sie besitzen eine mächtig ausgebildete Trama (wodurch die Apothecientiefe zunimmt) und ein breites Deckgeflecht an den seitlichen Wänden.

Es treten sowohl intrazelluläre als auch intramembranöse Haustorien auf. Letztere bezeichnenderweise bei den am stärksten differenzierten (blattartig gelappten) Thalli. Es zeigen sich infolge Teilungshemmung vergrößerte Gonidienzellen. Sie fallen bedeutend mehr auf als bei *Aspicilia*, treten jedoch im allgemeinen nicht so hervor wie bei *Eulecanora*.

*Lecanora chondroderma* A. ZBR. (Setschwan, China; auf Schichtgestein; Herb.; Mai). — Das Apothecium ist vom Margo bis zu der Stelle, an der es dem Lager aufsitzt, von einem Deckgeflecht bekleidet, das ein charakteristisches Aussehen besitzt: seine Hyphen entwickeln wenige, kurze, schräg abstehende Seitenzweige, die sich mit denen der Nachbarhyphen vereinigen. Die Einzelhyphen treten niemals so eng zusammen wie bei *Aspicilia*. Die Medulla und die locker gebaute Trama enthalten die

Gonidien. Die heterogene Trama ist dichter verflochten. Das Mark ist dick und außerordentlich locker gebaut, es enthält große Luftkammern. Die Gonidien liegen im Hypoderm des Deckgeflechtes, welches die Seitenwände des Apotheciums bekleidet und in gleicher Ausbildung auf der Oberfläche des Lagers weiter verläuft. Der Pilz entwickelt intrazelluläre Haustorien, die so lang wie der halbe Radius der Algenzelle werden (Abb. 7 a). Man kann zahlreiche funktionsfähige, aber auch zu einem geringeren Prozentsatz (etwa  $\frac{1}{3}$ ) mit Algenmembransubstanz überzogene Haustorien beobachten.

*Lecanora rubina* ACH. (Brenner, Tirol; krist. Gest.; Juli). — Das Deckgeflecht ist ähnlich gebaut wie bei der vorigen Flechte, wirkt aber nicht so regelmäßig. Die Algenzellen liegen in dem hier deutlich vom Mark unterscheidbaren Hypoderm. Die intrazellulären Haustorien erreichen an Länge die Hälfte des Durchmessers der Gonidienzellen. Man findet die großen meist von Algenmembransubstanz überzogen; auch die kleinen stecken bereits teilweise in schmalen, kegelförmigen Bildungen der Algenmembran.

*Lecanora saxicola* (POLL.) ACH. var. *albomarginata* NYL. (Kalenderberg bei Mödling, NÖ.; an Wegeinfassungen über Humus; November). — An das Hymenium schließt eine schmale Paraphysenlage an, die in ein septiertes Hymeniderm übergeht und streckenweise durch leichte Verzweigung auf der Oberfläche des Thallus zu einem Trichoderm wird. Die Algenzellen liegen trichterförmig in der Trama, jedoch nicht in einer gleichmäßig breiten Lage, sondern bilden zäpfchenförmige Erhebungen gegen das Hypothecium zu und dringen auch ins Hypoderm des Deckgeflechtes des Apotheciums ein. Im Lager liegen die Gonidienzellen ebenfalls im Hypoderm des Deckgeflechtes. Die Eintrittsstellen der intrazellulären Haustorien sind auffallend breit, nach dem Eindringen werden von seiten der Algenzellen Verdickungen gebildet; man kann solche häufig mit breiten „Bohrlöchern“ beobachten (Abb. 7 b, c). Solche Bilder wirken wie Stadien „erfolgreicher Abwehr“. In anderen Fällen jedoch scheint die auflösende Tätigkeit des Pilzes groß genug zu sein, so daß sich kurze, breite Haustorien entwickeln, die dann häufig bis zur Hälfte in den Verdickungen stecken (Abb. 7 b, c). Sie werden im allgemeinen nur so lang wie ein Sechstel des Durchmessers der Algenzelle und besitzen stets dünne Membranen. In alten Zellen sind sie mit Algenmembransubstanz überzogen. Bei Chlorzinkjodfärbung zeigen sie merkwürdigerweise eine dunkelviolette Kontur durch die verdickte Algenmembran hindurch bis an ihre Eintrittsstelle (Abb. 7 c).

Die drei folgenden Arten besitzen intramembranöse Haustorien. Sie gehören zu den am stärksten abgeleiteten Placodien, und man ist bei der Bestimmung stets verleitet, sie nicht zu den krustenförmigen, sondern zu den blattförmigen Flechten zu zählen. Sie besitzen dachziegelig-schuppige, blättchenförmig-schuppige oder gelappte Thalli.

*Lecanora crassa* ACH. (1. Kalenderberg bei Mödling, NÖ.; auf Kalkgestein über Humus; Oktober und Jänner; 2. Gießhübel, NÖ.; auf kalkhaltiger Erde; Juli) und *Lecanora lentigera* ACH. forma *dealbata* (MASS.) (Kalenderberg bei Mödling, NÖ.; auf Kalkgestein über Erde; Oktober,

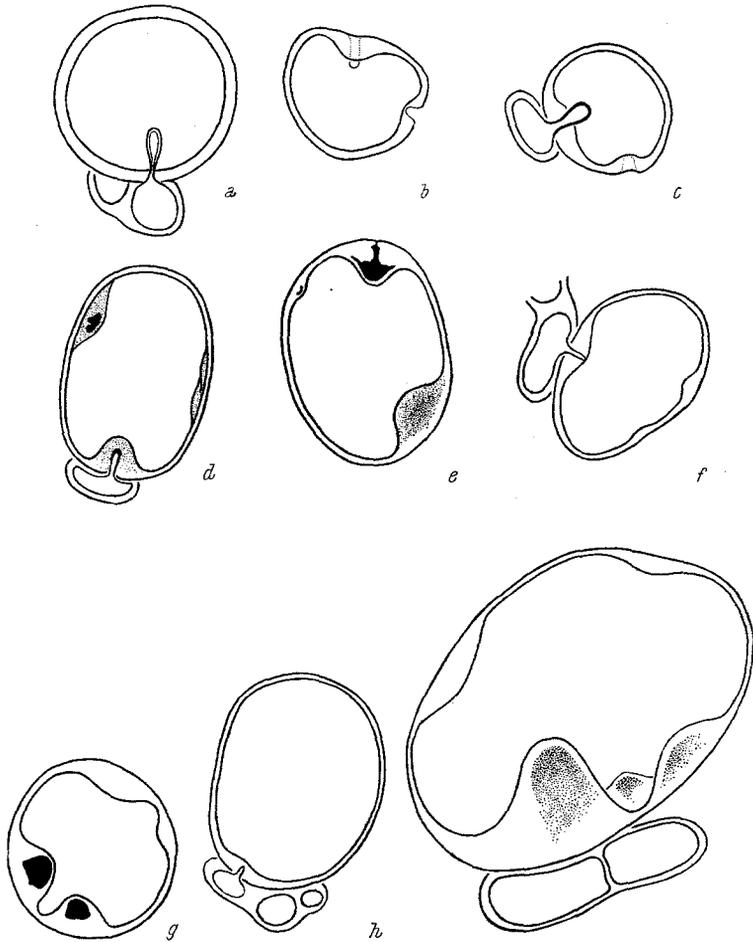


Abb. 7. Algenzellen von Placodien und einer *Placolecania* (*Lecanoraceae*). *a* *Lecanora chondroderma*, intrazelluläres Haustorium, *b*, *c* *L. saxicola*, Durchbruch von intrazellulären Haustorien durch Membranverdickungen und leere „Bohrlöcher“ von Jugendstadien derselben, in *c* Anlagerung von Membransubstanz an das ausgewachsene Haustorium; *d*, *e* *L. lentigera*, Ausschaltungsstadien von intramembranösen Haustorien in Form von Membranverdickungen und verschieden geformten Einlagerungen in diese; *f*, *g* *L. crassa*, *f* intramembranöses Haustorium, *g* Ausschaltungsstadien von intramembranösen Haustorien; *h* *L. fragilis*, Ausschaltungsstadium eines intramembranösen Haustoriums; *i* *Placolecania* sp., mächtige Membranverdickungen

Jänner, April) können gemeinsam behandelt werden, da sie sich im wesentlichen gleichen.

Die Apothecien werden von einem mäßig stark verzweigten Trichoderm mit dicken Membranen bekleidet. Die Gonidien liegen unterhalb des Hypotheciums in Trichterform angeordnet, und zwar dort, wo man die Medulla vermuten müßte. Diese hebt sich hier aber nicht aus dem dichten Tramageflecht heraus. An dem gedachten Trichterrand, also an der Basis des Margo, biegt die Gonidienschichte in spitzem Winkel nach abwärts, um im Hypoderm des Deckgeflechtes des Apotheciums in immer geringer werdender Mächtigkeit weiter zu verlaufen, bis sie schließlich ganz verschwindet. Das Lager ist von dem gleichen, wenig verzweigten Trichoderm bekleidet wie das Apothecium. Die Gonidien liegen vorwiegend im Hypoderm, ein Teil in den mittleren Abschnitten des Deckgeflechtes.

Der Pilz treibt deutlich sichtbare, mäßig breite Senker in die Membran. Die Alge lagert an dieser Stelle buckelförmig Membransubstanz an (Abb. 7 *d*, *f*). Solche Stadien wurden sowohl im Oktober als auch im Jänner und Juli beobachtet. Es konnten keine prozentuellen Unterschiede in der Häufigkeit ihres Auftretens festgestellt werden. In den meisten Algenzellen kann man 2 bis 5 flache oder steilhöckerige Verdickungen beobachten, manchmal mit Kanälen, deren Ausfüllung sich in Chlorzinkjod dunkelblau färbt und die Stelle, an der sich ein funktionsfähiges Haustorium befand, kennzeichnet (Abb. 7 *e*). Manchmal stecken auch formlose oder kuppenförmige Gebilde, die sich mit Chlorzinkjod dunkler als die übrige Membran färben, in den Verdickungen (Abb. 7 *d*, *g*). Zwei- bis dreischichtige Buckel lassen darauf schließen, daß das Haustorium zwei- bis dreimal die Verdickungen wieder auflöste und weiter vordrang. In einigen wenigen Fällen hat der Pilz die Kraft, so weit vorzudringen, daß breit-fingerförmige, beinahe bis in die Mitte der Zelle vorragende dunkle Membranzapfen entstehen.

*Lecanora fragilis* A. ZBR. (Hochschneeberg, NÖ.; Kalk über Humus; Dezember) wirkt mit ihren blattförmigen Lagerteilen kaum „krustig“ und ist zu den höchstdifferenzierten Placodien zu zählen. Das sehr stark verzweigte Trichoderm erscheint gegenüber den Paraphysen noch mehr abgeleitet als das Deckgeflecht der vorher besprochenen Placodien. Das Mark ist mächtig ausgebildet, seine langzelligen Hyphen sind verflochten und verlaufen vorherrschend periklin. Die Trama ist besonders mächtig entwickelt. Während sie bei den einfachen, niedrig-schüssel-förmigen Apothecien von der Medulla allein gebildet wird (vgl. 1. Gruppe der Sektion *Eulecanora*), verstärken sie hier vom Grunde des Apotheciums hinaufwachsende Geflechtsteile in besonders starkem Maße. Dadurch wird auch die außerordentlich große Tiefe des Apotheciums bedingt und dieses hoch über das Niveau des Lagers emporgehoben. Diese

Hyphenzüge schieben sich zwischen Medulla und Gonidienschicht der Trama ein und bilden eine sich scharf heraushebende breite Geflechtszone, die sich bei den bisher besprochenen Lecanoraceen nirgends feststellen ließ.

Die Flechte besitzt intramembranöse Haustorien, die von schwachen Membranverdickungen der Algenzellen umgeben werden und diese nicht mehr durchdringen (Abb. 7 h). Es zeigen sich etwa an 50% der Algenzellen schwache Verdickungen. — Das entgegengesetzte Extrem in der Ausbildung des Thallus unter den Placodien stellt die folgende Art dar.

*Lecanora circinata* ACH. (Kalenderberg bei Mödling, NÖ.; Kalkfelsen; August, Dezember). — Der Thallus ist an das Substrat angeschmiegt, flachkrustig, knorpelig, besitzt eingesenkte Apothecien, ein septiertes Hymeniderm, das stellenweise zu einem Paraderm wird, lange, das Mark durchziehende antikline Strahlen — alles Merkmale, die für die Aspicilien typisch sind: Der Unterschied besteht in den strahligen Randteilen des Thallus, welche unterseits das gleiche Deckgeflecht tragen wie die Thallusoberseite (aber auch unter den Aspicilien konnten Thallusteile gefunden werden, die an der Unterseite das gleiche Deckgeflecht wie oben trugen). Die Flechte trägt also die typischen Merkmale der Sektion *Aspicilia*, wird jedoch ihrer strahligen, dem Substrat eng anliegenden Ränder wegen zu den Placodien gestellt. Wenn man den inneren Bau berücksichtigt und die Flechte an ihren Standorten, den der Sonne ausgesetzten, ausgetrockneten, nackten Kalkfelsen betrachtet, gewinnt man den Eindruck, es handle sich um ein *Placodium*, das sich in der gleichen Weise an die Umgebung angepaßt hat, wie dies bei den Aspicilien der Fall zu sein scheint (vgl. S. 226). Die Flechte wäre also gegenüber der Sektion *Eulecanora* in doppeltem Sinne abgeleitet.

