

Beiträge zur Kenntnis der Flechtensymbiose.

VI. Die Verbindung von Pilz und Alge bei den Pyrenopsidaceen *Synalissa*, *Thyrea*, *Peccania* und *Psorotichia*.

Von

Lothar Geitler (Wien).

Mit 7 Abbildungen im Text.

Die Pyrenopsidaceen sind verhältnismäßig einfach gebaute, im Freien meist wenig auffallende Flechten. Der Thallus ist nach dem üblichen Sprachgebrauch homöomer gebaut, d. h. er wird nicht vorwiegend vom Pilz gebildet und enthält keine ausgeprägte Algen-schicht; vielmehr überwiegen quantitativ die Algen und diese sind auch bis zu einem gewissen Grad formgebend. Die Algen sind durchwegs einzellige bzw. koloniebildende, aber nicht fadenförmige Blaualgen aus der Familie der Chroococcaceen; in den im folgenden behandelten Fällen gehören sie zur Gattung *Gloeocapsa* und lassen sich mit freilebenden Arten identifizieren. Die Gallertmembranen dieser Algen bedingen die bezeichnende gallertige Beschaffenheit des Flechtenthallus.

Da bisher nur wenige Pyrenopsidaceen anatomisch untersucht wurden (durch BORNET, 1873; oberflächlicher durch FORSELL, 1885) schien eine vergleichende Untersuchung des Thallusbaus mehrerer Formen angezeigt. Im ganzen standen mir fünf Arten lebend zur Verfügung, von welchen die eine, *Synalissa violacea*, bereits in der I. Mitteilung dieser Reihe behandelt wurde. Auf die Lebend-untersuchung ist besonderes Gewicht zu legen, da fixiertes Material und noch mehr Herbarpflanzen für eingehende Feststellungen über die Art des Zusammenhangs von Pilz und Alge unbrauchbar sind; auch sind zur Ergänzung Kulturversuche wertvoll.

Synalissa violacea.

Der Thallusaufbau dieser neubeschriebenen Flechte konnte in der I. Mitteilung infolge zu spärlichen Materials nicht sehr eingehend geschildert werden. Seither fand ich die Flechte an mehreren neuen Standorten wieder, und zwar meist an feuchten, seltener an mehr trockenen Kalkfelsen, so mehrfach in der Umgebung von Lunz (Nied.-Österr.) in 600—800 m Höhe an mesozoischen Kalkfelsen und

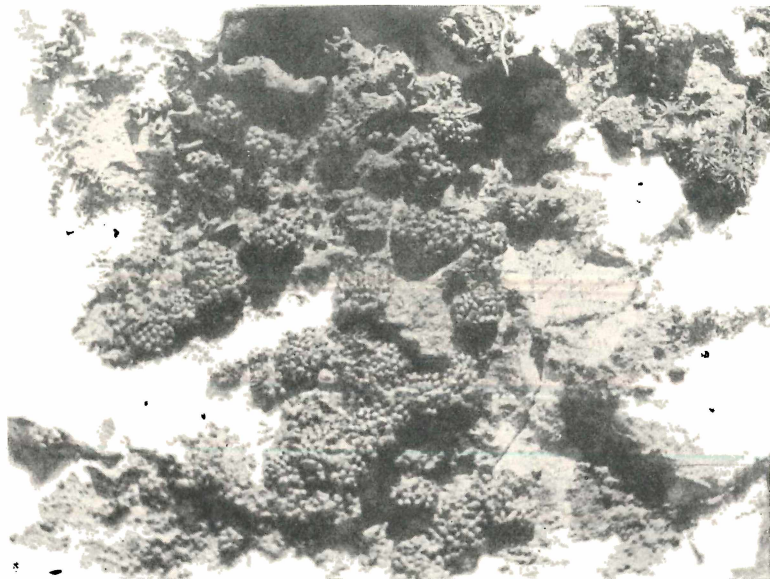


Abb. 1. *Synalissa violacea* zusammen mit *Tortella tortuosa* auf Opponitzer Kalk in der Umgebung von Lunz. Ungef. Lebensgröße. Phot. GAMS.

auf paläozoischen Kalken des Röthelsteins bei Mixnitz (Steiermark) in 900 m Höhe. Daraus und aus den früheren Fundorten in Kärnten und Griechenland (Parnaß) ergibt sich die weite Verbreitung der Art. Sämtliche Pflanzen waren steril.

