Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 42 (1933)

Heft: 2

Artikel: Ueber die Verwendbarkeit der Gonidienalgen in der Flechtensystematik

Autor: Jaag, Otto

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-28425

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 12.07.2025

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

Ueber die Verwendbarkeit der Gonidienalgen in der Flechtensystematik.

Von *Otto Jaag.*

(Aus dem Institut für spezielle Botanik der Eidg. Technischen Hochschule in Zürich.)

Eingegangen am 1. September 1933.

Seitdem S. Schwendener durch seine Mitteilungen « Ueber die Natur der Flechten » (1867) sowie « Die Algentypen der Flechtengonidien » (1869) zur durchgreifenden Bearbeitung der Gonidienalgen aufforderte, hat sich eine ganze Reihe von Forschern dieser Aufgabe zugewandt. Famintzin und Baranetzki (1867), Woronin (1872) u. a. konnten die Möglichkeit des selbständigen Lebens der Flechtengonidien nachweisen, während sich Beijerinck, Artari und andere mehr der physiologischen Erforschung dieser Algen zuwandten. R. Chodat blieb es aber vorbehalten, durch grundlegende Arbeiten mit Hilfe neuer Untersuchungsmethoden den Weg zu zeigen, der zur erfolgreichen Erforschung der Flechtengonidien begangen werden musste. Er selbst und nach ihm verschiedene seiner Schüler untersuchten die Gonidienalgen einer Reihe von Flechten und auch in andern Ländern mehrten sich die Arbeiten auf diesem Gebiete.

So liegt bis heute über die Natur der Flechtengonidien schon ein recht ansehnliches Material vor. Aber trotzdem sind wir heute noch weit davon entfernt, klar zu sehen in der systematischen Zugehörigkeit der Gonidienalgen. Dazu ist freilich zu bemerken, dass die Lichenologen die Angaben der Algologen nicht immer voll ausgenützt haben, was zur Folge hat, dass noch vielfach veraltete, unsichere und unrichtige Bezeichnungen für die Algen in die neuere lichenologische Literatur übernommen wurden. Wirft man einen Blick in die neueren Lehr- und Bestimmungsbücher der Flechtenkunde, so gewahrt man, dass es um die Kenntnis der Gonidienalgen noch recht schlimm bestellt ist. In manchen Fällen bekommt man sogar den Eindruck, dass die betreffenden Autoren für die Flechtengonidien willkürlich Namen einsetzten, ohne über deren Bedeutung im klaren zu sein.

Kein Wunder, dass die Lichenologen unter solchen Umständen nur wenig Mut hatten, die Gonidien als grundlegende diagnostische Merkmale in der Flechtensystematik zu verwenden. Dies ist zweifellos bedauerlich, und einer der heute führenden Flechtensystematiker, Ed. Frey (Bern), fordert daher die Algologen auf, einmal die Fragen über die Natur der Gonidienalgen durchgreifend abzuklären und in einer

Zusammenfassung den Lichenologen vorzulegen. Als erste Mitteilung in dieser Richtung mag diese Arbeit, die möglichst rasch und so umfassend als möglich weitergeführt werden soll, den Flechtenforschern dienen.

Bisher waren es vornehmlich einzelne Arten und Artengruppen aus den Formenkreisen der Blatt- und Strauchflechten Mittel- und Nordeuropas, die zur Untersuchung gelangten, während in der Kenntnis der Gonidientypen aussereuropäischer Formen und namentlich beinahe aller Krustenflechten noch grosse Lücken auszufüllen sind.

Besonderes Interesse fanden bisher die Familien der *Cladoniaceen*, der *Parmeliaceen* und der *Peltigeraceen*. In neuerer Zeit habe ich die Gonidien der *Umbilicariaceen* und Gonidientypen aus einer Reihe anderer Familien in den Kreis meiner Untersuchungen einbezogen. Im Nachfolgenden möchte ich unter den bereits bekannt gewordenen, sowie den neuerhaltenen Ergebnissen diejenigen zusammenfassen, die den systematisch arbeitenden Lichenologen am meisten interessieren dürften.

Die Gonidien der Parmeliaceen.

Bisher wurden aus dieser Familie die Gonidien folgender Arten in Reinkultur untersucht: *Parmelia furfuracea* L. (Warén 1920), *P. caperata* L., *P. sulcata* Tayl., *P. saxatilis* L., *P. scortea* Ach., *P. acetabulum* Neck. (Jaag, 1929). Neue Untersuchungen habe ich durchgeführt mit den Arten *P. encausta* Ach. und *P. tiliacea* Ach.

Aus diesen neuen, wie den früheren Untersuchungen geht hervor, dass *Cystococcus (von P u y m a l i* u. a. *Trebouxia* genannt) der einzige Gonidientyp aller dieser Arten ist, und es ist höchst wahrscheinlich, dass in der weiteren Bearbeitung sämtliche in den Formenkreis von *Parmelia* gehörenden Arten *Cystococcus*gonidien enthalten. Die neueren Untersuchungen, die ich anstellte, geben dieser Vermutung recht, denn die neugewonnenen Gonidien lassen sich nach ihren sämtlichen wesentlichen Merkmalen vollauf in die einheitliche Gruppe der früher beschriebenen Gonidienarten einreihen.

Obwohl sich die Gonidien der verschiedenen *Parmelia*arten bei der Betrachtung *in situ* kaum voneinander unterscheiden, so zeigen sie sich doch weitgehend spezifisch, sobald man sie mit feineren Methoden, namentlich als Reinkulturen in festen und flüssigen Nährböden untersucht. Besonders auf festen Substraten mit Zuckerzusatz treten in Farbe und Morphologie der Kolonie leicht sichtbare Unterschiede zwischen den einzelnen Klonen in Erscheinung.

Es handelt sich hier wohl um kleine morphologische und physiologische Verschiedenheiten der Einzelzellen, die sich bei der Kultur der Gonidien summieren. Diese makroskopisch leicht sichtbaren Merkmale der Kolonie sind durchaus erbkonstant und kehren bei jeder neuen Ueberimpfung wieder.