Der Pilz entsendet, wie nach dem bisher Gesagten zu erwarten ist, intramembranöse Haustorien in die Algenzellen. Man findet sie allerdings weder im August noch im Dezember in funktionsfähigem Zustand. Fast jede Zelle trägt eins bis vier deutliche Membranverdickungen, welche nicht mehr aufgelöst und durchbrochen werden.

## 2. Die Gattungen *Lecania* und *Placolecania*

Die Arten der Gattung *Lecania* sind in ihrem Habitus und ihrer Entwicklungshöhe durchaus vergleichbar mit denen von *Eulecanora*. Beide haben einen krustenförmigen Thallus und sitzende Apothecien mit „Lagerrand“. *Lecania* besitzt ebenso wie *Eulecanora* Arten mit einfach gebautem, kaum sichtbarem homöomerem Thallus und auch Arten mit geschichtetem, dickem Thallus. Die Arten der Gattung *Placolecania* sind vergleichbar mit denen von *Placodium*. Beide besitzen gelappte Ränder; die Thalli sind in beiden Fällen stärker als bei *Eulecanora* bzw. *Lecania* differenziert.

Von *Lecania* wurden zwei Arten untersucht. Ihrem Bautypus nach stehen sie auf einer etwas höheren Stufe als die zur ersten Gruppe von *Eulecanora* gehörige *Lecanora albella*, haben aber die Stufe von *Lecanora chlarona* noch nicht erreicht (vgl. S. 207).

*Lecania dimera* NYL.) TH. FR. (Wachau, NÖ.; an *Robinia Pseudacacia*; Mai). — Die Apothecien sind besonders zart (0,2—0,5 mm breit) und aus wenigen Hyphenzügen aufgebaut. Sie besitzen einen ähnlichen wulstförmigen Ring verästelter Hyphen wie *Lecanora albella*, jedoch werden bereits Gonidien einbezogen und können als „apothecieneigen“ angesehen werden. Flach trichterförmig verlaufende Hyphenstränge treten seitlich stärker als bei *Lecanora albella* hervor (Medulla). Es ist eine schmale Paraphysenlage vorhanden, die sich abwärts etwas verzweigt und den oberen Teil eines Wulstes bildet, welcher durch seitliche Verzweigungen der vorher erwähnten Hyphenstränge zustande kommt. In ihm liegen zahlreiche Gonidien eingebettet. Ebenso sendet der untere Teil der Medulla Hyphen abwärts, die Gonidienzellen umspinnen und mit einigen Verästelungen und Verflechtungen Ansätze zur Trambildung machen, mit welchen der Fruchtkörper dem Lager aufsitzt. Die ascogenen Hyphen fallen durch reiche, geweihähnliche Verzweigung auf.

Wie das Apothecium ist auch das Lager einfach gebaut: ein Luftmycel umspinnt und durchzieht Gonidiengruppen. Die Pilzhyphe senden intrazelluläre Haustorien in die Algenzellen, deren Membranen von mittelmäßiger Stärke sind. Die Haustorien dringen teils ungehindert in die Algenzellen ein, teils deuten Verdickungen der Algenmembran um den Hals des Haustoriums auf anfänglichen Widerstand; selten findet man vollkommen eingeschlossene Haustorien, die dann in verhältnismäßig großen Verdickungen der Algenmembran stecken. Die Haustorien bleiben fast gleichmäßig breit, sind von der Eintrittsstelle bis zur Spitze sehr fein und besitzen, wenn sie länger als der halbe Durchmesser der Gonidienzelle sind, schwach S-förmig umgebogene Enden (Abb. 2 l). Ein bis zwei Haustorien in einer Zelle stellen die Norm dar.

*Lecania cyrtella* (ACH.) TH. FR. (Trins, Tirol; Holzdach; April) gehört dem gleichen Bautypus an. Sie besitzt ebenfalls intrazelluläre Haustorien.

*Placolecania* sp. (Kalenderberg bei Mödling, NÖ.; kalkhaltiges Gest.; Januar). — Die Art kommt *Placolecania candicans* DICKS. am nächsten, unterscheidet sich aber von ihr durch die olivgrüne Farbe ihrer Sporen und deren Größe (18—19  $\mu$  lang, 8—9  $\mu$  breit). Sie besitzt intramembranöse Haustorien, die sich wie die der Placodien *Lecanora lentigera* und *L. crassa* verhalten (Abb. 7 i). Ebenso ist die Abwehrreaktion von seiten der Algenzellen die gleiche. — *Placolecania candicans* DICKS. besitzt wie die schwächer gelappten oben genannten Placodien nach FRY intrazelluläre Haustorien.

### 3. Die Gattung *Haematomma*

*Haematomma coccineum* (PERS.) KBR. (Patscherkofel, Tirol; krist. Gest.; Feber, Mai, September) zeigt ein breites, aus  $\pm$  periklin verlaufenden Hyphen bestehendes Mark und ein überaus reich verästeltes Trichoderm, in welchem die Gonidien liegen. Die Apothecien besitzen ein stark entwickeltes Tramageflecht, welches in trichterförmiger Lage Algenzellen führt. In diesen Merkmalen sowie in der Ausbildung von intramembranösen Haustorien stimmt *Haematomma coccineum* mit gewissen Flechten der Gruppe IV von *Eulecanora* überein. Auf das Vorhandensein der Haustorien wurde nur aus der Beobachtung von Verdickungsstellen der Algenmembranen geschlossen.

### 4. Allgemeine Zusätze

Bei den im vorhergehenden beschriebenen Vertretern der Lecanora-ceen wurde stets die Lage der Nekralzone an Schnitten, die mit Chlorzinkjod gefärbt worden waren, festgestellt. Manche Arten weisen nur eine Epinekralzone auf, andere haben nur eine Hyponekralzone — je nachdem, ob das Absterben der Gonidien an der Ober- oder Unterseite der Gonidienzone erfolgt. Es können auch beide Nekralzonen vorhanden sein. Da sich jedoch daraus keine für die Untersuchung wesentlichen Gesichtspunkte ergaben, wurden die Verhältnisse nicht im einzelnen ausgeführt. Bei manchen Arten war die Lage der Nekralzone nicht konstant. Ähnliches beobachtet BACHMANN. Er führte Serienschritte durch und fand bei ein und derselben Art ganze Serien mit bloßer Epinekral-schicht, dann wieder ganze Serien mit Epinekral-schicht und schwach entwickelter Hyponekral-schicht oder umgekehrt.

Ferner wurden Messungen mit Errechnung des Durchschnittswertes angestellt, um folgende Größen zu ermitteln: die Breite der auf dem Deckflecht lagernden toten Schicht (vgl. S. 203), die Mächtigkeit des oberen Deckgeflechtes, des Markes, des unteren Deckgeflechtes, die Länge der Paraphysen und die Tiefe des Apotheciums. Sie im einzelnen anzuführen, würde eine unnötige Belastung des Textes bewirken. Folgendes ist interessant, überrascht jedoch nach dem bisher Gesagten nicht: bei ein und derselben Art weicht meist die Länge der Deckgeflechtshyphen nicht viel von der Länge der Paraphysen ab, oder die beiden Größen sind überhaupt gleich. Ebenso unterscheiden sich die einzelnen Flechten untereinander in bezug auf die Länge der Paraphysen und Deckgeflechtshyphen mit Ausnahme der einfachsten Formen der Gruppe I von *Eulecanora* verhältnismäßig wenig. Die Paraphysen der ursprünglicheren Formen der Gruppe I von *Eulecanora* sind kürzer (durchschnittlich  $90\mu$ ) als bei allen nachher beschriebenen Lecanoren. Letztere zeigen in bezug auf ihre Paraphysen- und Deckgeflechtslänge wohl

geringe Schwankungen, aber es ist keine Steigerung von den einfachen Formen zu den abgeleiteteren der Aspicilien einerseits und der Placodien andererseits vorhanden (140—180  $\mu$ ). Die geschichteten Thalli zeigen also eine verhältnismäßig geringe Verschiedenheit in bezug auf die Mächtigkeit ihres Deckgeflechtes und ihrer Paraphysenpallisade. Wohl aber nimmt die Markbreite von den Formen der Gruppen II bis IV von der *Eulecanora* bis zu den blattartigen Placodien immer größere Werte an (150—1500  $\mu$ ). Parallel dazu vergrößert sich auch die Trama, was eine Steigerung der Werte der Apothecientiefe zur Folge hat (von den Apothecien der Gruppen I bis IV bis zu den Placodien: 180—750  $\mu$ , 1350  $\mu$  bei *Lecanora fragilis*).

Bezeichnend und die Annahme der Reduktion bestätigend sind die niederen Werte der Apothecientiefe bei den Aspicilien (120—150  $\mu$ , 550  $\mu$  bei noch nicht vollkommener Einsenkung). Bei Arten mit vollkommen eingesenkten Apothecien beträgt sie also weniger als bei den ganz primitiven der Gruppe I von *Eulecanora*. Die Breite des Markes der Aspicilien läßt sich nicht in Durchschnittswerten darstellen, da sie infolge des Vorhandenseins langer, deckgeflechtsähnlicher, antikliner Stränge sehr wechselt.

Bei den *Cystococcus*-Gonidien aller beschriebenen Lecanoraceen wurden ferner die Unterschiede in der Membrandicke und in der Art der Lappung des Chromatophors untersucht. Es kann zusammenfassend gesagt werden, daß sich keinerlei Beziehungen zum Haustorientypus oder zur feineren Form der Haustorien ergeben. Die Unterschiede der Gonidienzellen (*Cystococcus*-Rassen?) wurde aus diesem Grunde meist nicht angeführt. — In tote Algenzellen eingedrungene Hyphenenden konnten stets beobachtet werden.

## II. Caloplacaceae

Obwohl nur sieben Caloplacaceen untersucht wurden, läßt sich in bezug auf die Organisation des Lagers eine ähnliche Gruppierung durchführen wie bei den Lecanoraceen. So entspricht der Aufbau von *Caloplaca fuscoatra* dem der einfachen Formen der Gruppe I von *Eulecanora*. Wie diese bildet sie intrazelluläre Haustorien aus. Das Lager der übrigen Arten zeigt hinsichtlich des Deckgeflechtes eine auffällige Ähnlichkeit mit den Aspicilien. Das Deckgeflecht ist sowohl bei den geschichteten Thalli ohne differenzierten Rand als auch bei solchen mit gelapptem Rand entweder als ein enges, septiertes Hymeniderm, das stellenweise pseudoparenchymatisch verwächst, oder als ein ideales starres Paraderm entwickelt. Es überrascht nicht, wenn wir die gleichen Haustorienverhältnisse wie bei den Aspicilien antreffen. Die gelappten Thalli sind also nicht etwa mit denen der Placodien zu vergleichen. Diese besitzen

ein  $\pm$  lockeres Deckgeflecht und zeigen noch intrazelluläre Haustorien oder anscheinend lang funktionsfähige intramembranöse. Bei den höher organisierten Caloplacaceen bildet das Deckgeflecht, dessen basale Teile die Algenzellen umschließen, ein starres System. Man beobachtet in den Membranen der Gonidienzellen außerordentlich selten ganz flache Verdickungen, zuweilen mit hellen Kanälen. Die Gonidien gehören so wie bei den untersuchten Lecanoraceen der Gattung *Cystococcus* s. l. an.

*Caloplaca fuscoatra* (BAÏRH.) A. ZBR. (Trins, Tirol; krist. Gest.; März) läßt sich, wie bereits erwähnt, ihrem Aufbau und ihren Haustorien nach mit den Flechten der Gruppe I von *Eulecanora* vergleichen: der Thallus besteht aus einem Luftmycel, welches unregelmäßig zwischen verstreuten Gonidienhäufchen wuchert. Das Apothecium sitzt breit der Unterlage auf. Der Margo wird von den ausstrahlenden Enden der Medulla gebildet, welche in Form von ungefähr vier Hyphensträngen sichtbar ist. Von ihr aus wird die seitliche Bekleidung des Apotheciums in Form eines septierten Hymeniderms aufgebaut, in dessen Hypoderm die Gonidienzellen liegen. Stellenweise vereinigen sich die kurzen (dreizelligen) Hyphenfäden oberhalb der Gonidien. Nach unten zu bildet die Medulla eine schwache Trama aus, in der ebenfalls Gruppen von Gonidienzellen liegen. — Fast jede ausgewachsene Zelle zeigt intrazelluläre Haustorien (Abb. 8 a). In den Autosporen wurden keine beobachtet. Einige wenige Haustorien sind mit Algenmembransubstanz überzogen bzw. stecken in Membranzapfen eingeschlossen. Letzteres ist nie bei jungen, kleinen Haustorien der Fall. Besonders große Gonidienzellen, wie sie auch bei der I. Gruppe von *Eulecanora* häufig vorkommen, wurden beobachtet; sie haben offenbar ihre Teilungsfähigkeit eingebüßt.