Die Thalli verschiedener Standorte sind kräftiger oder schwächer, aber in allen wesentlichen Merkmalen gleichartig ausgebildet. Sie zeigen den für die Gattung bezeichnenden strauchig-korraloiden Aufbau aus zylindrischen oder keulenförmigen, mehr oder weniger reichlich verzweigten Ästen (Abb. 1, 2a). Die größten bisher gefundenen Thalli sind flach halbkugelig und messen $1\frac{1}{2}$ cm im Durchmesser und 1 cm in der Höhe; meist werden die Thalli nur $\frac{1}{2}$ cm hoch

und 1 cm breit. Getrocknet erscheinen sie schwarz, im gequollenen Zustand dunkel olivengrün oder blaugrün.

Schon bei Betrachtung des Thallus mit Lupenvergrößerung erscheint die Oberfläche mit kleinen Kügelchen bedeckt, wie dies auch bei *Synalissa ramulosa*, wenn auch in geringerem Maß, vorkommt (vgl. Taf. 58, 3 in MIGULAS Kryptogamenflora und die weiter unten folgende Schilderung). An diesen Stellen wächst die Alge, die sich

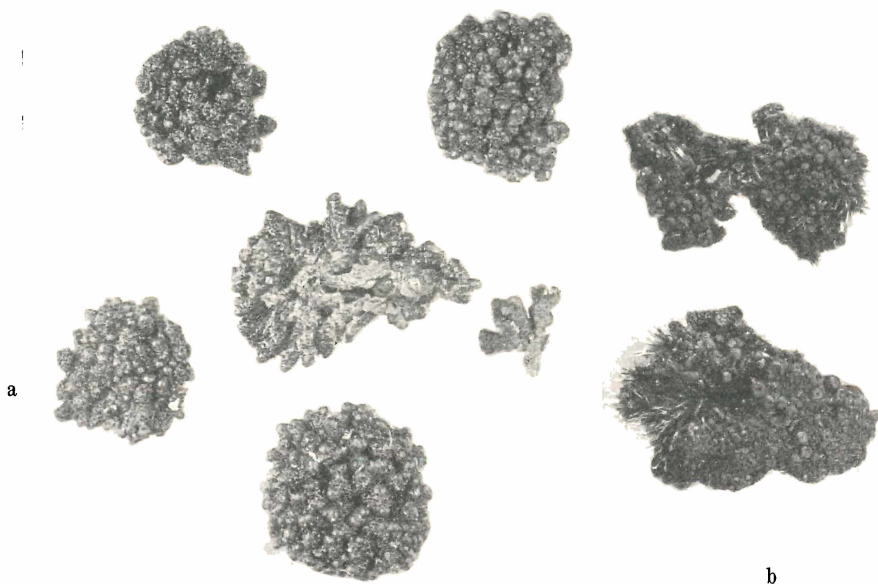


Abb. 2. a Nach Regen aufgequollene Thalli von *Synalissa violacea*, teils in der Draufsicht, teils von der Unterseite gesehen (Bildmitte), rechts ein Fragment in Seitenansicht; b aufgequollene Thalli von *Synalissa ramulosa* (fruchtend). Photo, ca $2\frac{1}{2}$ fach.

mit *Gloeocapsa alpina* identifizieren läßt (I. Mitteilung), dem Pilz gewissermaßen voraus und bildet kleinere oder größere Gallertkolonien. Allerdings bleiben die Kolonien am natürlichen Standort nur sehr kurze Zeit pilzfrei, sondern werden bald von nachwachsenden Hyphen erreicht und von deren Appressorien in die Flechtengemeinschaft wieder einbezogen (Abb. 3 a). An Thalli, die mehrere Tage in Leitungswasser gehalten werden, kann man dagegen beobachten, daß der Pilz soweit geschädigt bzw. die Alge gefördert wird, daß sich pilzfreie Algenkolonien ablösen. Bei langdauernder Feuchtigkeit kann sich dies vielleicht auch am natürlichen Standort abspielen. Das

Verhalten zeigt, daß das Gleichgewicht, das für die Symbiose wesentlich ist, nur unter bestimmten ökologischen Bedingungen zustande kommt, unter anderen aber leicht gestört wird ¹⁾.