Die Spezifizität dieser *Parmelia*gonidien geht so weit, dass in den bis heute untersuchten Fällen nicht nur jede Flechtenspezies ihre eigene Gonidienart besitzt, sondern dass eine und dieselbe Art verschiedene Gonidien aufwies, wenn die Thalli an verschiedenen Standorten gesammelt wurden. Was die Erscheinung der ausgesprochenen Spezifizität dieser Gonidien besonders interessant macht, ist die Tatsache, dass sie keineswegs regellos, sondern entsprechend der systematischen Stellung der betreffenden Flechten abgestuft zu sein scheint. Dies kommt darin zum Ausdruck, dass sich die einzelnen aus *Parmelia*flechten isolierten Gonidienklone zu einer Gruppe, einer Einheit höherer Ordnung, zusammenfügen, die als Gesamtheit durch ihre Merkmale verschieden ist von der Gesamtheit der *Cystococcus*gonidien aus Flechten anderer Formenkreise, wie z. B. desjenigen der Gattung *Cladonia*.

Zahlbruckner (1926) nennt für die verschiedenen in der Familie der *Parmeliaceen* vereinigten Gattungen als Gonidien *Protococcus* für *Parmelia, Anzia, Pseudoparmelia* und *Cetraria,* während er für *Megalopsora, Parmeliopsis* und *Heterodea Pleurococcus* und für *Physcidia Palmella*gonidien angibt. Jatta (1909) nennt diese Gonidien summarisch *Protococcaceen,* während A. L. Smith (1918) den Namen *Pleurococcus* einsetzt. Die Gattungsnamen *Protococcus* und *Palmella* sind heute aus der algologischen Literatur entweder verschwunden oder aber in einer Bedeutung erhalten, die sich auf die von Zahlbruckner darunter verstandenen Gonidien nicht mehr anwenden lässt. Der Name *Protococcus* kann in diesem Falle durch *Cystococcus (Trebouxia* bei Puymali) ersetzt werden. Die Gattung *Pleurococcus* dagegen hat sich in der algologischen Literatur erhalten; doch scheint es mir zum mindesten fraglich, ob es sich in den Gonidien der erwähnten zum grössten Teil aussereuropäischen Gattungen um wirkliche *Pleurococcus*gonidien handle. Eine eingehende Nachprüfung dieser Frage kann erst die nötige Gewissheit schaffen.

Praktisch wird die Lichenologie aus den sicher erhaltenen bisherigen Befunden über die Gonidien der *Parmeliaceen* die Tatsache verwenden können, dass mit grösster Wahrscheinlichkeit sämtliche Arten der Gattung *Parmelia* und darüber hinaus vielleicht sämtliche Gattungen unter den *Parmeliaceen Cystococcus*gonidien besitzen, die, wie die Flechten selbst, unter sich eine systematische Einheit bilden. Es scheint mir wahrscheinlich, dass es später einmal möglich sein wird, die Gonidien zur Lösung phylogenetischer Flechtenfragen in vermehrtem Masse herbeizuziehen. Bis heute aber liegen hierfür noch zu wenig sichere Daten vor.

Allen, auch den neuuntersuchten *Parmelia*gonidien kommt die gemeinsame Eigenschaft zu, ihr Wachstumsoptimum und -maximum bei verhältnismässig tiefen Temperaturen zu haben, ein Verhalten, das viel weniger zutrifft für andere Gonidientypen, z. B. die Gesamtheit der

*Coccomyxa*algen. *Cystococcus*gonidien lassen sich auch nur schwer längere Zeit in Kultur erhalten und haben weiterhin die Eigenschaft gemeinsam, in verhältnismässig starker Belichtung ihre grüne Farbe restlos zu verlieren, ohne zunächst braune und Uebergangsfarbtöne anzunehmen. Dies sind Eigenschaften, durch die sich die *Parmelia*gonidien von verwandten in der Natur als freilebende Formen häufigen Grünalgen, wie *Chlorella* usw. auffallend unterscheiden.

Systematisch stehen die *Usneaceen* den *Parmeliaceen* nahe. Diese Verwandtschaft weisen auch die Gonidien auf, indem hier wie dort (wenigstens soviel bis heute bekannt ist) einzig die Gattung *Cystococcus* als Gonidienalge vertreten ist. Werner (1927) hat dies für *Ramalina* und Warén (1920) für *Ramalina* und *Alectoria* nachgewiesen. Meine eigenen Untersuchungen mit den Gonidien von *Evernia prunastri* ergaben dasselbe Resultat.

Die Gonidien der Cladoniaceen.

Die Untersuchungen von R. Chodat, Korniloff, Letellier, Warén und Jaag, welche bis heute die Arten *Cladonia rangiferina* (L.) Web., *C. endiviaefolia* Dicks., *C. fimbriata* (L.) Ach., *C. pyxidata* (L.) Ach., *C. vermicularis* Swartz, *C. furcata* Ach., *C. coccifera* L., *C. cornuta* L., *C. deformis* L., *C. gracilis v. chordalis* L., *C. encausta* Ach. und *C. macilenta* Hoffm. umfassen, haben ergeben, dass in allen diesen Arten *Cystococcus*gonidien vertreten sind. Wie in situ erweisen sie sich auch in der Kultur als einzelne Zellen von etwa 8 bis 24 μ Durchmesser und leicht ovaler oder kugeliger Form. Mehrheitlich sind die Zellen etwas länglich ellipsoidisch, ein Merkmal, durch das sich die *Cladonia*algen von den *Parmelia*gonidien schon in situ unterscheiden. In der Kultur kommen aber als weitere Merkmale der *Cladonia*gonidien zum Vorschein: eine eigene morphologische Gestaltung der Kolonie auf festen Nährböden und sodann ein physiologisches Verhalten, das sich von demjenigen der *Parmelia*gonidien unterscheidet. Die *Cladonia*algen stellen geringere Ansprüche an das Nährsubstrat und an die Temperatur und sind auch weniger empfindlich gegenüber der Sonnenbestrahlung. Diese Eigenschaften sind allen bisher beschriebenen *Cladonia*gonidien eigen und lassen diese in ihrer Gesamtheit wiederum als eine einheitliche Gruppe erscheinen. Auch aus dieser Familie habe ich neue Untersuchungen angestellt mit den Gonidien aus der Gruppe der *Cladonia coccifera,* und auch hier konnten die früheren Ergebnisse, die Warén und ich erhalten hatten, durchaus bestätigt werden.

Zur Familie der *Cladoniaceen* werden heute (nach Ed. Frey, 1932) die Gattungen *Stereocaulon, Baeomyces* und *Icmadophila* gezählt. Ueber die Gonidien dieser Gattungen war bisher recht wenig bekannt. Zahlbruckner nennt die Gonidienalgen sämtlicher europäischen und aussereuropäischen Gattungen der Familie *Pleurococcus,*

mit Ausnahme der Gonidien von *Stereocaulon*, die er als *Protococcus* bezeichnet. Für *Baeomyces* sollen gelegentlich *Cyanophyceen* als Gonidien vorkommen. Lindau (1923) enthält sich jeder Nennung der Gonidien, während A. L. Smith (1918) für die Familie summarisch *Protococcus* angibt. Jatta (1909/11) gibt *Protococcaceen* an und zieht *Baeomyces* und *Icmadophila* in eine Gattung zusammen.