*Caloplaca Allanii* A. ZBR. (Neuseeland; krist. Gest.; Herb.) ähnelt in ihrem Habitus der vorigen Art, besitzt also keinen geschlossenen, krustenförmigen Thallus, sondern besteht aus hauchdünnen, fleckenartig zerstreuten Lagerteilen. Auf Grund der bisherigen Erfahrungen hätte man erwarten können, daß intrazelluläre Haustorien auftreten würden; dagegen sprach aber das Vorhandensein von schwachen Verdickungen der Algenmembranen für eine zeitweilige Ausbildung intramembranöser Haustorien (Abb. 8 b). Bei näherem Zusehen erwies sich der Thallus tatsächlich als geschichtet; er ist somit nicht so primitiv gebaut wie der von *C. fuscoatra*. Seine Oberseite ist von einem Paraderm bedeckt, das mit seinen basalen Teilen die Gonidien einschließt. Das schmale Mark besteht aus periklin verlaufenden Hyphen.

Ähnliche Verhältnisse zeigt *Caloplaca Baueri* A. ZBR. (São Paulo, Brasilien; krist. Gest.; Herb.; Juli) und das körnig-warzige Lager von *Caloplaca aurantiaca* TH. FR. var. *flavovirescens* WULF (Iglau, Türken-schanze; krist. Gest.; Herb.; Feber); ihr Mark ist aber breiter ausgebildet als bei den vorhergehenden.

*Caloplaca aurea* SCHÄR (Hesshütte, Stmk.; Kalkfelsen; Herb.; September) besitzt ein in der Mitte schuppiges, am Rande mit eingeschnittenen, abgerundeten Lappen versehenes Lager. Das obere und untere Deckflecht ist ein Paraderm. Ein breites Mark ist vorhanden. Im Apothecium schließt sich an eine schmale Paraphysenlage ein breit-hyphiges, septiertes Hymeniderm an, das beim Übergang vom Apotheciumstiel in den Thallus durch Aufblähung der Zellen und Zusammenpressen der Membranen zu einem Paraderm wird. Die Gonidien liegen in den basalen Teilen des Deckflechtes bzw. im Apothecium in trichterförmiger Anordnung dort, wo man die Medulla erwarten würde; diese

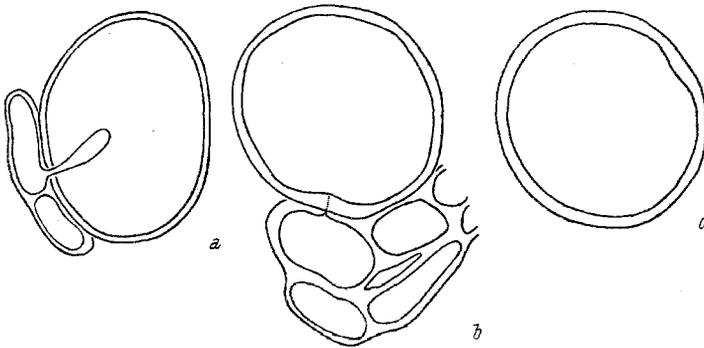


Abb. 8. *Caloplacaceae*: Algenzellen. *a* *Caloplaca fuscoatra*, intrazelluläres Haustorium; *b* *C. Allanii*, Kanal, vom Lumen der anliegenden Pilzzelle ausgehend, in der Membranverdickung der Algenzelle; *c* *C. aurea*, schwache Membranverdickung

ist jedoch nicht zu erkennen, da die stark entwickelte Trama aus einem dicht verfilzten, manchmal schon pseudoparenchymatischen Geflecht besteht, in dem man noch die Richtung des Hyphenverlaufes hymeniumwärts verfolgen kann. Die Algenzellen sind ähnlich „eingekammert“ wie bei den Aspicilien. Es konnten nur äußerst selten flache Verdickungen in den Algenmembranen gefunden werden (Abb. 8 c), woraus man vielleicht auf das zeitweilige Vorhandensein weniger intramembranöser Haustorien mit kurzer Lebensdauer schließen kann.

Ein ähnliches Verhalten zeigen *Caloplaca Baumgartneri* A. ZBR. (Wachau, NÖ.; krist. Gest.; Mai) und, was die Haustorienverhältnisse betrifft, auch *Caloplaca elegans* (LINK) (1. Glungezer, Tirol; krist. Gest.; Juni, Juli; 2. Glungezer, Tirol; krist. Gest.; September; 3. Gerlos, Tirol; krist. Gest.; Oktober). Sowohl das obere als auch das untere Deckflecht ist ein septiertes Hymeniderm, das stellenweise Anastomosen bildet und dessen zwei äußerste Zellenlagen oberhalb der Algen stellenweise paradermatisch zusammenschließen.

### III. *Lecideaceae*

Ebenso wie die *Lecanoraceae* und *Caloplacaceae* enthalten die meisten der untersuchten Arten (21 von 24) *Cystococcus* s. l. als Algenpartner. Bei den *Lecideaceen* treten aber anscheinend häufiger auch andere Grünalgen als Gonidien auf (bei 3 von den 24 untersuchten Arten). Da die Apothecien der meisten *Lecidea*-Arten sehr dunkel pigmentierte, „kohlige“ Gehäuse besitzen, lassen sich mit Hilfe der Anilinblaufärbung keine befriedigenden Resultate erzielen. Die im folgenden getroffene Anordnung der einzelnen Arten nach ihrer mutmaßlichen Entwicklungshöhe ist daher weniger gut fundiert als bei den *Lecanoraceen*. Immerhin läßt sich nach dem äußeren Habitus und nach Thallusschnitten, die in Wasser oder Chlorzinkjod untersucht wurden, und im Vergleich mit den vorher besprochenen Familien eine Gliederung vornehmen. Es ergibt sich anscheinend eine ähnliche Beziehung zwischen Bautypus und Ausbildungsweise der Haustorien wie bei den *Lecanoraceen* und *Caloplacaceen*.

#### 1. *Lecideaceen* mit *Cystococcus* s. l. als Gonidie

##### A. Arten mit primitivem Lagerbau

Wie bei den *Lecanoraceen* und *Caloplacaceen* besitzen sämtliche primitiv erscheinenden Arten mit oberflächlichem, krustig-homöomerem, deckgeflechtslosem Thallus intrazelluläre Haustorien. *Lecidea Baumgartneri*, deren Lager bereits ein schwaches Mark und Deckgeflechtsansätze entwickelt hat, zeigt ebenfalls intrazelluläre Haustorien. Bei gleichem Lagerbau fanden sich auch bei den *Lecanoraceen* intrazelluläre Haustorien (vgl. Gruppe II von *Eulecanora*). Die Haustorien der im folgenden beschriebenen *Lecideaceen* verhalten sich im wesentlichen ebenso, wie es GETTLER (1934) an *Lecidea parasema* erstmalig genau beobachtet und ausführlich beschrieben hat. Auch treten stark vergrößerte, scheinbar nicht mehr teilungsfähige Algenzellen auf.

*Lecidea albofuscens* NYL., welche mit ihrem teils ober-, teils unterirdigen Lager an Buchen des Wienerwaldes wächst, wurde im August untersucht. Ihre Haustorien haben eine charakteristische Gestalt. Sie sind lang (bis zu  $\frac{3}{4}$  des Zelldurchmessers!) und schmal und verbreitern sich allmählich ganz wenig. In der Mitte sind sie häufig umgebogen, wobei der distale Teil oft leicht gewellt ist. Der Hals steckt selten in einer steilhöckrigen Verdickung der Membran, oder er wird von einer Schichte von Zellulose bekleidet (Abb. 9 a, b). — Eine *Lecidea* sp., welche an Laubbäumen im Jänner in der Vorderbrühl, NÖ., gefunden wurde und äußerlich sehr ähnlich aussieht, jedoch ein hellbraunes Hypothecium und größere Sporen aufweist, zeigt die gleiche Ausbildung der Haustorien.

*Lecidea enteroleuca* ACH., welche mit einem kaum wahrnehmbaren Lager auf kieselhaltigem Gestein bei Maria Taferl, NÖ., wächst, wurde im

September untersucht. Ihre Haustorien sind keulenförmig und erreichen den halben Durchmesser der Algenzelle an Länge. Es wurden Stadien beobachtet, in welchen die Haustorien bis zu zwei Dritteln mit Algenmembransubstanz überzogen waren, mit ihrem Ende jedoch frei in das Zellinnere hineinragten. Ferner konnte an Teilungsstadien festgestellt werden, daß

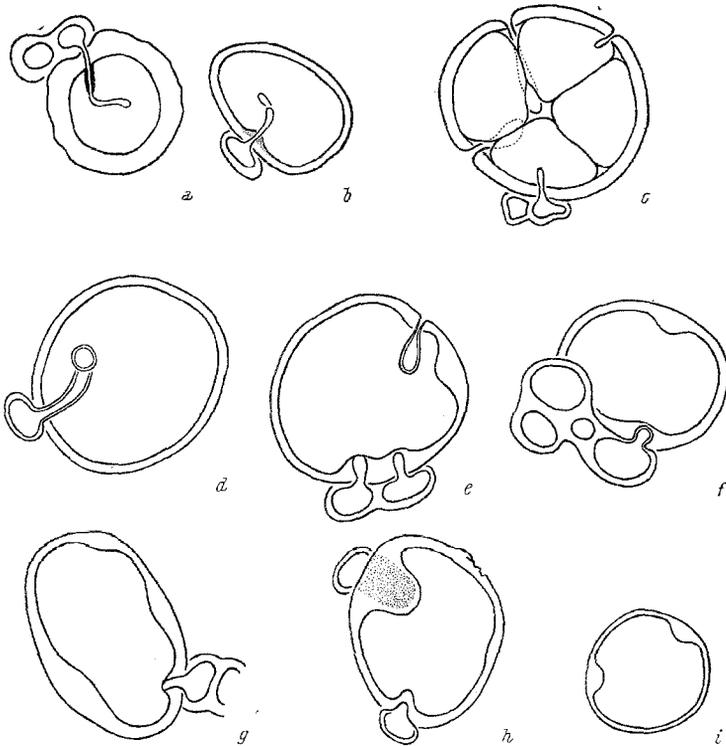


Abb. 9. *Lecideaceae*: Algenzellen (*Cystococcus*). *a*, *b* *Lecidea albofuscens*. *a* Zelluloseanlagerung am Hals des intrazellularen Haustoriums, *b* Verdickung der Algenmembran rund um die Eintrittsstelle des intrazellularen Haustoriums; *c* *L. enteroleuca*, in der Mutterzellenmembran vier Autosporen, von denen zwei schon frisch infiziert sind, Ausschaltung von zwei alten Haustorien infolge entsprechender Lage der Teilungsebenen; *d* *L. glomerulosa*, intrazelluläres Haustorium; *e* *L. Baumgartneri*, intrazelluläres Haustorium und eingekapselte Jugendstadien von solchen; *f*, *g* *L. glaucosarca*, intramembranöse Haustorien, in *f* ausgeschaltet; *h* *L. grisella*, Ausschaltungsstadien von intramembranösen Haustorien; *i* *Rhizocarpon geographicum*, Membranverdickungen

die Teilungsebenen der Länge nach durch die Haustorien der Mutterzellen gehen, somit ausgeschaltet werden (den gleichen Vorgang beschrieb GEITLER für *L. parasema*). Gleichzeitig fanden sich jedoch bereits ganz zarte, junge Haustorien in den Autosporen, die von außen durch die

Mutterzellmembran und die junge Autosporenmembran eingedrungen waren (Abb. 9 c).

Eine *Lecidea* sp., welche im Januar auf Laubholz bei Mödling gefunden wurde und *L. parasema* am nächsten kommt, jedoch  $18\mu$  lange Sporen besitzt, zeigt zarte, kurze, nur ein Viertel des Zelldurchmessers erreichende Haustorien. Sie sind in älterem Zustand schwach keulig aufgetrieben und stecken teilweise mit ihrem Hals in flachen Verdickungen der Algenmembran.

*Lecidea glomerulosa* STEUD. von alten Holzzäunen in der Nähe von Schladming wurde im September untersucht. Das Lager fällt durch seine regelmäßigen, kugelförmigen Algenhäufchen auf, die von Hyphen umspinnen werden und zwischen denen sich stets zahlreiche tote Algenzellen befinden. Die Haustorien sind fingerförmig, auffallend breit und an der Eintrittsstelle nur wenig verschmälert. Geradegestreckt, würden sie zwei Drittel des Zelldurchmessers erreichen (Abb. 9 d). — Das gleiche zeigten Herbarexemplare von der Rinde alter Eichen des Schenkenwaldes bei Dietenhofen, ferner von *Abies Apollinis* auf der Hochfläche „Livadi“ im Parnaß, Griechenland, von Laubbäumen bei Termessus, Griechenland, und von alten Holzzäunen aus der Umgebung von Leipzig.

*Lecidea Baumgartneri* A. ZBR. wurde in der Wachau im Mai auf kristallinem Gestein gefunden. Das krustig-höckrige Lager weist bereits ein schwach entwickeltes Mark auf, das die gleiche Breite wie die Gonidienzone hat und von zahlreichen Membranen abgestorbener Algenzellen erfüllt ist. Die Hyphen richten ihre Enden antiklin in die Höhe (Ansätze zur Deckflechtsbildung!). Man beobachtet intrazelluläre, wahrscheinlich funktionsfähige Haustorien. Daneben findet man jedoch häufig auch junge Haustorien, die anscheinend nicht imstande sind, die von der Algenzelle abgelagerte Zellulose aufzulösen und weiterzuwachsen. Sie werden in Membranverdickungen eingeschlossen (Abb. 9 e). Solches konnte bei Lecanoraceen mit gleichem Lagerbau (Gruppe II von *Eulecanora*) nicht beobachtet werden.