Die am natürlichen Standort an der Thallusoberfläche auswachsenden und vorübergehend vom Pilz befreiten Algenzellen besitzen im Gegensatz zu den von Appressorien berührten Algenzellen reichlich Cyanophycinkörner (= Ectoplasten), also gestapelte Assimilate. In der III. Mitteilung wurden die Deutungsmöglichkeiten dieses für Flechten wohl allgemein bezeichnenden Verhaltens erörtert. Die eingehende Untersuchung von *Synalissa violacea* und ebenso der sich noch auffallender verhaltenden anderen Arten ergibt, daß das Fehlen der geformten Assimilate in den vom Pilz befallenden Algenzellen auf Ableitung der Assimilate durch den Pilz, nicht auf autonomen Abbau infolge gesteigerter Teilungsfrequenz durch die Alge selbst beruht. Es zeigt sich nämlich, daß die Teilungsfrequenz der vom Pilz befreiten Algenzellen nicht niedriger als die der am Thallusrand mit Appressorien in Verbindung stehenden Algenzellen ist. Als für diese Zwecke genügendes Maß der Teilungsfrequenz kann die Zahl der zu einem bestimmten Zeitpunkt in Teilung befindlichen Zellen und die Größe der Zellen gelten (je höher die Teilungsfrequenz, desto kleiner die Zellen ²⁾). Die pilzfreien Algenzellen sind gleich groß und zeigen die gleiche Häufigkeit der Teilungen wie die am Thallusrand zusammen mit dem Pilz wachsenden Algenzellen.

Die Betrachtung der Größe der Algenzellen im allgemeinen ergibt, daß die in den inneren und älteren Thallusteilen befindlichen, mit Appressorien versehenen Algenzellen größer als die in den jungen Randteilen zusammen mit dem Pilz wachsenden sind. In den älteren Thallusteilen finden nur wenige oder auch wohl keine Teilungen statt; eine Stapelung von geformten Assimilaten in den Algenzellen tritt jedoch auch hier nicht ein. Die Vergrößerung der sich nicht mehr teilenden Algenzellen in den alten Thallusteilen geht über das Maß der Vergrößerung der freilebenden Art meist hinaus (Durchmesser bis 10 μ statt bis 8 μ). Die gleiche Erscheinung findet sich noch auffallender bei anderen Pyrenopsidaceen (vgl. z. B. *Peccania*!).

¹⁾ Auswachsen der Alge aus Flechtenthalli kommt auch sonst vor; am bekanntesten und auffallendsten ist wohl das Auswachsen von *Trentepohlia* aus *Gyallecta cupularis*.

²⁾ Diese Behauptung gilt in dieser Form nur für die in Frage stehenden Blaualgen.