Dem Habitus und manchen morphologischen Merkmalen (z. B. ähnliche Spermatien, Pycnoconidien) nach steht *Cladonia* die Gattung *Stereocaulon* wohl am nächsten. Für diese Verwandtschaft sprechen auch die Befunde über die Natur der Gonidien. Für *Stereocaulon* werden als Gonidien angegeben: *Cystococcus* (Ed. Frey), *Protococcus* (A. L. Smith). Zahlbruckner gibt *Protococcus* an im Gegensatz zu den Gonidien von *Cladonia*, die er *Pleurococcus* nennt.

Ich habe seit einiger Zeit die Gonidien von *Stereocaulon alpinum* Laurer (auf Flussalluvionen im Gebiete des Grossen St. Bernhard gesammelt) in Reinkultur beobachtet, und gefunden, dass es sich um ausgesprochene *Cystococcus*algen handelt, die von allen bisher bekannt gewordenen Formen dieser Algengattung den *Cladoniagonidien* am nächsten stehen. Wie diese weisen jene auch auf künstlichen Nährböden neben kugeligen Zellen sehr zahlreiche leicht ovale Formen auf, wie oben erwähnt, ein ausgesprochenes Merkmal der *Cladonia*gonidien; sie gehören wegen ihrer durchaus abgerundeten Autosporen in den Kreis der Untergattung *Eleuterococcus* Warén. Auch die Kolonie weist die starke und charakteristische Gliederung und Furchung sowie die Farbe der *Cladonia*gonidien auf. Wenn die Gonidien von *Stereocaulon alpinum* auch mit keiner der beschriebenen Arten völlig übereinstimmen, so gehören sie doch in die engste Verwandtschaft der *Cladonia*-Flechtenalgen. Ich möchte es mir für eine spätere umfassendere Arbeit vorbehalten, die neu isolierten Gonidien im einzelnen zu beschreiben, um dieselben im Zusammenhang mit möglichst vielen verwandten Einheiten verschiedener Formenkreise zu bearbeiten.

Zahlbruckner (1926) und Ed. Frey (1932) zählen die Gattungen *Baeomyces* und *Icmadophila* zu den *Cladoniaceen*. Sie folgen hierin Acharius (1803), während A. L. Smith, dem Vorbild von Körber und Massalongo folgend, die Gattung *Icmadophila* den *Lecanoraceen* eingliedert. Ed. Frey gibt in seiner neuesten Bearbeitung der *Cladoniaceen* (1932) als Gonidien an: *Cystococcus* für *Cladonia* (nach Chodat, Warén und Jaag), *Coccomyxa* für *Icmadophila* (nach Jaag), glaubt aber, da bisher hierüber keine speziellen Untersuchungen vorlagen, dass *Baeomyces* und *Icmadophila* in den Gonidien verschieden wären. Für *Baeomyces* gibt Frey *Cystococcus*gonidien an. Habitus und Morphologie des Thallus und der Frucht bestimmen ihn aber, *Baeomyces* und *Icmadophila* einander auf das engste zu nähern.

Meine Untersuchungen über die Gonidiennatur dieser beiden Gattungen rechtfertigen diese Annäherung vollauf. Denn, entgegen der bisherigen Annahme erwiesen sich die Gonidienalgen von *Baeomyces roseus* als *Coccomyxaalgen.* Wohl haben diese Gonidien, wie übrigens sämtliche grünen Algen der *Peltigeraceen,* in situ eine breitovale, gelegentlich annähernd kugelige Form und weisen im Flechtenthallus scheinbar *pleurococcoidale* Teilungsstadien auf; jedoch nur scheinbar, denn immer ist es möglich, bei der Kultur dieser Gonidien eine farblose Mutterzellmembran zu erkennen und dadurch also die Vermehrung durch Autosporen deutlich zu beobachten.

Die *Baeomyces*gonidien sind zwar mit denjenigen von *Icmadophila* nicht völlig identisch. Die grünen Zellen aus *Baeomyces* sind viel weniger schlank als diejenigen von *Icmadophila,* eine Beobachtung, die zutrifft für die Gonidien in situ wie auch in der Kultur. Beide Gonidienalgen gehören aber in denselben Formenkreis hinein und stellen daher einen wertvollen Hinweis dar für die nahe Verwandtschaft der Gattungen *Baeomyces* und *Icmadophila.*

Beide Gattungen zusammen stellen sich freilich durch ihre Gonidien in scharfen Gegensatz zu den übrigen Gattungen in der Familie der *Cladoniaceen.* Wären für die systematische Einreihung die Gonidien allein massgebend, so würde man *Baeomyces* und *Icmadophila* den Gattungen *Peltigera* und *Solorina* an die Seite stellen, denn hier wie dort und sonst nirgends — wenigstens nach unsern heutigen Kenntnissen — sind *Coccomyxaalgen* den entsprechenden Flechtenpilzen beigesellt. (Die von E. Acton als Flechte aufgefasste *Botrydina vulgaris* Bréb. hat sich ja, wenigstens für die von mir (1933) untersuchten Fälle, als eine Lebensgemeinschaft von *Coccomyxaalgen* mit Moosprotonemen herausgestellt.)

Wenn die Angaben der Lichenologen richtig sind, dass *Baeomyces* auch *Cyanophyceen* beherbergen könne, so läge in dieser Tatsache eine weitere Analogie zu dem Verhalten der *Peltigeraceen* gegenüber den Gonidienalgen. Vielleicht haben die Gattungen *Baeomyces* und *Icmadophila,* die von den Lichenologen heute noch systematisch durchaus verschieden gewertet werden, ihren endgültigen Platz im Flechtensystem noch nicht gefunden.

Was als die interessantesten Ergebnisse aus diesen Gonidienstudien bei den *Cladoniaceen* hervorgeht, ist die Tatsache, dass in der Familie nach ihrer heutigen Umgrenzung (Frey, 1932) nur zwei Typen von grünen Gonidien vorhanden sind, nämlich *Cystococcus* bei *Cladonia* und *Stereocaulon* und sodann *Coccomyxa* bei *Icmadophila* und *Baeomyces.* Der näheren Verwandtschaft der Flechtengattungen entspricht also auch hier wiederum deutlich die nähere Verwandtschaft der in ihnen enthaltenen Gonidien.