#### B. Arten mit höher organisiertem Lagerbau

Die Arten dieser Gruppe besitzen alle einen geschichteten Thallus mit meist wohlausgebildetem Mark und Deckflecht. Es treten stets intramembranöse Haustorien auf, die nur in wenigen Fällen direkt beobachtet werden konnten, auf deren zeitweises Vorhandensein aber aus Membranverdickungen der Algenzellen, in welchen sich manchmal helle Kanäle zeigten, geschlossen wurde. Die Vergrößerung einzelner wahrscheinlich teilungsfähiger Gonidienzellen ist nicht so auffällig wie bei den vorher behandelten Lecideaceen.

*Lecidea glaucosarca* ZBR. (Setschwan, China; auf Kaltgestein; Herb.; August) entwickelt ein schmales Mark, das aus dünnen, langzelligen

Hyphen besteht, und ein Deckgeflecht, welches in seinen basalen und mittleren Teilen die lebenden, in den äußeren Teilen die toten Gonidien führt. Das Deckgeflecht besteht aus verhältnismäßig breiten,  $\pm$  antiklin gerichteten, kettenförmigen Hyphen, die um die Algenzellen kurze Abzweigungen entsenden. Von diesen gehen  $\pm$  keulenförmige Gebilde aus, die stets in der Membran der Algenzelle bleiben und nicht imstande sind, die angelagerte Zellulose aufzulösen, um in das Innere der Zelle vorzudringen (Abb. 9 f, g). Im allgemeinen aber besitzen die Algenzellen nur lokale Membranverdickungen, in welchen vom Pilz nichts wahrzunehmen ist.

*Lecidea grisella* FLK. (1. Sandsteinfelsen, Fränk. Jura, Herb.; Juli; 2. Sandsteinfelsen bei Eisleben, Herb.; 3. Sandsteinfelsen, bei Cherbourg, Frankreich; Herb.; 4. Granitfelsen, Kandersteg, Schweiz, Herb.; August; 5. kieselhaltiges Gestein bei Budapest; Herb.) zeigt ein dichtes, filzig verklebtes Mark und Deckgeflecht. Neben schwachen Membranverdickungen an den Algenzellen, die nicht häufig vorkommen, kann man in Ausnahmefällen haustorienbildende Hyphen beobachten, die sich in die Membran einbohren, so daß ältere Algen narbige Membranen mit weghängenden fetzigen Teilen zeigen. In solchen Fällen entstehen tief in das Zellinnere reichende stoppelförmige Verdickungen, die sich dunkler als die übrige Membran färben (Abb. 9 h). Alle untersuchten Exemplare verhielten sich gleich.

Sehr selten kann man in den vier folgenden Flechten Membranverdickungen der Gonidienzellen, zuweilen mit Kanälen, beobachten: *Lecidea inserena* NYL. (Harz, krist. Gest., Herb.), *L. habana* ZBR. (Yünnan, China, auf Kalk, Herb., Juni) *L. crustulata* (ACH.) KBR. (Großvenediger, krist. Gest., September) und *L. leucitica* ARN. (Trins, Tirol, krist. Gest., März). Alle besitzen einen geschichteten Thallus mit ausgeprägtem Deckgeflecht und Mark. Das Lager legt sich eng krustenförmig an den Stein an. Bei *L. inserena* konnte das Deckgeflecht als septiertes Hymeniderm erkannt werden, da seine Hyphen braun pigmentiert sind (keine Anlagerung von Flechtenfarbstoffen!).

Dachziegelig-schuppige Lager von *Lecidea (Psora) lurida* (Sw.) ACH. wurden im September auf kalkhaltiger Erde im Schneeberggebiet, NÖ., gefunden. Der äußere Habitus ist dem der Placodien *Lecanora lentigera* und *L. crassa* ähnlich. Bei diesen wurde ein  $\pm$  lockeres Deckgeflecht (verzweigtes Trichoderm) festgestellt. *Lecidea lurida* besitzt dagegen ein Paraderm, also ein sehr dichtes Deckgeflecht. Auch die Ausbildung der Haustorien ist verschieden. Während die Placodien noch wahrscheinlich lang funktionsfähige intramembranöse Haustorien aufweisen, treffen wir bei *Lecidea lurida* wie bei den lappigen Formen der Caloplacaceen, welche ebenfalls eine paradermatische Bekleidung tragen, nur selten Membranverdickungen an, in denen vom Pilz nichts wahrzunehmen ist.

Ein enges, stellenweise paradermatisches Deckflecht, in welchem die Algen  $\pm$  dicht eingekammert liegen, und die gleichen Haustorienverhältnisse wie die vorigen *Lecidea*-Arten weisen auch die drei folgenden Lecideaceen auf: *Rhizocarpon geographicum* (L.) Dc. f. *contiguum* Fr., das im Mai, Juni und Oktober untersucht wurde und von krist. Gest. aus der Wachau, vom Patscherkofel und Großglockner stammt (Abb. 9 i),

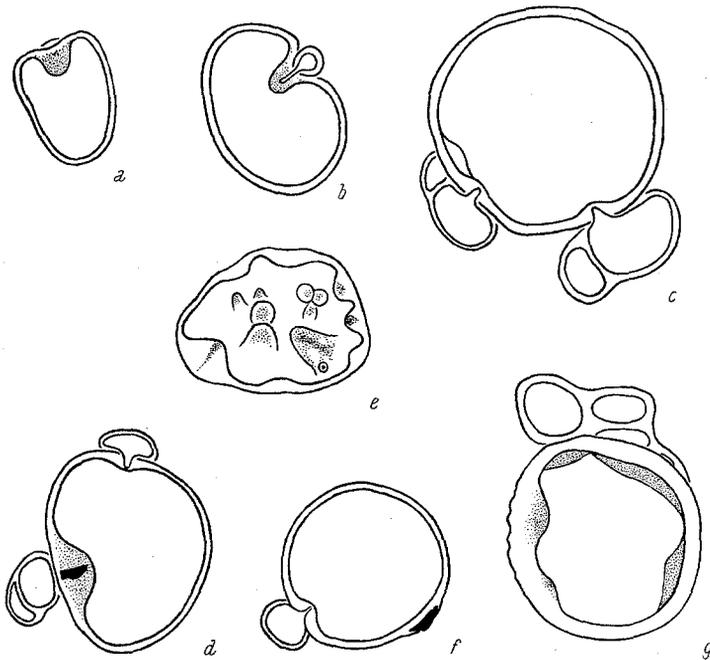


Abb. 10. *Lecideaceae*: Algenzellen (*Cystococcus*). a, b, c verschiedene Ausschaltungsstadien von intramembranösen Haustorien: a, b *Bacidia mucorum*, c *Bacidia trachona*; d, e *Lecidia jurana*, d Ausschaltungsstadien von intramembranösen Haustorien, e tote Algenzelle mit außergewöhnlich zahlreichen Verdickungswarzen; f *Lecidea Henrici*, Ausschaltungsstadium eines intramembranösen Haustoriums, unregelmäßig linsenförmiger Einschluß in der Membran, welche sich außen an dieser Stelle aufgelöst hat; g *Lecidea macrocarpa*, Verdickungsbuckel in der Membran, welche an einer Stelle unruhige Konturen aufweist (Auflösung?)

ferner *Rh. viridiatrum* FLK. (November, krist. Gest. aus Gerlos, Tirol), endlich *Rh. Montagnei* (FW.) KBR. f. *abliteratum* KBR. (Feber und Mai, krist. Gest. der Vikarspitze und des Patscherkofels, Tirol).

*Bacidia muscorum* (WULF) SCHAER., welche im März auf Moosen in Trins, Tirol, gefunden wurde, besitzt ein aus wenigen Lagen perikliner Hyphenzüge bestehendes Mark. Der lebende Thallus sitzt nicht direkt

dem Moos auf. Stets findet man dazwischen ein bis zwei Schichten abgestorbener Flechtenthalli. Es treten so wie bei *Lecidea grisella* selten zu beobachtende schwache Membranverdickungen und ausnahmsweise tief in die Algenzelle hineinragende stoppelförmige Verdickungen auf — an Stellen, wo haustorienbildende Hyphenzellen sich in die Algenmembran eingebohrt haben (Abb. 10 a, b).

*Bacidia trachona* (ACH.) ARN., welche im Mai auf krist. Gest. in der Wachau, NÖ., gefunden wurde, zeigt verhältnismäßig breite, deutlich sichtbare intramembranöse Haustorien, die von Algenmembransubstanz eingeschlossen sind (Abb. 10 c). Das von Gesteinspartikelchen stark durchsetzte Lager läßt ein breites Mark erkennen.

### C. Arten mit endolithischem und halbendolithischem Lager

Das Lager der drei folgenden Flechten sitzt entweder vollständig oder zum Teil in den Poren bzw. Haarspalten des Gesteins. Wenn auch Lagerschnitte nicht herstellbar waren, ließ sich doch aus Kratzpräparaten (in welchen sich stets nur Einzelhyphen oder umspinnene Algengruppen fanden) schließen, daß kein Deckgeflecht und kein ausgeprägtes Mark vorhanden ist. Trotzdem darf man diese Thalli nicht den oberflächlich verlaufenden, primitiven, krustig-homöomeren Lagern gleichsetzen. Es ist vielmehr anzunehmen, daß es sich bei diesen im Stein wachsenden Flechten um abgeleitete Verhältnisse handelt.

*Lecidea jurana* SCHAEER., von Kalkfelsen des Dachsteins (Juni), ist halbendolithisch. Weit vordringende intramembranöse Haustorien waren zur Zeit der Untersuchung stets von Membransubstanz umschlossen (Abb. 8 d). Charakteristisch sind buckelförmige Membranverdickungen, in denen längliche, sich dunkel färbende Gebilde die Richtung des ehemaligen Haustoriums anzeigen, und kuppenförmige dunkle Gebilde an den höchsten Stellen der Verdickungen. Eine tote Zelle trug 16 solche Verdickungswarzen (Abb. 10 e).

Das Vorhandensein des endolithischen Lagers von *Lecidea Henrici* A. ZBR. (Yünnan, China, Herb., Juni) wird nur von den zutage tretenden schwarzen Apothecien angezeigt. In den Membranen der Gonidienzellen fanden sich von den Pilzzellen ausgehende Kanäle und dunkel färbbare Gebilde (Abb. 10 f).

Das halbendolithische Lager von *Lecidea macrocarpa* (DC) TH. FR. var. *platycarpa* (ACH.) TH. FR. forma *steriza* ACH. wurde in den Haarspalten von oberflächlich verwittertem kristallinem Gestein in der Wachau, NÖ., im Mai gefunden. Neben schwachen Membranverdickungen der Algenzellen wurden weniger häufig große Zellen beobachtet, die starke Membranverdickungen zeigten und deren Membranen an diesen Stellen nach außen zu unscharf wurden und sich anscheinend auflösten (Abb. 10 g).

2. Lecideaceen mit anderen Gonidien als *Cystrococcus* s. l.

Die deutlich geschichteten Thalli von *Lecidea plana* LAHM<sup>1</sup>, welche aus dem Großvenedigergebiet von krist. Gest. stammen (August), und

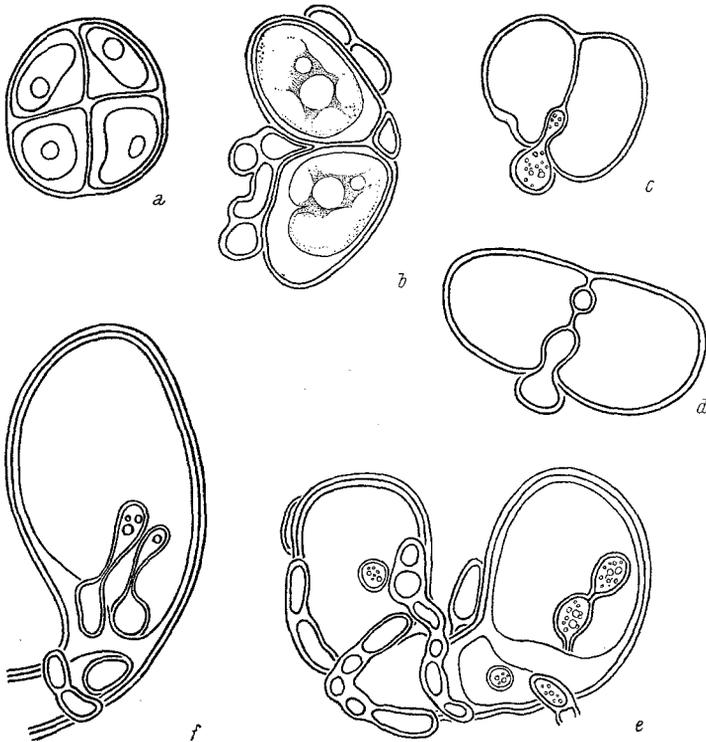


Abb. 11. *Lecideaceae*: Algenzellen. *a, b, c Chlorosarcina minor*, aus *Lecidea plana*, *a* auf Knop-Agar kultiviert, Teilungsstadium, flach becherförmige, wandständige Chromatophoren mit je einem Pyrenoid, *b, c* in der Flechte: *b* Chromatophoren dick angeschwollen mit je zwei Pyrenoiden, *c* keulenförmige Abgliederungen der anliegenden Hyphenzelle zwingen sich zwischen die Teilungswände; *d Chlorosarcina minor* aus *Lecidea lapicida*, gleiches Verhalten wie in *c*; *e, f* Alge, der Gattung *Gongrosira* nahestehend, aus *Catillaria Arnoldi*; die kurzen Zellfäden zeigen stark verdickte Querwände und sind von einer gemeinsamen Scheide umhüllt; Haustorien (Doppelbildungen) im Inneren der Zellen; *f* Haustorien und in das Innere der Zellen hineingewachsene Hyphe

von *Lecidea lapicida* ACH.<sup>2</sup>, die auf krist. Gest. des Großglockners gefunden wurden (August), enthalten *Chlorosarcina minor* GERNECK als

<sup>1</sup> Die untersuchte Form besitzt jedoch statt nackten stets aschgrau bereifte Apothecien.