Der enge Zusammenhang von Pilz und Alge wird, wie schon in der I. Mitteilung geschildert wurde, durch Appressorien hergestellt. Die Appressorien sind knopfförmige Hyphenenden, die in den Gallertmembranen stecken und scheinbar dem Protoplasten der Algenzelle unmittelbar anliegen. In der I. Mitteilung behauptete ich, daß dies tatsächlich der Fall wäre und daß zwischen Appressorium und Algenprotoplast sich keine Membran der Algenzelle befände. In Wirklichkeit besitzt jedoch die Algenzelle innerhalb der auffallenden gallertigen Membranhüllen eine sehr zarte, im Leben nicht sichtbare „Eigenmembran“, die sich nach Lösung bzw. Abheben des Protoplasten in 33proz. Chromsäure meist sichtbar machen läßt (GOMONT, 1888). Das Vorhandensein dieser Membran folgt eindeutig auch daraus, daß sich die Algenzellen an Handschnitten durch den Thallus aus ihren Gallerthüllen ausdrücken lassen, wobei sie sich von den Appressorien ablösen, ohne geschädigt zu werden und ohne ihre Gestalt zu verändern. Wäre keine Membran vorhanden, d. h. würde es sich um die ausgedrückten Protoplasten allein handeln, so müßten diese desorganisiert werden; Desorganisation tritt erst ein, wenn auf die ausgedrückten Zellen ein weiterer Druck ausgeübt wird, wodurch die Eigenmembran beschädigt wird; es quillt dann das fest-gelige Protoplasma in bezeichnender Weise aus. Aus dem Vorhandensein der Eigenmembran, die vom Appressorium nicht durchbrochen wird, erklärt sich die für die Pyrenopsidaceen so bezeichnende Tatsache, daß sämtliche Algenzellen — von den erwähnten Ausnahmen abgesehen — Appressorien tragen, ohne ihre Teilungsfähigkeit zu verlieren oder gar abzusterben. Ob die Eigenmembran an der Berührungsstelle mit dem Appressorium vielleicht dünner ist oder eine andere Beschaffenheit als an den freien Teilen besitzt, läßt sich für *Synalissa* nicht sicher entscheiden; für die anderen Gattungen, wo der Kontakt mit dem Pilz viel enger ist, läßt sich dies aber mittelbar und zum Teil auch unmittelbar zeigen.

Synalissa ramulosa.

Die schon lange bekannte, aber nicht häufige Art zeigt im wesentlichen den gleichen Aufbau wie *Synalissa violacea* (Abb. 2 b), ist jedoch kleiner und besitzt nicht violette, sondern rote Algenmembranen. Die untersuchten Pflanzen stammten teils von dem bekannten Standort am Kalvarienberg bei Gumpoldskirchen (südl. von Wien, am Alpenostrand), wo sie an trockenen, stark besonnten mesozoischen Kalkfelsen zwischen Moosen wächst, teils von ökologisch

ähnlichen Devonkalkfelsen beim Wirtshaus „Bärensützklamm“ östlich von Mixnitz (Steiermark) in ca. 500 m Höhe (neuer Standort; die Pflanzen fruchteten reichlich).

Auch die *ramulosa*-Alge läßt sich mit einer freilebenden Art auf Grund ihres morphologischen Aussehens eindeutig identifizieren: es handelt sich um die an Kalkfelsen verbreitete *Gloeocapsa sanguinea*, die durch ihre Zellgröße und die Art der Ausbildung ihrer rot-pigmentierten Gallerthüllen gut charakterisiert ist¹⁾. Die Hüllenfärbung zeigt sich, wie dies in der I. Mitteilung schon für *Synalissa violacea* geschildert wurde, in Übereinstimmung mit dem Verhalten der freilebenden Art und der Blaualgen überhaupt nur oder vorwiegend an der dem Licht zugekehrten Außenseite²⁾.

Der Thallus zeigt die gleiche, schon für *Synalissa violacea* geschilderte Differenzierung in wachsende Teile mit sich lebhaft teilenden, kleinen und dichtliegenden Algenzellen, und in ältere Teile mit größeren, sich nicht oder kaum teilenden und lockerer gelagerten Algenzellen (Abb. 3 b—g). Die Verbindung zwischen Pilz und Alge wird wieder durch Appressorien hergestellt, welche die gallertigen Membranhüllen durchbrechen und der zarten Eigenmembran anliegen (Abb. 3 d, e). Die Algenzellen mit ihrer Eigenmembran lassen sich aus Handschnitten durch den Thallus ausdrücken und lösen sich dabei leicht von den Appressorien ab. An der Berührungsstelle mit dem Appressorium sind die Algenzellen meist eingedellt (Abb. 3, vgl. auch Fig. 3 der I. Mitteilung). In älteren Thallusabschnitten werden die Algenzellen unter dem Einfluß des Pilzes größer als die der freilebenden Art (bis $8\ \mu$ statt maximal $6,5\ \mu$). Die Teilungsebene der Algenzellen liegt in der Verlängerung der Längsachse des Appressoriums bzw. das Wachstum findet in senkrechter Richtung auf diese statt, so daß bei gleichzeitiger Verzweigung des Appressoriums mit der Teilung der Algenzelle jede Tochterzelle wieder von einem Appressorium berührt wird (Abb. 3 d—g). Auf diese Weise steht jede Algenzelle mit dem Pilz in unmittelbarer Verbindung. In den jungen Thallusteilen, wo sich die Algenzellen lebhaft teilen und die Bildung der Gallerthüllen nicht so mächtig ist, die Algenzellen daher dichter liegen, werden