Meine Auffassung von der Bedeutung der Gonidien für die systematische Stellung der Flechten wird weiterhin unterstützt durch die interessante Tatsache, auf die Ed. Frey (1932) hinweist, nach der die einen Gattungen der *Cladoniaceen* sozusagen durchwegs Cephalodien ausbilden, in denen, im Vergleich zu den « normalen » Gonidien, immer fremde Algen (meist *Cyanophyceen)* beherbergt werden, während andere Gattungen nie solche zur Ausbildung bringen. Der erstgenannte Fall ist nach Frey vertreten bei Pilophoron und Stereocaulon, der letztgenannte bei *Cladonia* und *Baeomyces*. Frey folgert aus dieser Tatsache : « es geht daraus hervor, wie sehr die biologische Eigenschaft, mit mehr als einer Alge in Symbiose treten zu können, generisch festgelegt ist ».

Die Gonidien der Umbilicariaceen.

Auf Grund des anatomischen Baues des Thallus und der Frucht stellen die Systematiker die *Umbilicariaceen* in die Nähe der *Cladoniaceen*. Für die Gonidien der ersteren Familie sind in der Literatur Namen aufgeführt wie : *Protococcus* (Smith, 1918), *Pleurococcus* (Zahlbruckner, 1926), *Cystococcus* (Ed. Frey, 1932).

Warén (1920) hat festgestellt, dass es sich bei *Gyrophora flocculosa* Wulf. (= *Umbilicaria deusta* Baumgartner — nach Frey) um *Cystococcus*gonidien handelt. Seine Kulturen gehen zwar, wie er selbst mitteilt, nicht von einzelnen Zellen, sondern von Zellgruppen aus, und seine Kolonien stellen daher nicht Klone, sondern Populationen dar. Die weiteren Untersuchungen, die ich mit wirklichen Klonen durchführte, geben Warén aber in allen Teilen Recht.

Meine Erhebungen beziehen sich auf die Gonidien der Arten *Umbilicaria Ruebeliana* Frey sowie *U. crustulosa* Frey. Ed. Frey zieht auf Grund der Sporenverhältnisse und des anatomischen Baues die Gattungen *Umbilicaria* und *Gyrophora* zusammen. Diese Vereinigung ist auch durch die Natur der Gonidien berechtigt. Material von *Umbilicaria Ruebeliana* wurde mir in freundlicher Weise zugestellt von Herrn Dr. Ed. Frey (Bern) aus dem Gebiete der Follatères (Wallis), *U. crustulosa* sammelte ich selbst auf einem Fels im Lärchenwald ob St. Moritz.

Betrachtet man die Gonidien dieser Flechten in situ, so findet man runde und leicht längliche Zellen in ungefähr gleicher Zahl, ähnlich den *Parmelia*- und *Cladonia*gonidien. In der Kultur verschwinden die länglichen Formen weitgehend, so dass beinahe ausschliesslich runde Zellen vorhanden sind. Auf verschiedenen künstlichen Nährböden wie Knop-Agar, Glucose-Agar, Glucose-Pepton-Agar usw. gleichen sie sehr weitgehend den Kolonien der beiden verwandten Flechtengattungen *Cladonia* und *Parmelia,* sowohl hinsichtlich des verhältnismässig langsamen Wachstums wie auch der Grösse und Ausgestaltung der Oberfläche der Kolonie. Es wäre schwer zu sagen, ob die Gonidien von *Umbilicaria*

Ruebeliana und *U. crustulosa* mehr dem *Parmelia*- oder mehr dem *Cladonia*typ ähnlich seien. Sie scheinen vielmehr etwa in der Mitte zu stehen, sowohl, was die Form der Zellen als auch die Morphologie der Kolonie anbetrifft. Die Gonidien beider Arten bilden leicht Zoosporen aus, sobald man das Material in ein neues Kulturmedium bringt (z. B. von festem Agar in einen Tropfen Wasser usw.).

In gleicher Weise, wie ich es für die *Parmelia*gonidien beschrieb, kommen auch hier die langgestreckten wie die kugeligen Zoosporen vor. Die ersteren wurden wiederholt im Stadium der Kopulation beobachtet. Meist waren die kopulierenden Zellen gleich gross; nur in vereinzelten Fällen schienen ungleichgrosse Gameten aneinanderzukleben. Da ihre Verschmelzung aber nicht bis zu Ende verfolgt werden konnte, so lässt sich für den Fall der *Umbilicariaceen*gonidien bis heute nichts Bestimmtes sagen über eine eventuelle heterogame Befruchtung.

Zoosporen bilden sich besonders leicht in Nährlösungen, denen organische Nahrung wie Zucker und Aminosäuren beigegeben sind. In diesen Versuchen fanden Asparagin, Alanin, Glycocoll usw. in der Weise Verwendung, dass diese Substanzen der mit 2 % Glucose versetzten Knopschen Nährlösung an Stelle des $Ca(NO_3)_2$ beigegeben wurden.

Die Gonidien erwiesen sich für die beiden Arten *Umbilicaria Ruebeliana* und *U. crustulosa* als distinkte systematische Einheiten. Diese Tatsache ergibt sich sogleich bei der mikroskopischen Betrachtung, indem die Alge von *U. Ruebeliana* auffällt durch die geradlinig gegeneinander abgegrenzten Autosporen innerhalb der Mutterzellmembran. Diese Alge reiht sich dadurch in die Artengruppe der Untergattung *Eucystococcus* Warén ein, während, den *Cladonia*gonidien näherstehend, die Algen von *U. crustulosa* durch die innerhalb der Sporenmutterzelle durchaus abgerundeten Autosporen zur Untergattung *Eleuterococcus* Warén zu rechnen sind. Auch die Kolonien auf Glucoseagar zeigen Verschiedenheiten der beiderlei Gonidien; doch möchte ich wie für die übrigen neu untersuchten Arten mit der endgültigen Beschreibung zuwarten, bis noch weitere systematische Merkmale durch die Parallelkultur möglichst vieler Arten abgeklärt sind.

Die Gonidien der Peltigeraceen.