<sup>2</sup> Das Hypothecium ist nicht schwärzlich-blau, sondern stets nur schwärzlich (rußig).

Gonidienalge. Die Bestimmung gelang erst nach Kultur auf Knop-Agar, auf welchem sich nach einigen Wochen die typischen paketförmigen, in Gallerte gehüllten Kolonien dieser Alge entwickelten. Sie besitzt eine sehr ausgeprägte vegetative Vermehrung, die durch regelmäßige Zweiteilung in den drei Richtungen des Raumes erfolgt. In der Flechte herrschen hauptsächlich Zweierstadien vor. Die Zellen sind sehr verändert. Infolge der verminderten Teilungsfrequenz durch die Pilzeinwirkung sind die Gonidienzellen zu einem beträchtlichen Teil bedeutend größer als in der Kultur (statt zirka  $7\ \mu$  im Durchmesser  $12\text{--}13\ \mu$ !). Die an der Teilungsebene abgeplatteten Zellen wachsen außerdem häufig eiförmig in die Länge, während sie in Kultur rund oder polygonal sind. Wie bei den bekannten „Maststadien“ von *Cystococcus* sind die Zellen von *Chlorosarcina* im Flechtenthallus prall mit Nährstoffen erfüllt: Es wurde Stärke, die sich in Form von zahlreichen kurzen Stäbchen im Chromatophor befindet, und Öl in Form kleiner Tröpfchen nachgewiesen. Der Chromatophor ist nicht wie in der Kultur flach becherförmig (Abb. 11 a), sondern dick angeschwollen und läßt nur mit wulstförmigen Bildungen am Rand noch auf die ursprüngliche Becherform schließen (Abb. 11 b). Das Vorhandensein einiger Pyrenoide (statt einem einzigen) in den meisten Zellen deutet ebenfalls auf Teilungshemmung hin. Wie in der Kultur besitzen die Algenzellen eine sehr dünne Membran; sie verschleimt jedoch nicht oder nur wenig. Der Pilz entsendet meist keulenförmige Gebilde, die auf den ersten Blick wie intrazelluläre Haustorien wirken, zwischen die äußerst zarten Teilungswände der Zweierstadien (Abb. 11 c, d). Diese und die angepreßten Zellen, aus denen sie entstehen, deuten durch ihren prall mit Öltröpfen gefüllten plasmareichen Inhalt auf das parasitische Verhalten des Pilzes hin.

Bei *Catillaria Arnoldi* TH. FR., welche auf kalkhaltigem Gestein im Mai in der Umgebung von Lunz gefunden wurde, gediehen die Kulturen der Gonidienalge schlecht, so daß eine Bestimmung nicht durchgeführt werden konnte. Es handelt sich wohl um eine Alge, die der Gattung *Gongrosira* am nächsten kommt. Kurze, manchmal leicht verzweigte Fäden mit kopfiger Endzelle werden in dem homöomeren Lager von Pilzhyphen mäßig dicht umschlungen. Breit-blasige, öl- und plasmareiche Gebilde mit schmalem Hals, die den bisher beschriebenen Haustorien bei *Cystococcus*-flechten nur entfernt ähnlich sind, stecken im Inneren der Alge. Typisch und häufig anzutreffen sind „doppelte“ Haustorienbildungen: aus einer blasigen Keule wächst eine zweite hervor (Abb. 11 e, f).

#### IV. Flechten aus verschiedene Familien

Die der Familie Buelliaceae angehörende Gattung *Rhinodina* umfaßt wie die Gattung *Lecanora* sowohl krustig-homöomere als auch geschichtete

Sippen, zuweilen mit gelapptem Rande. *Rhinodina coilocarpa* A. ZBR. (Las Palmas, auf Konglomeraten, Herb., März) ist mit Ausnahme der

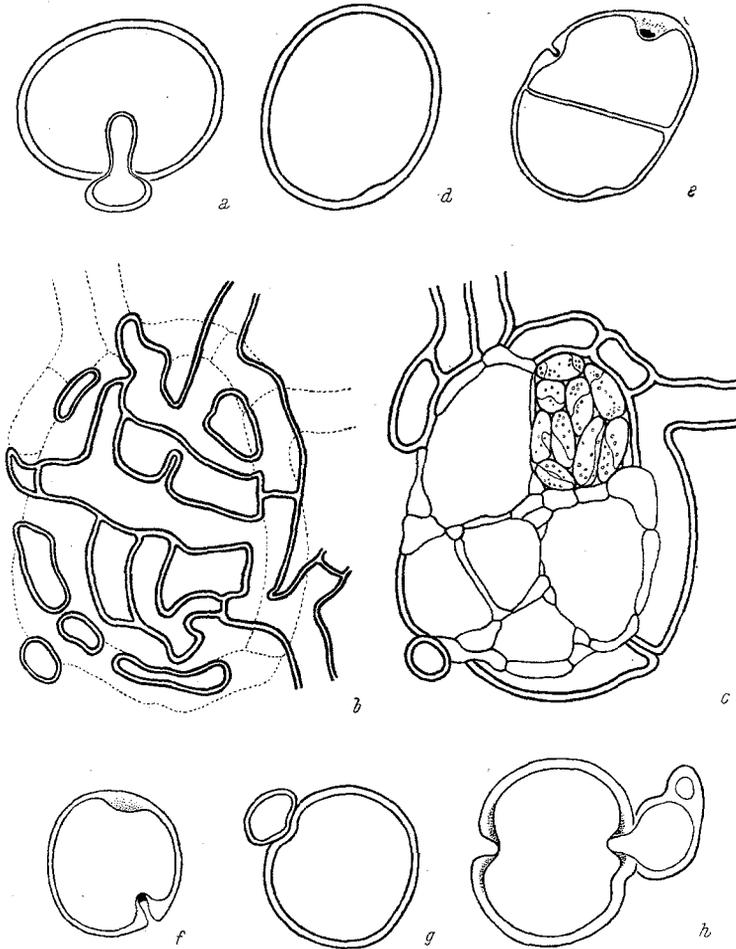


Abb. 12. Einige Typen der Einwirkung des Pilzes auf die Alge bei Flechten aus verschiedenen Familien. *a* *Rhinodina coilocarpa*, intrazelluläres Haustorium; *b*, *c* *Coriscium viride*, Pilzhüllen um *Coccomyxa*-Gruppen, *b* bei hoher Einstellung: äußere gemeinsame Hülle aus derberen Hyphen bestehend, *c* bei tieferer Einstellung: aus zarteren Hyphen bestehende Einzelhüllen, in eine von diesen die *Coccomyxa*-Algen schematisch eingezeichnet (die Algen fallen beim Schneiden der Pilzhüllen stets heraus); *d* *Biatorella simplex*, leichte Membranverdickung; *e* *Verrucaria calciseda*, Ausschaltungsstadien von intramembranösen Haustorien; *f* *Verrucaria coerulea*, Ausschaltungsstadien von intramembranösen Haustorien; *g* *Parmelia conspersa*, eng angepreßte Haustorienmutterzelle; *h* *Cladonia uncialis*, breites intramembranöses Haustorium, tief in die Algenmembran eingehoht, leeres „Bohrloch“

zweizelligen Sporen den Formen der Gruppe II von *Eulecanora* durchaus gleich. Sie ist deshalb interessant, weil sie ähnliche Deckflechts- und Markansätze wie die beiden in dieser Gruppe beschriebenen Flechten zeigt, ihre Apothecien jedoch noch auf der gleichen Stufe stehen wie die Fruchtkörper der Gruppe I von *Eulecanora*. Sie sind zart und sitzen sehr breit auf, das Hymenium bildet ihren wesentlichsten Bestandteil; es ist nur von einem schwachen Tramageflecht umgeben. Die Enden der Medulla bauen eine Paraphysenlage auf, die die Verbreiterung des Hymeniums durchführt, und strahlen im Margo fächerförmig aus. Infolge starker Verästelung um die im Margo eingebetteten Algen wird der fächerförmige Verlauf gestört. Nach außen zu wird ein lockeres, schmales Tramageflecht entwickelt und Gonidien in dieses einbezogen. An den kurzen, niedrigen Becherwänden bilden die über die Algen emporragenden Hyphenenden eine schmale, deckende Schicht, indem sie sich antiklin anordnen und mit gelblichen Ausscheidungsstoffen (Flechtensäuren?) verklebt sind.

Das dünne Lager, das häufig in Gesteinsritzen sitzt, zeigt die gleichen Deckflechtsansätze. Die Hyphenenden sind ebenso verklebt wie an der Becherwand. Es läßt sich eine minimale Markausbildung feststellen.

Der Vorsprung, den die Apothecien der I. Gruppe von *Eulecanora* in ihrer Entwicklung gegenüber dem Lager gewinnen, ist bei *Rhinodina coilocarpa* nicht vorhanden. Die Flechte besitzt intrazelluläre Haustorien mit auffallend breiter Eintrittsstelle (Abb. 12 a).

*Corisicium viride* WAIN., dessen stets fruchtkörperloser geschichteter Thallus unter den Pyrenidiaceen eine unsichere Stellung hat, besitzt als Algenpartner *Coccomyxa icmadophilae* (JAAG). Wie bei den von TSCHERMAK (1941) untersuchten *Coccomyxa*-flechten zeigen sich auch hier weder Haustorien noch Verdickungen in der Membran der Algenzellen. Diese ist äußerst zart, so daß wohl einem Stoffaustausch keine großen Hindernisse bereitet werden. Die Gonidienzone besteht aus zahlreichen nebeneinanderliegenden, kleineren und größeren knäuel-förmigen Gebilden, in denen durchschnittlich 4—12 „Einzelballen“ liegen (Abb. 12 b, c). Sie bestehen aus etwa 4—16 Algenzellen, welche von dünnwandigen Pilzhyphen umspinnen und kugel- oder eiförmig zusammengedrängt und zusammengehalten werden, so daß sie sich aneinander abplatten. Um diese „Einzelballen“ ist eine gemeinsame Hülle entwickelt, die aus breiteren, dickwandigen Hyphen besteht, welche stellenweise pseudoparenchymatisch zusammentreten (Abb. 12 b). Die kleineren und größeren knäuel-förmigen Gebilde werden stets durch Verzweigung einer einzigen oder einiger weniger Hyphen gebildet. Wahrscheinlich vergrößert sich die Pilzhülle gleichzeitig mit dem Wachstum und der Vermehrung der Algenzellen. Einen ähnlichen Synchronismus der Entwicklung beider Komponenten beschreibt GEITLER (1933) an

einer Halbflechte, welche ähnliche Pilzhüllen um eine Protococcale ausbildet. Ferner besteht eine gewisse Ähnlichkeit mit den „Botrydrien“ von *Botrydina vulgaris* BRÉB., welche aus Gruppen von *Coccomyxa*-Algen bestehen, die von farblosen Pilzhyphen vollkommen eingeschlossen werden (GETTLER, 1956 b).

Bei zwei Vertretern der Acarosporaceae wurden schwache Membranverdickungen der Algenzellen beobachtet. Die geschichteten Thalli von *Acarospora chlorophana* (WBG.) MASS. var. *oxytona* (ACH.) FR. stammen von kristallinem Gestein des Glungezers, Tirol (Juni). Ihre Gonidialalge gehört der Gattung *Cystococcus* s. l. an. — *Biatorella simplex* (DAV.) BR. et ROSTR. wurde im Mai in der Wachau in den Spalten von oberflächlich verwittertem kristallinem Gestein gefunden. Ihre Gonidialalge gehört der Gattung *Myrmecia* PR. an<sup>1</sup>. Sie vermehrt sich im Thallus meist durch Bildung von vier Autosporen, während sie in den Kulturen auf Knop-agar auch reichlich Zoosporen bildet. Es treten meist nur die Apothecien der Flechte frei zutage. Das Lager sitzt hauptsächlich in den außerordentlich feinen Ritzten zwischen den einzelnen an der Oberfläche des Gesteins liegenden Kriställchen oder häufig auch an den vom Lichte abgekehrten Flächen derselben. Es werden Algenhäufchen von Pilzhyphen dicht umspinnen, so daß letztere stets die Grenze zu den Kristallflächen bilden. Es ist weder ein Mark noch ein Deckgeflecht entwickelt. Aus dem Vorhandensein schwacher Membranverdickungen der Algenzellen (Abb. 12 d) wurde auf zeitweilige Ausbildung von intramembranösen Haustorien geschlossen.