¹⁾ BORNET gibt auffallenderweise als Gonidialalge *Gloeocapsa stegophila* an, die ein gänzlich anderes Aussehen hat (unter anderem gelbe Hüllen besitzt); dieser Widerspruch ist offensichtlich kein tatsächlicher, sondern beruht auf verschiedener Nomenklatur. — Das gleiche gilt für die Angabe FORSELLS, der die *Gloeocapsa* als *magma* var. *opaca* bezeichnet.

²⁾ Das Bild auf Taf. 38, 3 in MIGULAS Kryptogamenflora gibt die Verteilung der Färbung, nicht aber den Farbenton richtig wieder: die Hüllen sind nicht braun, sondern leuchtend rot gefärbt („sanguinea“!).

in der Regel mehr als zwei Tochterzellen von einem gemeinsamen, mehr oder weniger buckelig ausgebildeten Appressorium berührt (Abb. 3 b, c).

Wie bei *Synalissa violacea* können einzelne Algenzellen in der Teilung vorausseilen und sich des Pilzes entledigen. Dieses Verhalten zeigt sich bei *Synalissa ramulosa* nicht nur in den jüngsten Thallusabschnitten, sondern manchmal auch in den älteren Teilen,

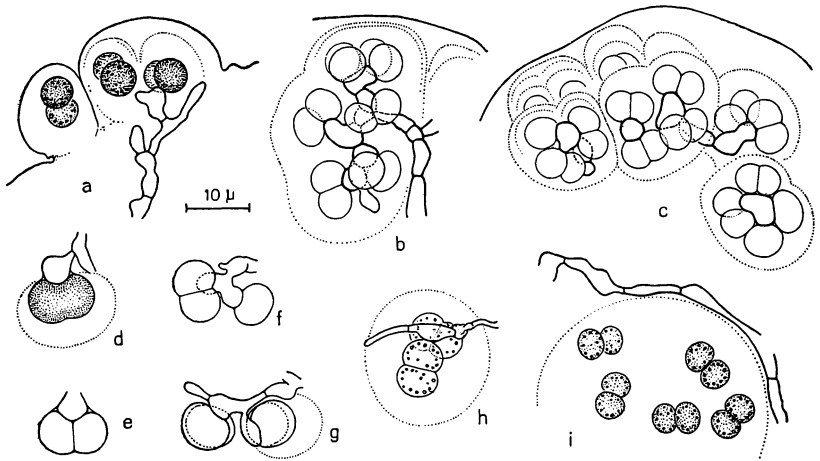


Abb. 3. a *Synalissa violacea*, befreite Algenzellen an der Oberfläche des Thallus; rechts eine nachwachsende Hyphe, die ein Appressorium gebildet hat (Cyanophycinkörner nur in den vier Algenzellen im Bild links). b—i *Synalissa ramulosa*. b, c junge periphere Thallusteile (die Hyphenmembranen sind stärker als die Umgrenzung der Algenprotoplasten ausgezogen); d—g Einzelbilder aus dem Thallusinnern: d, e genaue Seitenansicht von Appressorien an sich teilenden Algenzellen (in d wurde das Chromato- und Centroplasma eingezeichnet), f, g Verzweigung der Hyphenenden; h Bildung von Cyanophycinkörnern in Algenzellen, die aus einer Mutterzelle mit zugrundegegangenen Appressorium entstanden sind (das abgestorbene, runzelige Appressorium ist im Bild rechts sichtbar, die anschließende Hyphenzelle versuchte an „falscher“ Stelle ein neues Appressorium zu bilden); i Teil einer 32zelligigen, pilzfreen Algenkolonie aus dem Thallusinnern (in den Algenzellen Cyanophycinkörner). — Nach dem Leben.