In der Familie der *Peltigeraceen* werden die Gattungen *Peltigera, Solorina* und *Nephroma* zusammengefasst. Die Lichenologen haben erkannt, dass bei den einen Arten *Cyanophyceen*, bei anderen *Chlorophyceen* und bei wieder anderen beiderlei Gonidien regelmässig vertreten sind; in allen drei Gattungen sind Arten mit grünen und solche mit blaugrünen Gonidien vereinigt. Allgemein werden die *Cyanophyceen*gonidien dieser Familie als *Nostoc*algen bezeichnet, während wiederum

die Grünalgen unter den verschiedensten, in der Algologie zum Teil nicht mehr gebräuchlichen Namen aufgeführt sind. Jatta (1909/11) rechnet diese grünen Gonidien zur Gattung *Stichococcus*, A. L. Smith (1918) nennt sie *Dactylococcus*, Zahlbruckner (1926): *Dactylococcus* für *Peltigera*, *Palmellaceen* für *Solorina*, *Solorinella* und *Nephroma*.

Aus der scheinbaren Regellosigkeit dieser Gattungen und Arten in der Verwendung grüner bzw. blaugrüner Gonidien hat sich bei den Lichenologen die Meinung ergeben, dass die Wahl der Gonidienalge für die Flechten von geringer Bedeutung sei. Die neueren Untersuchungen über Natur und Verwandtschaft der Gonidienalgen ergeben aber auch für diese Familie durchaus anderslautende Ergebnisse.

R. Chodat hat als erster die grünen Gonidien zweier Arten aus der Gattung *Solorina* als *Coccomyxa*algen erkannt und Warén konnte weiterhin die grünen Algen von *Peltigera aphtosa* zu dieser Gattung schlagen. Damit war nicht nur Klarheit geschaffen über die Natur der grünen *Peltigera*gonidien, sondern diese Befunde liessen auch die Vermutung aufkommen, dass in der ganzen Familie überhaupt nur zwei Algentypen vertreten seien, nämlich *Nostoc* (als Blaualge) und *Coccomyxa* (als Grünalge). Diese Vermutung hat auch F. Moreau (1930) ausgesprochen, indem er (zum Vergleich an meine Befunde bei den Gattungen *Cladonia* und *Parmelia* hinweisend) auf eine Spezifizität höherer Ordnung, die die ganze Familie umfasse, aufmerksam machte.

Diese Vermutung galt es, durch das Experiment zu beweisen. Ich versuchte, diesen Beweis zu erbringen, indem ich möglichst zahlreiche, grüne Gonidien führende Arten aus der Familie der *Peltigeraceen* von möglichst vielen und weitauseinanderliegenden Standorten untersuchte. Der Beweis konnte in der Tat insoweit erbracht werden, als alle erreichbaren Arten der Gattungen *Peltigera* und *Solorina* *Coccomyxa*-gonidien aufwiesen. Dabei handelte es sich um die Flechten *Solorina saccata* (von 4 Standorten untersucht), *S. crocea* (von 3 Standorten), *S. bispora* (1 Standort) und *S. octospora* (1 Standort); sodann wurden untersucht *Peltigera aphtosa* (von 5 Standorten), *P. venosa* (2 Standorte), *P. variolosa* (1 Standort). Leider war es mir nicht möglich, grüne Gonidien enthaltende Arten der Gattung *Nephroma* in frischem Material zu erhalten.

Es ist nicht verwunderlich, dass man bis zu den Arbeiten von R. Chodat die Gonidien dieser Flechten allen möglichen Algengattungen, namentlich der Gattung *Pleurococcus* zuwies, denn, bei der Betrachtung in situ zeigen sich diese grünen Algenzellen in einer breitovalen, manchmal annähernd kugeligen Form und manche Teilungsstadien erinnern in der Tat sehr stark an *Pleurococcus*algen (Fig. 1). Von Art zu Art sind Grössenunterschiede im Gonidienmaterial zu beobachten; sonst aber ist innerhalb der *Peltigeraceen* für die Spezifizität

der Gonidien bei den verschiedenen Gattungen und Arten kaum ein Anzeichen vorhanden.

Anders verhält es sich dagegen, wenn man diese Gonidien in Parallelkulturen untersucht. Da ist man von zwei Erscheinungen überrascht; zunächst darüber, dass die meisten Gonidienklone in künstlichen Nährböden eine viel schlankere Form aufweisen als im Flechten-

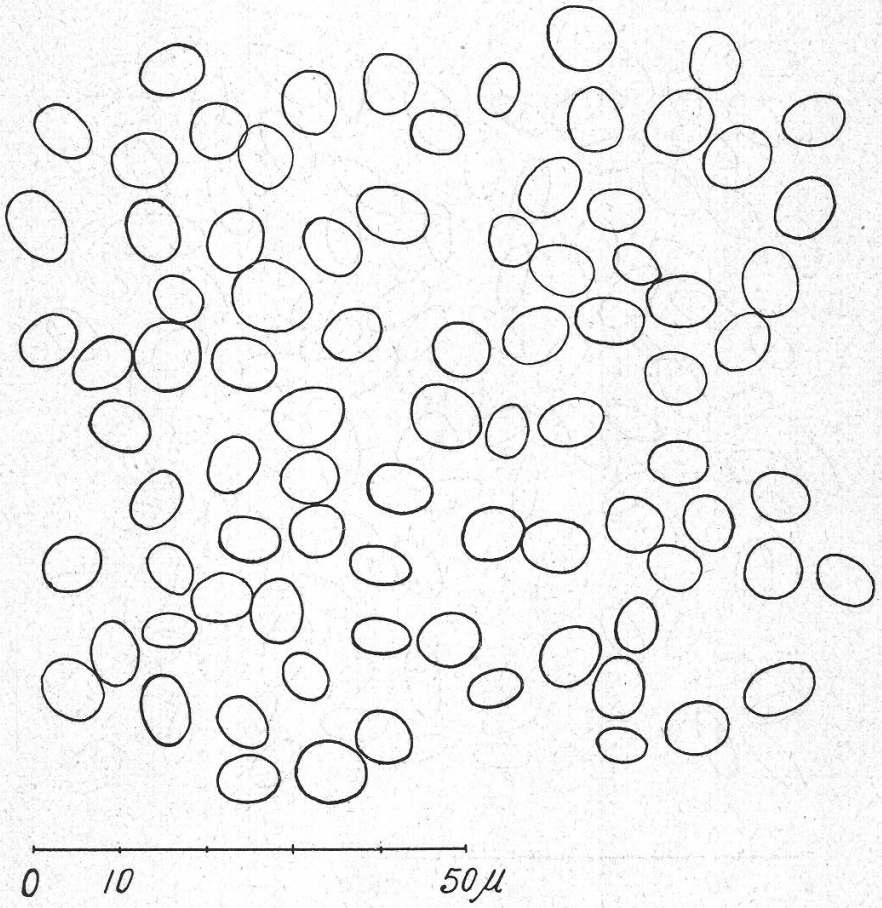

Fig. 1.
Solorina crocea (L.) Ach.; Gonidien in situ. Fundort: Gr. St. Bernhard, 2350 m ü. M. (in Kultur Nr. 143). Kamerazeichnung. Vergr. zirka 750.