Intramembranöse Haustorien, meist aber nur flache, buckelförmige Membranverdickungen an den Algenzellen, zeigen ferner die im Juli untersuchten, von krist. Gest. aus den Allgäuer Alpen stammenden Thalli von *Gyrophora cylindrica* (L.) ACH. (Gyrophoraceae), ebenso die zur gleichen Zeit in Tirol gesammelten Lager von *Letharia divaricata* HUE. (Usneaceae), welche in ihrem radiär gebauten Thallus die Gonidien in einem sehr lockeren Geflecht birgt, ferner *Diploschistes scruposus* NORM. var. *bryophila* (EHRH.) f. *dealbata* ACH. (Diploschistaceae), dessen Algenzellen häufig dunkel färbbare Kanalausfüllungen zeigen, und *Pertusaria lactea* ARN. (Pertusariaceae), beide im Juni auf krist. Gest. in den Allgäuer Alpen gesammelt. Sie zeigen alle einen geschichteten, relativ hochdifferenzierten Thallus und *Cystococcus* s. l. als Gonidialalge.

Die folgenden Verrucariaceen sitzen in den Poren des Kalkes. Es konnten nur Verdickungen der Algenmembranen mit leeren Kanälen, aber nicht die intramembranösen Haustorien selbst beobachtet werden. Ihre Algen zeigen wandständige Chromatophoren und besitzen kein

<sup>1</sup> Die Art wurde gemeinsam mit Frau Doz. WOESS genau untersucht und als *Myrmecia pyriformis* n. sp. beschrieben (TSCHERMAK-WOESS und PLESSL, 1948); sie wurde später umbenannt in *M. Biatorellae* (TSCH.-WOESS et PLESSL) B. PETERSEN.

Pyrenoid. Es wurden nur im Falle von *Polyblastia intercedens* (NYL.) LOENNE. Kulturen auf Knop-Agar angelegt. Nach diesen kann man die Zugehörigkeit zur Gattung *Pleurococcus* als sicher annehmen. In den beiden anderen Fällen dürfte es sich ebenfalls um *Pleurococcus* als Gonidialalge handeln. TSCHERMAK (1941) beschreibt *Pleurococcus* als Gonidialalgen verschiedener Verrucariaceen. Sie konnte an ihnen ebenfalls nur Membranverdickungen finden. *Verrucaria calciseda* DC. (Abbildung 12 e) wurde im Dezember untersucht und stammt von Kalkfelsen der Hinterbrühl, NÖ.; *Verrucaria coerulea* (RAM.) wurde im Oktober vom gleichen Standort gesammelt (Abb. 12 f)<sup>1</sup>.

Bei zwei Parmeliaceen [*Parmelia prolixa* (ACH.) NYL. var. *pannarii-formis* NYL. und *Parmelia conspersa* (EHRH.) ACH. von kieselhaltigem Gestein im Vikartal in Tirol] wurden im April an die Algenmembran angedrückte Hyphenzellen gefunden (Abb. 12 g). Äußerst selten wurden Kanäle in den Algenmembranen beobachtet, die vom Pilzprotoplasten ausgingen. Nach TSCHERMAK (1941), die die Verhältnisse bei den Parmeliaceen genau untersucht hat, erfolgt erst später, im Frühjahr, die Entwicklung der breiten, intramembranösen Haustorien unter birnförmiger Anschwellung der Hyphenzellen.

Zur gleichen Zeit wurde dort auch *Cladonia uncialis* WEB. gefunden. In die Membranen der *Cystococcus*-Zellen bohren sich breite intramembranöse Haustorien ein. Die Algenmembran ist an diesen Stellen außerordentlich dünn (Abb. 12 h). Es ist anzunehmen, daß immer wieder Schichten von Zellulose angelagert und neuerlich aufgelöst werden.

### Besprechung der Ergebnisse

Auf die Frage, wie sich Pilz und Alge in bisher nicht genauer überprüften Fällen zueinander verhalten, wurde durch die Untersuchung von 95 Arten und einigen Varietäten und Formen derselben eingegangen. Es wurden 50 Arten aus der Familie der Lecanoraceae, 24 Arten aus der Familie der Lecideaceae, 7 Arten aus der Familie der Caloplacaceae und 14 Arten aus verschiedenen anderen Familien untersucht.

Ihre Gonidialalgen gehören überwiegend der Gattung *Cystococcus* s. l. an. Bei den beiden Lecideaceen *Lecidea plana* und *Lecidea lapicida* wurde *Chlorosarcina minor* GERNECK als neue Gonidialalge festgestellt. Die ebenfalls zu den Lecideaceen gehörende *Catillaria Arnoldi* enthält Algen, die der Gattung *Gongrosira* nahestehen. In den Thalli von *Coriscium viride* (Fam. Pyrenidiaceae) fand sich *Coccomyxa icmadophilae* JAAG, in den Lagern von *Biatorrella simplex* (Fam. Acarosporaceae) *Myrmecia pyriformis* TSCHERMAK et PLESSL<sup>2</sup> als Alge vor. *Polyblastia intercedens*

<sup>1</sup> Vgl. dazu ZEITLER.

<sup>2</sup> = *Myrmecia Biatorellae* (TSCH.-WOESS et PLESSL) B. PETERSEN. — Über die weite Verbreitung dieser Alge als Flechtengonidie vgl. GEITLER 1962, 1963.

(Verrucariaceen) beherbergt Algen aus der Gattung *Pleurococcus*. *Verrucaria calciseda* und *Verrucaria coerulea* dürften ebenfalls *Pleurococcus* als Gonidienalge besitzen.

Es wurden praktisch bei allen untersuchten Flechten morphologische Anzeichen für ein Parasitieren des Pilzes auf der Alge beobachtet. Mit Ausnahme von zwei Vertretern der Gattung *Lecidea* und der *Coccomyxa*-flechte *Coriscium viride* treten entweder intrazelluläre Haustorien, intramembranöse Haustorien oder Übergangstypen zwischen beiden auf. Die intramembranösen Haustorien wurden allerdings bei der Mehrzahl der geprüften Thalli nicht in funktionsfähigem Zustand vorgefunden, sondern es wurde auf ihr Vorhandensein aus der Gegenwart folgender Anzeichen geschlossen: Kanäle, die vom Lumen der anliegenden Pilzzelle ausgehen und die Membran der Algenzelle (und eventuell deren lokale Verdickungen) durchziehen; lokale Membranverdickungen der Algenzellen, die sich nach Chlorzinkjodfärbung so wie die übrige Membran färben; lokale Verdickungen, die sich dunkler als die übrige Membran färben; tief dunkelblau färbbare, linsenförmige oder ungeformte Einschlüsse in den Verdickungen; Kanalausfüllungen in letzteren, die sich ebenso dunkel färben und die Richtung des Haustoriums noch markieren.

Im Falle der *Coccomyxa*-flechte *Coriscium viride* sind charakteristisch gebaute Pilzhüllen um die einzelnen Algengruppen vorhanden, welche eine besonders enge Verbindung zwischen Pilz und Alge herstellen. Da die Membran der Algenzellen außerordentlich dünn ist, vollzieht sich möglicherweise ein Stoffaustausch durch diese hindurch, ohne daß besondere Absorptionsorgane „nötig“ wären. Zwei Arten von *Lecidea* zeigen keulenförmige Abgliederungen eng anliegender Hyphenzellen, die den intrazellulären Haustorien sehr ähnlich sind, sich aber zwischen die besonders zarten Teilungswände von je zwei Schwesterzellen von *Chlorosarcina minor* zwängen.

Das allgemeine und häufige Auftreten von Haustorien in der Gattung *Lecanora* und *Lecidea* erweist die Ansichten von BONNIER (1889) und HEDLUND (1892) als unrichtig. Sie sind der Meinung, daß bei beiden Gattungen (und der großen Mehrzahl derjenigen Flechten, welche Gonidien aus der Reihe der Chlorococcalen besitzen) die Algenzellen von kurzgliedrigen, die Membran nicht durchdringenden Hyphen umschlungen werden.

Unter den von MAMELI (1920) geprüften Arten finden sich die beiden Lecanoraceen *Haematomma ventosum*, für welche sie „winzige, die Membran der Algenzelle kaum durchdringende Haustorien“ angibt, und *Lecanora calcarea*, bei der sie keine Anzeichen für das Auftreten von Haustorien nachweisen konnte. Ich beobachtete sowohl bei *Haematomma coccineum*, welches mit *H. ventosum* nahe verwandt ist, als auch bei *L. calcarea* schwache Membranverdickungen der Algenzellen und schloß auf zeitweiliges Vorhandensein intramembranöser Haustorien.

Untersuchungen über Haustorienbildung bei Lecanoraceen liegen ferner von FRY (1928), MORUZI (1932) und TSCHERMAK (1941) vor. FRY weist für *Lecania candicans* STZNGR. = *Placolecania candicans* (DICKS.) ZBR. eindeutig intrazelluläre Haustorien nach. Aus meinen Untersuchungen an einer ähnlichen *Placolecania*-Art ergibt sich das Auftreten von intramembranösen Haustorien. Trotz diesem Gegensatz reiht sich das Untersuchungsergebnis von FRY sowie die Beobachtungen von MORUZI und TSCHERMAK in meine Ergebnisse in harmonischer Weise ein. MORUZI stellt bei *Lecanora subfusca*, welche einen krustig-homöomeren Thallus besitzt, das häufige Auftreten von Haustorien fest. Ihre Abbildungen entsprechen ziemlich gut der Wirklichkeit. Jedoch beschreibt sie den scheinbar häufig in geschrumpftem Zustande beobachteten Protoplasten des Haustoriums als Haustorium selbst. Sie bezeichnet nämlich die Haustorien als dünn fadenförmig und deutet das übrige Volumen der abgebildeten keulenförmigen Hyphenabgliederungen mit-samt der hellen Membran als „hellen Hof“, der dadurch entstanden sei, daß das Haustorium das umgebende Plasma der Alge absorbiert habe. Wohl aber schreibt sie bereits, daß es sein könne, „daß das Haustorium die Membran der Alge durchstoße“. Sie nimmt aber doch an, daß sie nur eingedellt ist. Ferner findet sie oft zwei Haustorien in einer Zelle und stellt fest, daß das Aussehen der Gonidien trotzdem frisch ist. TSCHERMAK beschreibt ebenfalls an *Lecanora subfusca* die Haustorien und stellt fest, daß es sich um intrazelluläre Haustorien handelt, welche die Algenmembran deutlich durchdringen. Ferner findet sie sechs sich ähnlich verhaltende Lecanoraceen mit homöomeren Thallus. Bei *Ochrolechia tartarea*, deren Lager geschichtet ist, findet sie dagegen intramembranöse Haustorien.

Über Haustorienbildung bei Lecideaceen liegen Untersuchungen von GETTLER (1934) und TSCHERMAK (1941) vor. GETTLER arbeitete als erster die Verhältnisse zwischen Pilz und Alge im Falle des Auftretens von intrazellulären Haustorien am Beispiel von *Lecidea parasema* präzise heraus. Er zeigte, im Gegensatz zu FRY (1928), daß die Algenzellen trotz der parasitischen Einwirkung des Pilzes lebend und teilungsfähig bleiben („permanente, obligate Haustorien“). Aus den Untersuchungen TSCHERMAKS und den meinen ergibt sich ebenfalls, daß die von Haustorien angebohrten Zellen im allgemeinen lebensfrisch bleiben. TSCHERMAK findet bei zwei homöomeren und einer geschichteten *Lecidea*-Art intrazelluläre und bei drei geschichteten Arten intramembranöse Haustorien. Diese Untersuchungen reihen sich widerspruchslös in die von mir an Lecideaceen durchgeführten ein.

Es ist als ziemlich sicher anzunehmen, daß die Ausbildungsweise der Haustorien bei ein und derselben Flechtenpilzart konstant ist. Lager von verschiedenen Standorten zeigen die gleichen Verhältnisse und stets

wiederkehrende Baueigentümlichkeiten der Haustorien (z. B. überprüfte ich *Lecanora sordida* und *Lecidea grisella* von fünf verschiedenen Standorten, *Lecanora Hageni* von vier verschiedenen Standorten, *L. dispersa*, *L. varia*, *L. polytropia*, *L. Gisleriana* und *L. frustulosa* von zwei verschiedenen Standorten usw.). Dieses Ergebnis war auf Grund der Untersuchungen von TSCHERMAK (1941) zu erwarten: es zeigten Flechten aus der Umgebung von Lunz und vom Kalenderberg bei Mödling das gleiche Verhalten. Die verschiedene Gestalt der Haustorien (und die aus den Ausschaltungsstadien zu erkennende verschiedene fermentative Leistungsfähigkeit) sind wohl Artmerkmale der Flechtenpilze. Die typischen Arten und die untersuchten Varietäten und Formen verhalten sich in bezug auf die Ausbildung der Haustorien gewöhnlich gleich (z. B. *Lecanora dispersa* und *Lecanora dispersa* forma *coniotropa*; *Lecanora varia* var. *leptacina* f. *nigritula* und var. *apochroea*; *Lecanora Kjachtensis* und *Lecanora Kjachtensis* f. *tincta* STNR.); nur im Falle von *Lecanora frustulosa* var. *thiodes* und *Lecanora frustulosa* var. *argopholis* bestehen Unterschiede in der Form der intrazellularen Haustorien (es ist bemerkenswert, daß diese beiden Varietäten früher als getrennte Arten galten). — Die intrazellularen Haustorien mancher Arten gleichen sich wohl, meistens aber zeigen sich bei ein und derselben Art immer wiederkehrende Eigenheiten. Es sind Feinheiten, die erst bei längerer Untersuchung einer großen Zahl von Arten als konstant für eine Art angesehen werden können: der Verlauf im Inneren der Wirtsalge, die durchschnittliche Länge, die Weite des Halses, die Stärke der Aufblähung der Spitze, das Verhalten der Spitze (z. B. umgebogen oder stets gerade) usw.

Zwischen den Haustorientypen und der Entwicklungshöhe der Flechten lassen sich Beziehungen herausarbeiten, die in verschiedenen systematischen Gruppen die gleichen sind. Die besonders primitiv gebauten Arten einerseits (I.) und die extrem abgeleiteten andererseits (II.) zeigen die Beziehungen völlig eindeutig.

I. Alle primitiven Flechten — sowohl aus der Untergattung *Eulecanora* als auch aus den Gattungen *Lecania*, *Lecidea*, *Rhinodina* und *Caloplaca*, welche verschiedenen Familien angehören — entwickeln ausnahmslos intrazelluläre Haustorien. Die Merkmale, auf Grund deren man sie als primitiv bezeichnen darf, sind folgende: sie besitzen noch keinen typischen Flechtenthallus, die Hyphen wachsen wie in algenfreien Pilzmycelien in und auf dem Substrat und dringen in unregelmäßig verstreute Algenhäufchen ein; der Verlauf der Einzelhyphe ist abhängig von der jeweiligen Lage der Algenzelle, die angebohrt wird; die Einzelhyphe besitzt noch eine große Selbständigkeit und „eigene Initiative“. Die Apothecien sind entweder ebenfalls außerordentlich einfach gebaut oder im Vergleich zum Lager schon etwas höher entwickelt. In der Gattung *Lecanora* eilen sie zuerst der Höherentwick-

lung des Lagers voraus. Die einfachsten Apothecien weisen noch keine marginale Wachstumszone auf und besitzen weder eine Trama noch eine Deckgeflechtsbekleidung — sie bestehen also hauptsächlich aus dem Hymenium. Sie sind äußerst zart und nur aus einer geringen Zahl von Hyphen aufgebaut. Sie enthalten noch keine Gonidien. Bei höher entwickelten Fruchtkörpern findet man die Betätigung einer marginalen Wachstumszone, seitliche Deckgeflechtsbekleidung und Einbeziehung von Algengruppen, vorerst in unregelmäßiger Lagerung. Es ist eine größere Anzahl von Hyphen am vegetativen Aufbau beteiligt. Die Fruchtkörper wirken nicht so zart. Die intrazellularen Haustorien aller primitiv gebauten Arten der oben genannten Gattungen stimmen in ihren wesentlichen Merkmalen miteinander überein. Sie treten stets zahlreich auf (praktisch ist jede Algenzelle befallen), besitzen offenbar eine lange Lebensdauer, ein verhältnismäßig rasches Wachstum und eine kräftige Fermentausscheidung. Dies kann daraus geschlossen werden, daß an den ausgewachsenen Haustorien Zelluloseanlagerungen von seiten der Algenzelle gewöhnlich fehlen und so gut wie nie von den Gonidienzellen ausgeschaltete Jugendstadien (Senker) beobachtet werden können.

II. Während die primitiven Arten aller untersuchten Gattungen stets nur intrazelluläre Haustorien ausbilden, entwickeln die Arten, welche am stärksten abgeleitet erscheinen, stets nur intramembranöse Haustorien. Den abgeleiteten Formen sind folgende Merkmale gemeinsam. Sie besitzen einen ausgeprägten Thallus, der entweder gleichförmig krustig ist oder dessen Randteile — in wenigen Fällen auch mittlere Partien — Differenzierungen aufweisen. In ihrem inneren Bau stimmen sie durch den Besitz einer ausgeprägten Schichtung überein. Dem Substrat anliegend ist ein algenfreies Mark und gegen den Luftraum ein Deckgeflecht ausgebildet. Die Gonidien liegen in einer Zone, und zwar wurden sie in den meisten Fällen (in denen sich die Entstehungszone = Hypoderm des Deckgeflechtes deutlich vom Mark unterscheiden läßt) entweder in den basalen, seltener mittleren, ganz selten distalen Teilen des Derms angetroffen.

Innerhalb der Gattung *Lecanora* gibt es zwei Entwicklungsrichtungen, die anscheinend von den einförmig-krustigen Typen mit geschichtetem Lager aus der Sektion *Eulecanora* abzweigen. Die intramembranösen Haustorien dieser beiden Gruppen weisen gewisse Unterschiede auf.

Die eine Richtung führt zu den Placodien. Von diesen zeigen jene Arten, welche am stärksten abgeleitet erscheinen, intramembranöse Haustorien, die relativ häufig auftreten, anscheinend noch ein verhältnismäßig rasches Wachstum und eine kräftige Fermentausscheidung besitzen. Dies ist daraus zu ersehen, daß sie imstande sind, die neu angelegten Schichten der ins Innere der Algenzelle ragenden Membran-

verdickungen immer wieder und lange Zeit hindurch aufzulösen. Die gleiche Ausbildung der intramembranösen Haustorien findet sich innerhalb der Entwicklungsreihe *Lecania*—*Placolecania* bei der letztgenannten Gattung vor. *Placolecania* gehört dem gleichen Bautypus wie die Untergattung *Placodium* an. Die Lager der Placodien lassen in ihrer äußeren Form eine starke Differenzierung erkennen — nämlich durch Abheben der Lagerränder, Lappigwerden derselben und schließlich durch Abheben und Lappigwerden oder Schuppigwerden von mittleren Partien des Lagers. In ihrem inneren Bau zeigt sich, wie bereits erwähnt, eine ausgeprägte Schichtung. Das Deckgeflecht ist ein verästeltes Trichoderm, welches an den freien Rändern auf die Unterseite des Lagers übergreift. Die Apothecien erscheinen hoch entwickelt durch starke Betätigung der marginalen Wachstumszone, mächtige Tramaentwicklung, Ausbildung einer wohlentwickelten, seitlichen und teilweise unteren Deckgeflechtsbekleidung. Sie sind tief schüsselförmig und erheben sich bedeutend über das Lager.

Innerhalb der zweiten Entwicklungsreihe der Gattung *Lecanora*, welche zu den Aspicilien führt, erfolgt eine Reduktion der vegetativen Teile des Apotheciums. Die Fruchtkörper sind zuerst „angedrückt“ (*L. subradiosa*, *L. sordida* und *L. badia* aus der Sektion *Eulecanora*) und schließlich bei den typischen Aspicilien vollkommen in das Lager eingesenkt. Gleichzeitig mit dem Einsenken scheinen viele Apothecien steril geworden zu sein (vgl. S. 226). Das Lager ist mit einem engen Deckgeflecht, und zwar häufig mit einem septierten Hymeniderm, bekleidet, welches stellenweise oder an der ganzen Oberfläche zu einem starren Paraderm zusammentritt, in dessen basalen Teilen die Gonidienzellen „eingekammert“ liegen. Die Einzelhyphen befinden sich in pseudoparenchymatischem Verband. Es ist ihnen nicht mehr möglich, sich nach der Lage der Algenzellen zu richten, was in den primitiven Thalli in hohem Maße und in den trichodermatischen Geflechten bis zu einem gewissen Grade zutrifft. Es zeigen sich bei den Aspicilien meist nur spärliche Anzeichen für das zeitweilige Vorhandensein von intramembranösen Haustorien in Form von schwachen Membranverdickungen der Gonidienzellen, und zwar auch bei Flechten, welche im Hochsommer gesammelt worden waren. Diese Verhältnisse bestehen auch bei jenen *Lecidea*-Arten mit geschichtetem Lager, welche ähnliche Verhältnisse in der Ausbildung des Deckgeflechtes und der Lage der Algen aufweisen wie die Aspicilien, ferner bei allen Arten mit geschichtetem Lager aus der Gattung *Caloplaca*, gleich ob sie nun einen differenzierten Lagerrand besitzen oder nicht. Durch das häufige Auftreten von Paradermen besitzen sie ebenfalls eine Ähnlichkeit mit den Aspicilien.

III. Bei Flechten, welche in bezug auf ihren Bautypus zwischen die beiden Extreme (des besonders primitiven einerseits

und stark abgeleiteten anderseits) einzureihen sind, vollziehen sich offenbar Übergänge zwischen intrazellularen und intramembranösen Haustorien.

In der Gattung *Lecanora* zeigt sich der Übergang von intrazellularen zu intramembranösen Haustorien bei geschichteten Arten der Untergattung *Eulecanora*. Während die krustig-homöomeren Lager dieser Untergattung stets intrazelluläre Haustorien mit anscheinend raschem Wachstum und kräftiger Fermentausscheidung zeigen, beobachtet man unter den geschichteten Arten der gleichen Untergattung (und zwar an *Lecanora Gislerriana*, *L. gangaleoides*, *L. distracta* und *L. frustulosa*) sowohl solche mit ausgewachsenen Haustorien, die in eine feine Zellulose-schicht gehüllt sind, als auch völlig in Algenmembransubstanz eingeschlossene Jugendstadien (Senker) der intrazellulären Haustorien, welche sich offenbar nicht mehr weiterentwickeln. Bei *L. subcarnea* schließlich stecken köpfchenförmige Gebilde in der Membran — in diesem Zustand kann man sie als intramembranöse Haustorien ansprechen —, es wurde jedoch beobachtet, daß sie auch mit unüberzogener, freier Wölbung in das Innere der Algenzelle hineinragen können, wodurch sie wie gestauchte intrazelluläre Haustorien wirken. Bei *Lecanora subradiosa*, welche sich an die vorigen Arten anschließt, aber durch die Ausbildung „angedrückter“ Apothecien den abgeleiteten Aspicilien näherkommt, tritt der Wendepunkt ein. Es werden bei den ähnlich gebauten Arten von *Eulecanora* und schließlich bei *Aspicilia* (mit Ausnahme von zwei Arten, welche die typischen Merkmale der Aspicilien nicht in voll ausgeprägter Art zeigen) nur mehr intramembranöse Haustorien ausgebildet.

Innerhalb der Entwicklungsrichtung, welche zu den Placodien führt, erfolgt der Übergang zu Formen mit intramembranösen Haustorien folgendermaßen. Während Flechten mit weniger stark differenziertem Thallus noch intrazelluläre Haustorien aufweisen, trifft man bei den Lagern, welche schon beinahe blattförmig und nicht mehr krustig wirken, also außer stark, oft fingerförmig gelappten Lagerrändern auch im Inneren eine Auflösung des Lagers in schuppige und lappige Teile erfahren haben, nur mehr intramembranöse Haustorien an.

Innerhalb der Entwicklungsreihe *Lecania*—*Placolecania* vollzieht sich der Übergang möglicherweise ähnlich, was aus dem Vorhandensein von intrazellulären Haustorien bei *Placolecania canadensis* und dem Auftreten von intramembranösen Haustorien (welche ähnlich wie bei den Placodien imstande sind, die Membrananlagerungen immer wieder aufzulösen und zur Entstehung von Riesenverdickungen beitragen, die bis in die Mitte der Zelle vorragen) bei einer ähnlichen *Placolecania*-Art geschlossen werden darf.

Innerhalb der Lecideaceen tritt der Übergang möglicherweise auf einer früheren Entwicklungsstufe als bei den Lecanoraceen ein. Denn es

konnten nur in primitiv gebauten, krustig-homöomeren, jedoch niemals in geschichteten Formen intrazelluläre Haustorien gefunden werden. Auch deutet das Verhalten von *Lecidea Baumgartneri* (vgl. S. 249) darauf hin: Diese weist Rückbildungserscheinungen der intrazellulären Haustorien auf, die in entsprechenden Organisationsstufen von *Eulecanora* nicht anzutreffen sind.

An Caloplacaceen konnte der Übergang nicht studiert werden. Es zeigten sich unter diesen nur die beiden Extreme.

Die anhangsweise berücksichtigten Flechten verschiedener anderer Familien reihen sich hinsichtlich der Beziehungen zwischen Organisationshöhe und Haustorientypus in die oben geschilderten Ergebnisse ein. Es zeigten sich bei der primitiv gebauten Flechte *Rinodina* (Buelliaceen) intrazelluläre Haustorien, während die geschichteten — entweder einförmig-krustigen oder differenzierten — Lager von Arten aus verschiedenen anderen Familien stets intramembranöse Haustorien aufweisen.