thallus (Fig. 2). Dies gilt ohne Ausnahme für alle Klone sämtlicher Flechtenarten, die ich untersuchte. In der Kultur erkennt man auch, dass die Vermehrung der *Coccomyxa*algen nicht *pleurococcoidal* vor sich geht, sondern ausgesprochen *protococcoidal*, d. h. dass die Tochterzellen (Autosporen) innerhalb einer Mutterzellmembran gebildet werden. Aber auch in der Kultur erweist sich diese Membran als so dünn, dass sie oft ohne besondere Färbung kaum zu erkennen ist.

Im allgemeinen sind die Gonidien der verschiedenen *Peltigera*arten einheitlich. Sie stellen einen eigenen Typus dar, der charakterisiert ist durch eine einfach gebaute knopfförmige Kolonie mit durchaus

glatter Oberfläche und einem kreisförmigen Rand. Das Wachstum ist mittelstark und die Kolonien behalten bis zum Absterben ihre dunkelgrüne frische Farbe bei. Diese Eigenschaft unterscheidet die Gruppe der grünen *Peltigeraceen*gonidien von der Gesamtheit der freilebenden *Coccomyxa*arten. Es zeigt sich hierin wiederum, dass die Gonidienalgen allgemein nicht ohne weiteres mit den freilebenden Formen identifiziert

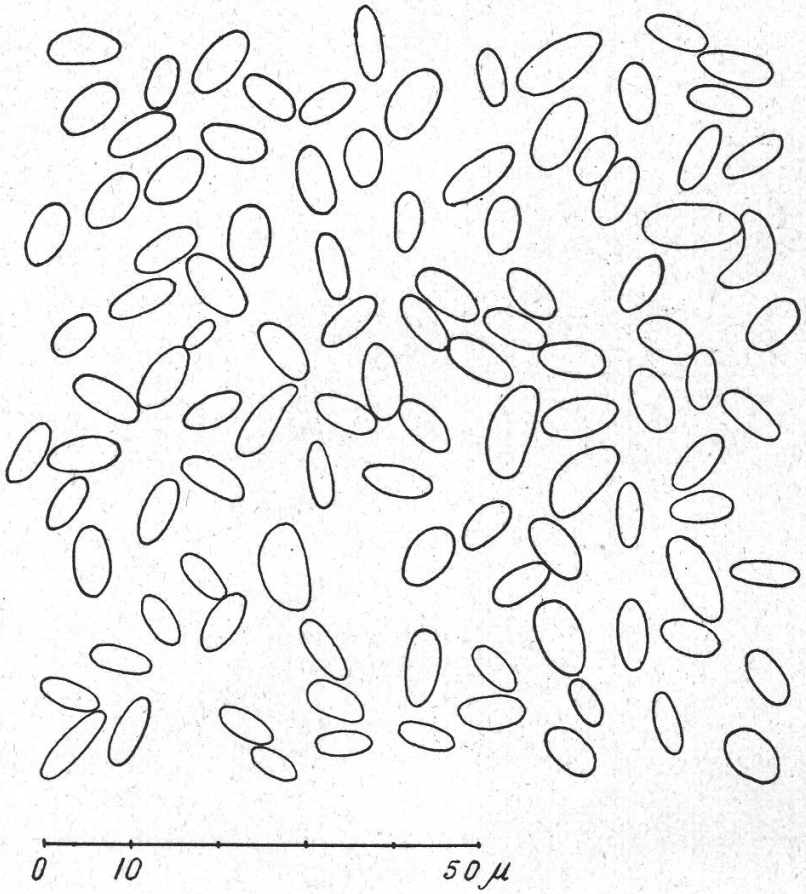

Fig. 2.
Solorina crocea (L.) Ach. Nr. 143 auf Knop-Agar + 2% Glucose. Vergr. zirka 750.

werden können, selbst, wenn bei der mikroskopischen Betrachtung keine Unterschiede zu erkennen sind. Dass sämtliche aus Flechten isolierten *Coccomyxa*algen diese Eigenschaft besitzen, zeigt wiederum ihre tiefverwurzelte Verwandtschaft untereinander.

Trotz ihrer allgemeinen Merkmale besteht innerhalb dieser Gonidienalgen eine weitgehende Spezifizität, die, entsprechend den Befunden bei den *Parmeliaceen* und *Cladoniaceen*, so weit geht, dass die meisten Flechtenarten auch ihre eigene spezifische Gonidienart besitzen. Aber, sie geht noch weiter, indem sich für einzelne Arten genotypisch verschiedene Klone ergaben, wenn ich sie in verschiedenen Gegenden sammelte. Dies gilt namentlich für die Arten *Solorina crocea* und *S. saccata*.

während *Peltigera aphtosa* und *P. venosa* einheitlichere Gonidien enthalten. Ganz besonders einheitlich sind die Algen der ersteren Art. Ich untersuchte die Gonidien von *Peltigera aphtosa:* 1. aus dem Gebiete des Grossen St. Bernhard, 2. vom Dent de Nendaz, einem Berge im mittleren Wallis, 3. von Ischgl im Inntal, 4. von Innsbruck, 5. aus Frankreich (Besse, Auvergne). Die hierbei erhaltenen Gonidienklone fügen sich zusammen zu einer durchaus einheitlichen Gruppe, die sich von den meisten anderen Gonidienkulturen durch den Anblick der Kolonien erkennen lässt. Den aus einem am Dent de Nendaz gesammelten Thallus stammenden Gonidien kommt als spezifische Eigenschaft eine reichliche Schleimausscheidung zu, weshalb dieser Klon als eigene Art bezeichnet werden musste; die übrigen 4 Klone konnten dagegen in einer einzigen Art zusammengefasst werden. Geringe Unterschiede, namentlich in Form und Grösse der Zellen, sind zwar auch unter ihnen noch vorhanden, so dass ich sie in meiner Algothek als einzelne Stämme der Art weiterführe.

Den Gonidien von *Peltigera aphtosa* sehr nahe stehen diejenigen der verwandten Flechte *Peltigera venosa.* Ich untersuchte davon Material von zwei Standorten; 1. vom Grossen St. Bernhard, 2. vom Dent de Nendaz. Von diesen beiden Materialien erhielt ich artverschiedene Gonidien. Klon Nr. 1 war nicht zu unterscheiden von *Coccomyxa peltigerae (Peltigera aphtosa),* während Klon 2 wegen seiner andersgebauten und verschiedenfarbigen Kolonie auf Glucose-Agar als eigene Art aufgefasst werden muss.

Ed. Frey (1932) bezeichnet *Peltigera aphtosa* und *P. venosa* als alte stabile Arten und vermutet, dass, wenn eine mit der systematischen Verwandtschaft der betreffenden Flechten gleichlaufende Verwandtschaft der Gonidienalgen Tatsache wäre, auch die Gonidien unter sich nahe verwandt und auch wenig variabel sein müssten. Diese Vermutung hat sich, wie oben gezeigt wurde, als richtig erwiesen. Von Herrn Dr. Lynge (Oslo) wurde mir in freundlicher Weise Material von *Peltigera variolosa* zugestellt. Auch diese Gonidien reihen sich, wenn auch als eigene Art, durch ihre Merkmale natürlich ein in die einheitliche Gruppe der *Peltigera*gonidien.

Weniger einheitlich zeigen sich die Gonidien der verschiedenen Arten aus der Gattung *Solorina.* Schon R. Chodat fand artverschiedene Gonidien vor bei *Solorina saccata* und *S. crocea.* Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf die Arten *Solorina saccata, S. crocea, S. bispora* und *S. octospora.*

Solorina saccata wurde von folgenden Standorten untersucht: 1. vom Grossen St. Bernhard (von R. Chodat isoliert und [1909 und 1913] beschrieben), 2. vom Glärnisch aus einer Höhe von 1800 m ü. M. und sodann vom Gipfel des Berges (2900 m ü. M.), 3. aus dem Jura (Saut du Doubs). Ein Vergleich der erhaltenen Kulturen zeigt, dass die

Gonidien von den drei weitauseinanderliegenden Standorten sowohl in bezug auf Form und Grösse der Zellen, wie auch nach dem Anblick der Kolonie auf den üblichen Nährböden weitgehend verschieden sind. Am auffallendsten verhält sich die von R. Chodat isolierte Alge vom Grossen St. Bernhard. Nach dem Anblick ihrer Kolonie fällt sie völlig aus dem Rahmen der Gonidienalgen und erinnert durch ihr verhältnismässig rasches Wachstum und die Vergilbung ihrer Kolonie in älteren Stadien viel mehr an die freilebenden *Coccomyxa*algen. Trotzdem kann sie nicht als eine solche angesprochen werden. Näher unter sich verwandt sind die von mir isolierten Klone. Unter ihnen besitzt aber die am Saut du Doubs isolierte Art auffallend breitovale Zellen (mittleres Verhältnis $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}} = 1{,}4 \pm 0{,}18$), während beide Klone des am Glärnisch gesammelten Materials langgestreckte, schlanke Zellen aufweisen (mittleres Verhältnis $\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}} = 2{,}2 \pm 0{,}23$); die beiden Klone vom Glärnisch können als eine einzige Art aufgefasst werden, sollen aber einiger geringer Verschiedenheiten wegen im physiologischen Verhalten zufolge als getrennte Stämme weitergeführt werden.

Solorina bispora (aus dem Gebiete des Grossen St. Bernhard) hat wiederum ihre eigene Gonidienart, während keine Unterschiede zu erkennen sind zwischen dieser und den Gonidien von *S. octospora,* die aus derselben Gegend stammt.

Wenn Ed. Frey (l. c. S. 192) also die Flechtengruppe *Solorina saccata-bispora-spongiosa* als variabel bezeichnet, so stimmt dies, wenigstens was die beiden erstgenannten Arten anbetrifft, auch mit den Gonidienbefunden überein.

Die am wenigsten einheitlichen Gonidien enthält an verschiedenen Standorten die Flechte *Solorina crocea.* Ich untersuchte sie: 1. aus der Gegend des Grossen St. Bernhard, *a)* von R. Chodat isoliert und beschrieben (1909 und 1913), *b)* von mir isoliert, 2. aus der Gegend von Innsbruck (das Material wurde mir in freundlicher Weise von Herrn Dr. H. Gams zugestellt). Die beiden erhaltenen Klone aus dem Material vom Grossen St. Bernhard gleichen sich untereinander weitgehend; sie können als dieselbe Art aufgefasst werden, wenn auch ihre Farbe und Grösse der Kolonie eine Trennung in gesonderte Stämme erfordern. Im allgemeinen sind diese Gonidien verhältnismässig klein; das Wachstum dagegen ist mittelstark und die Kolonie auf den üblichen Nährböden von mittlerer Grösse. Völlig anders verhalten sich dagegen die Gonidien, die ich aus dem von Innsbruck stammenden Material erhielt. Dieser Klon ist gekennzeichnet durch grosse Zellen, dagegen aber durch ein ausserordentlich langsames Wachstum und dementsprechend eine kleine Kolonie, selbst auf den zuckerhaltigen Nährböden. Er muss daher als eine eigene Art aufgefasst werden.

Vergleicht man die Ergebnisse der Untersuchungen über die grünen Gonidien der *Peltigeraceen*gattungen und -arten, so kommt man zu dem Schluss, dass innerhalb dieser Familie die Verwandtschaft der Gonidienalgen im allgemeinen mit der Verwandtschaft der Flechten selbst gleichlaufend ist. Die Spezifizität der Gonidien erreicht die Flechtenspezies und in manchen Fällen sogar die Individuen derselben Art an verschiedenen Standorten. In diesem letzteren Falle können aber bei den *Peltigeraceen,* im Gegensatz zu den Befunden bei den *Parmeliaceen* und *Cladoniaceen,* die Unterschiede grösser sein als die Verschiedenheiten zwischen den Gonidien verwandter Flechtenarten. Wenn sich also die verschiedenen Flechtenpilze der *Peltigeraceen* immer Gonidien vom *Coccomyxa*typus auswählen, so sind manche unter ihnen, z. B. diejenigen von *Solorina crocea,* weniger wählerisch in bezug auf die kleinsten systematischen Einheiten (Arten, Rassen) der Gonidienalgen.

Schlussfolgerungen.