Die Vermutung TSCHERMAKS (1941), die intrazellulären und intramembranösen Haustorien seien Endglieder einer Entwicklungsreihe homologer Organe, bestätigt sich also offenbar. Daß man die Ausbildung von intrazellulären Haustorien als das ursprüngliche Verhalten ansehen muß, geht nicht nur aus den Beziehungen zum Bau der entsprechenden Flechtenpilze hervor, sondern auch aus dem folgenden Vergleich mit den heute lebenden, frei parasitierenden Pilzen. So wie seitens der genannten Pilze jedesmal ein „erstmaliger“ Angriff auf die Wirtspflanze erfolgt, führte im Anfang der Flechtenentstehung der Pilz ebenfalls einen „erstmaligen“ Angriff auf die Wirtsalge durch und bediente sich ähnlicher Organe. Die Haustorien jener Pilze (Microthyriaceen, Ustilagineen, Uredineen) sind nämlich den intrazellulären Haustorien der Flechten ähnlich. Sie waren im Anfang der Flechtenentstehung unentbehrlich für das parasitische Ergreifen der Algen und die Herstellung eines festen Zusammenhanges zwischen diesen und den Mycelhyphen bzw. den der Unterlage anliegenden Tramahyphen der Fruchtkörper des Pilzes.

Es wäre möglich, daß sich der Pilz unter Parasitieren auf der Alge höherentwickelt hat und gleichzeitig eine Rückbildung der intrazellulären Haustorien vor sich gegangen ist. Es wären nach dieser Überlegung die Jugendstadien (Senker) der intrazellulären Haustorien den intramembranösen Haustorien homolog. Ihre Rückbildung erfolgt durch ständige Verkleinerung und weniger weites Vordringen in die Algenzelle, Abnahme von Lebensdauer und fermentativer Leistungsfähigkeit, Herabsetzung der Wachstumsgeschwindigkeit und Häufigkeit ihres Auftretens.

Wenn man annimmt, daß Arten, welche kaum mehr Anzeichen für ein kräftiges Parasitieren des Pilzes auf der Alge erkennen lassen, auch keine submikroskopischen Absorptionsorgane ausbilden, erhebt sich die Frage, woraus der Pilz seinen Kohlenstoffbedarf deckt. Es wäre durchaus

denkbar (und die Beobachtung von Hyphenenden, die in abgestorbene Algenzellen hineinwachsen — vgl. auch TSCHERMAK, 1941 — wären anatomische Belege dafür), daß der Pilz seinen Kohlenstoffbedarf aus den toten Algen deckt. Da die Autosporenbildung in den Krustenflechten sehr lebhaft ist und der Flechtenpilz infolge seines außerordentlich langsamen Wachstums in der Raumbeschaffung wohl mit der Vermehrung der Algen nicht Schritt halten kann, gehen möglicherweise immer wieder zahlreiche Algengruppen zugrunde und dienen dem Pilze als Nahrung. Dieser würde also parallel mit seiner Höherentwicklung (bzw. Reduktion) von der parasitischen Lebensweise zur saprophytischen übergehen.

### Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse

Es wurden 50 Arten aus der Familie der Lecanoraceen, 24 Arten aus der Familie der Lecideaceen, 7 Arten aus der Familie der Caloplacaceen und 14 Arten aus verschiedenen anderen Familien untersucht und, abgesehen von 3 Ausnahmen, entweder intrazelluläre Haustorien, intramembranöse Haustorien oder Übergangstypen unmittelbar beobachtet oder häufig nur aus der Anwesenheit von Membranverdickungen der Gonidienzellen auf das zeitweilige Vorhandensein von intramembranösen Haustorien geschlossen.

Bei der *Coccomyxa*-flechte *Coriscium viride* wurden keine Haustorien, jedoch charakteristische Pilzhüllen um Algengruppen gefunden, welche eine besonders enge Verbindung zwischen Pilz und Alge herstellen. *Lecidea plana* und *Lecidea lapicida* zeigen keulenförmige Abgliederungen der anliegenden Pilzzellen zwischen den besonders dünnen Teilungswänden der Gonidienzellen.

Die Gonidialalgen gehören zur überwiegenden Mehrzahl der Gattung *Cystococcus* s. l. an (in 87 von 95 überprüften Flechten). Bei *Lecidea plana* und *lapicida* wurden *Chlorosarcina minor* GERNECK, in den Lagern von *Biatorella simplex* *Myrmecia pyriformis* TSCHERMAK et PLESSL<sup>1</sup> als neue Gonidialalge festgestellt. *Coriscium viride* enthält *Coccomyxa icmado-phila* JAAG als Algenpartner, *Polyblastia intercedens* beherbergt Algen aus der Gattung *Pleurococcus*, *Catillaria Arnoldi* Algen, die der Gattung *Gongrosira* nahestehen.

Es wurde versucht, die Arten der Gattungen *Lecanora*, *Lecidea* und *Caloplaca* nach ihrer mutmaßlichen Entwicklungshöhe zu ordnen und einige Arten aus verschiedenen anderen Gattungen mit den entsprechenden Entwicklungsstufen der erstgenannten zu vergleichen. Es ergaben sich dabei folgende Beziehungen zu den Haustorientypen. Alle primitiv gebauten Lager (es handelt sich stets um krustig-homöomere Thalli), welcher Gattung und Familie auch immer sie ange-

<sup>1</sup> = *M. Biatorellae* (TSCHERMAK-WOESS et PLESSL) B. PETERSEN.

hören, entwickeln stets nur intrazelluläre Haustorien; Arten, die am stärksten abgeleitet erscheinen (es handelt sich stets um Formen mit geschichtetem Thallus), bilden nur intramembranöse Haustorien aus.

Innerhalb der Gattung *Lecanora* konnten Übergänge von intrazellulären zu intramembranösen Haustorien beobachtet werden. Von ihren 3 Untergattungen ist *Eulecanora* die ursprünglichste; die Arten derselben lassen jedoch bereits eine Höherentwicklung erkennen. Während die primitiveren stets intrazelluläre Haustorien ausbilden, zeigen bestimmte Arten mit höherer Organisation Rückbildungserscheinungen der intrazellulären Haustorien und einen Übergangstypus zwischen intrazellulären und intramembranösen Haustorien. Etwas stärker abgeleitete Arten besitzen nur mehr intramembranöse Haustorien. Diese leiten als Bindeglieder zu den Aspicilien über, welche ein stark abgeleitetes Verhalten und intramembranöse Haustorien aufweisen. Die Entwicklungsrichtung, welche zu den Placodien führt, dürfte ebenfalls von Arten mit geschichtetem Lager aus der Sektion *Eulecanora* abzweigen. Der Übergang zu intramembranösen Haustorien vollzieht sich innerhalb der Sektion *Placodium* zwischen äußerlich weniger stark differenzierten, also noch typisch „krustig“ erscheinenden Formen, und solchen, deren stark differenzierter Thallus sich dem blattförmigen Lagertypus nähert.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß es sich bei den verschiedenen Haustorientypen um eine Entwicklungsreihe homologer Organe handelt, wobei die Ausbildung von intrazellulären Haustorien als der ursprüngliche, die Ausbildung von intramembranösen Haustorien als das abgeleitete Verhalten angesehen werden muß.

#### Literaturverzeichnis

- BACHMANN, E. (1926): Hyphae amyloideae bei einigen Flechten. Ber. d. D. Bot. Ges. **44**, 201.
- BORNET, E. (1873): Recherches sur les Gonidies des Lichens. Annales des sc. nat., Bot. 5e ser. **17**, 45.
- (1874): Deuxième note sur les Gonidies des Lichens. Ebenda **19**, 314.
- CORNER, E. J. H. (1929): Studies in the morphology of Discomycetes. I. The marginal growth of apothecia. II. The structure and development of the ascocarp. Transact. Brit. Myc. Soc. **XIV**.
- DANLOW, A. N. (1910): Über das gegenseitige Verhältnis zwischen den Gonidien und den Pilzkomponenten in der Flechtensymbiose. Bull. Jard. Imp. Bot., St. Petersburg, **10**, 399/I.
- DODGE, C. W. (1934): Gymnosporangium myricatum in relation to host parenchyma strands. Mycologia **26**, 181.
- ENGLER und PRANTL (1926): Natürliche Pflanzenfamilien, 2. Aufl., 8. Bd., Lichenes, bearbeitet von M. FÜNFSTÜCK und A. ZAHLBRUCKNER.
- FISCHER, E., und E. GÄUMANN (1929): Biologie der pflanzenbewohnenden parasitischen Pilze. Jena.

- FRY, E. J. (1928): The penetration of Lichen gonidia by the Fungal Constituant. *Ann. of Bot.* **42**, 141.
- GÄUMANN, E. A. (1928): Die Sexualität der Pilze. *Sv. Bot. Tidskr.* **22**, 33.
- GETTLER, L. (1933): Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. I.—III. *Arch. f. Protistenk.* **80**, 378.
- L. (1934): Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. IV, V. *Ebenda* **82**, 51.
- (1937): Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. VI. *Ebenda* **88**, 161.
- (1938): Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose. VII. *Ebenda* **90**, 489.
- (1955): *Clavaria mucida*, eine extratropische Basidiolichene. *Biol. Zbl.* **74**, 145.
- (1956a): Ergänzende Beobachtungen über die extratropische Basidiolichene *Clavaria mucida*. *Österr. Bot. Z.* **103**, 164.
- (1956b): Botrydina — keine Symbiose einer Alge mit einem Moosprotone. *Österr. Bot. Z.* **103**, 469.
- (1962): Über die Flechtanalge *Myrmecia Biatorellae*. *Österr. Bot. Z.* **109**, 41.
- (1963): Über Haustorien bei Flechten und über *Myrmecia Biatorellae* in *Psora globifera*. *Österr. Bot. Z.* **110**, 270.
- HEDLUND, J. T. (1892): Kritische Bemerkungen über einige Arten der Flechtengattungen *Lecanora*, *Lecidea* und *Micarea*. *Bihang til Svenska Vet. Akad. Handl.*, Afd. III, **18**.
- JAAG, O. (1933): *Coccomyxa* SCHMIDLE, Monographie einer Algengattung. *Beitr. zur Kryptogamenflora der Schweiz* **8**, Bern.
- LOHWAG, H. (1941): Anatomie der Asco- und Basidiomyceten, in LINSBAUER, *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Berlin.
- MAGNUSSON, A. H. (1938): Studies in species of *Lecanora*, mainly the *Aspicilia* group. *Kgl. Svensk. Vet. Akad. Handl.*, Ser. 3, **17**.
- MAMELI, EMILIA (1920): Note critiche ad alcune moderne teorie sulla natura del consorzio lichenico. *Atti dell'Ist. Bot. d. Univ. di Pavia*, N. S. **17**, 209.
- MORUZI, Mile C. (1932): *Recherches cytologiques et experimentales sur la formation des perithèces chez les Ascomycetes*. (Thèse doct. ès-sciences, Paris.)
- MOSER, MARIANA (1943): Behandlung von Schnitten durch getrocknetes Pilzmaterial. *Deutsche Blätter f. Pilzk.* **3/4**.
- (1946): Beitrag zur Anatomie der Discomyceten. Dissertation. Wien. (Die Arbeit ist unveröffentlicht und wurde mir liebenswürdigerweise von Frau Dr. MARIANA MOSER zur Einsichtnahme überlassen.) Inzwischen erschienen: *Sydowia*, *Ann. myc.* Ser. II, **5**, 56, 1951.
- MOSER-ROHRHOFER, MARIANA (1960): Homologe Geflechte der Flechtenpilze mit orthogonal-trajektorischem Thallusbau. *Österr. Bot. Z.* **107**, 249.
- MOSS, E. H. (1926): The uredo-stage of the *Puccinastreae*. *Ann. Bot.* **40**, 813.
- MIGULA, W. (1929, 1931): *Kryptogamenflora von Deutschland, Deutsch-österreich und der Schweiz*, Bd. IV, 1, 2.
- NANNFELDT, J. A. (1932): Studien über die Morphologie und Systematik der nicht-lichenisierten inoperculaten Discomyceten. *Upsala*.
- PALM, B. T. (1932): *Clavarien und Algen*. *Svensk. Bot. Tidskr.* **26**, 175.
- PETERSEN, B. (1956): *Myrmecia Biatorellae*. *Österr. Bot. Z.* **103**, 634.
- PLESSL, ANNEMARIE (1949): Beziehungen von Organisationshöhe und Haustorientypus bei *Lecanora* und anderen Krustenflechten. *Österr. Bot. Z.* **96**, 145.
- POELT, J. (1959): Eine Basidiolichene in den Hochalpen. *Planta* **52**, 600.

- RABENHORST, L. (ab 1933): Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. 2. Aufl., Leipzig.
- SMITH, GR. (1900): The haustoria of the Erysipheae. Bot. Gaz. **29**, 153.
- STOCKER, O. (1927): Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. Flora **21**, 334.
- TSCHERMAK, ELISABETH (1941): Untersuchungen über die Beziehungen von Pilz und Alge im Flechtenthallus. Österr. Bot. Z. **90**, 233.
- (1943): Weitere Untersuchungen zur Frage des Zusammenlebens von Pilz und Alge in den Flechten. Ebenda **92**, 15.
- TSCHERMAK-WOESS, ELISABETH, und ANNEMARIE PLESSL (1948): Über zweierlei Typen der succedanen Teilung und ein auffallendes Teilungsverhalten des Chromatophors bei einer neuen Protococcalen Myrmecea pyriformis. Österr. Bot. Z. **95**, 194.
- ZAHLEBRUCKNER, A. (1921—1934): Catalogus lichenum universalis. 9 Bde., Leipzig.
- ZETTLER, ILSE (1954): Untersuchungen über die Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik von Flechtengonidien. Österr. Bot. Z. **101**, 453.