Die bisher durchgeführten Untersuchungen zeigen, dass einzelne Flechtengattungen einen ganz bestimmten einheitlichen Gonidientyp besitzen. Innerhalb dieses Typus lassen sich bei den zu den einzelnen Gattungen gehörenden Flechtenarten auch systematisch verschiedene Einheiten der Gonidien feststellen. Aber trotz dieser Verschiedenheiten schlagen die Gonidien nie aus dem allgemeinen Typus der Gattung. Dies gilt bis heute für die Gattungen *Parmelia, Umbilicaria, Cladonia, Peltigera* (wenigstens für die grünen Gonidien), *Solorina* und *Icmadophila.* Beliebig weit auseinanderliegende Standorte zeigen immer denselben Gonidientyp einer Flechtenart.

Der einheitliche Typus der Gonidienalgen umfasst aber nicht nur einzelne Gattungen, sondern ganze Gruppen von verwandten Gattungen. Für diese Fälle wären in bezug auf die Verwandtschaft der Flechten unter sich die Erkenntnisse, die sich aus den vergleichenden Untersuchungen über Bau und Struktur von Thallus und Frucht ergaben, durchaus gleichlautend gewesen, wenn man die Verwandtschaft der Gonidien allein als Grundlage für die systematische Gruppierung herbeigezogen hätte. Dies gilt z. B. für die Gattungen *Icmadophila* und *Baeomyces,* die, entgegen den bisherigen Ansichten, einen einheitlichen Typus von *Coccomyxa*gonidien enthalten.

In vielen Fällen umfasst aber der gemeinsame Gonidientyp nicht nur Gruppen von Gattungen, sondern ganze Familien. Dies kann bis heute mit grösster Wahrscheinlichkeit gesagt werden von den *Peltigeraceen,* obwohl freilich die Gattung *Nephroma* noch nach dieser Richtung zu untersuchen ist.

Allgemein scheint sich aus den Gonidienstudien die Tatsache zu ergeben, dass, wenigstens in manchen Flechtengruppen, die systematische Verwandtschaft der Gonidien mit der anatomischen und morpho-

logischen Verwandtschaft der Flechten selbst gleichlaufend ist und dass demnach mit fortschreitender Kenntnis der Flechtengonidien diese auch in vermehrtem Masse in der Flechtensystematik werden Verwendung finden können. Die hier besprochenen Untersuchungen stellen einen Anfang dar. Sie sollen aber möglichst rasch und so umfassend als möglich weitergeführt werden.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle allen den Herren Kollegen im In- und Auslande, die durch Zusendung interessanten frischen Flechtenmaterials meine Arbeit unterstützen, herzlich zu danken.

Zitierte Literatur.

Acton, E.: *Coccomyxa subellipsoidea,* a new member of the *Palmellaceae.* Annals of Botany, vol. **23** (1909).

— *Botrydina vulgaris,* Brébisson, a primitive Lichen. Annals of Botany, vol. **23** (1909).

Artari, A.: Zur Ernährung der grünen Algen. Berichte d. Deutsch. Bot. Ges. **19** (1901).

— Zur Frage der physiologischen Rassen einiger grünen Algen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **20** (1902).

Beijerinck, M. W.: Kulturversuche mit Zoochlorellen, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Ztg. (1890).

Chodat, R.: Etude critique et expérimentale sur le Polymorphisme des Algues. Genève (1909).

— Monographies d'Algues en culture pure. Berne (1913). (Matériaux pour la Flore cryptogamique suisse IV, 2.)

— Nouvelles recherches sur les gonidies des Lichens. C. R. de l'Académie des sciences, t. **191** (1930).

— La Symbiose des Lichens et la théorie de la spécificité en général. Actes de la Soc. Helvétique des Sciences Naturelles, St-Gall (1930).

Famintzin, A. und Baranetzki, J.: Die Entwicklungsgeschichte der Gonidien und Zoosporenbildung der Flechten. Mém. de l'Académie imp. des Sciences de St-Pétersbourg, série VII (1867).

Frey, Ed.: Die Spezifizität der Flechtengonidien. Berichte der Schweiz. Bot. Ges. **41** (1932).

— *Cladoniaceae* und *Umbilicariaceae* in Rabenhorst, Kryptogamenflora. IX. Band Abt. IV/1 (1932).

Jaag, O.: Nouvelles recherches sur les gonidies des Lichens. Comptes rendus de la Soc. de Physique et d'Histoire naturelle de Genève (1928).

— Recherches expérimentales sur les gonidies des Lichens appartenant aux genres *Parmelia* et *Cladonia,* Genève. Thèse n° 804 (1929).

— Morphologische und physiologische Untersuchungen über die zur Gattung *Coccomyxa* gehörenden Flechtengonidien. Verhandlungen der Schweiz. Naturf. Ges., La Chaux-de-Fonds (1931).

— *Botrydina vulgaris* Bréb., eine Lebensgemeinschaft von Moosprotonemen und Grünalgen. Ber. d. Schweiz. Bot. Ges. **42** Heft 1 (1933).

— *Coccomyxa* Schmidle, Monographie einer Algengattung. Beiträge zur Kryptogamenflora der Schweiz (1933).

Jatta, A.: Flora Italica Cryptogama. Pars 3 Lichenes (1909/11).

Letellier, A.: Etude de quelques gonidies des Lichens. Thèse, Genève (1917).

Moreau, F.: Sur la spécificité des gonidies des Lichens. C. R. de la Soc. de Biologie, tome CIV (1930) 7, p. 23.

Puymali, A. de: Recherches sur les Algues vertes aériennes. Thèse, sciences, Paris (1924).

Smith, A. L.: British Lichens. London (1918).

— Lichens. Cambridge (1921).

Schwendener, S.: Ueber die Natur der Flechten. Verh. d. Schweiz. Naturf. Ges. zu Rheinfelden (1867).

— Die Algentypen der Flechtengonidien. Programm für die Rektoratsfeier der Universität Basel (Basel, 1869).

Tobler, F.: Biologie der Flechten. Berlin (1925).

Tréboux, O.: Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in bezug auf die Flechtensymbiose. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. (1912).

Warén, H.: Reinkulturen von Flechtengonidien, Helsingfors (1920).

Werner, R. G.: Recherches biologiques et expérimentales sur les Ascomycètes des Lichens. Thèse, Fac. Sci. Paris (1927).

Woronin, M.: Recherches sur les gonidies du Lichen *Parmelia pulverulenta* Och. Ann. des Sciences naturelles série 5 (1872).

Zahlbruckner, A.: Die Flechten in Engler-Prantl «Die natürlichen Pflanzenfamilien», 3, 2. Aufl. (1926).