wo gewöhnlich keine Teilungen mehr stattfinden; es entstehen dann inmitten des Thallus auffallende hyphenfreie Nester von Algenzellen. Diese sich lebhaft teilenden und daher sehr kleinen Algenzellen (vgl. Abb. 3 i) bilden nicht die sonst für die Art bezeichnenden Sonderhüllen aus, sondern liegen in einer gemeinsamen Gallerte, wie dies bei lebhaftem Wachstum an feuchten Stellen auch bei der freilebenden Art vorkommt (sog. *Aphanocapsa*-Stadium). Bezeichnender-

weise bilden die pilzfreien Algenzellen Cyanophycinkörner, während die von Appressorien berührten keine Assimilate stapeln.

Das Freiwerden von Algenzellen im Innern des Thallus läßt sich schrittweise verfolgen. So sieht man zugrundegegangene Appressorien und auch absterbende anschließende Hyphenzellen. Bemerkenswert sind Fälle wie der in Abb. 3h dargestellte, wo das ursprüngliche Appressorium abstarb, das angrenzende Hyphenstück aber ein Ersatzappressorium zu bilden versuchte, das an falscher Stelle, nämlich nicht zwischen den beiden Tochterzellen, sondern am Scheitel der einen ansetzt. Die freigewordenen Algenzellen sind zunächst so groß wie die von Appressorien berührten, werden dann aber im Lauf der Teilungen kleiner. Dieses Verhalten des Materials vom natürlichen Standort läßt sich durch Halten des Thallus in Leitungswasser steigern: schon nach wenigen Tagen sieht man die Zahl der absterbenden Appressorien und der sich frei teilenden Algenzellen sich vergrößern. Derartige Erscheinungen zeigen aufs neue, daß das Symbiosegleichgewicht nur ein bestimmter Zustand des Parasitierens des Pilzes auf der Alge ist; diese benutzt jede „Gelegenheit“, um sich vom Parasiten zu befreien; nur die freie Algenzelle ist fähig, geformte Assimilate zu speichern.

Thyrea pulvinata.

Die nicht häufige Art fand ich in guter Entwicklung, wenn auch steril, auf den trockenen Devonkalkfelsen der Peggauer Wand (Steiermark) in ca. 400 m Höhe (neuer Standort!). Der Thallus ist im Gegensatz zu *Synalissa* nicht strauchförmig, sondern blattartig entwickelt (Abb. 6a). Im Innern zeigt er im wesentlichen die gleiche Differenzierung in eine wachsende Randzone mit dicht gelagerten, verhältnismäßig kleinen Algenzellen und in ältere Teile mit lockerer liegenden, größeren Algenzellen. Die Gallerthüllen der oberflächlich liegenden Algenzellen sind gelbbraun gefärbt. Die Blaualge läßt sich mit einer an Kalkfelsen häufigen Art identifizieren, die wahrscheinlich als *Gloeocapsa muralis* zu bezeichnen ist¹⁾.

Wie bei *Synalissa* stehen sämtliche Algenzellen in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Pilz. An Stelle von Appressorien sind jedoch in die Algenzellen eingesenkte, fingerförmige Haustorien vorhanden (Abb. 4).

¹⁾ Die Namengebung bereitet Schwierigkeiten, da die Systematik der *Gloeocapsa*-Arten mit braunen Hüllen nicht geklärt und die vorhandenen Diagnosen mangelhaft sind; vielleicht wäre die Art besser als *Gloeocapsa aurata* oder *nigra* zu bezeichnen.

In den peripher liegenden Algenzellen sind die Haustorien verhältnismäßig kurz, in den vergrößerten, tiefer liegenden Algenzellen werden sie dagegen sehr lang und durchsetzen die Zellen fast in ihrer ganzen Breite (Abb. 4). Diese Haustorien verzweigen sich gleichzeitig mit der Teilung der Algenzelle, wobei die Teilungsrichtung der Algenzelle in der Längsrichtung des Haustoriums liegt. Die Verzweigung des Haustoriums erfolgt in Übereinstimmung mit den in drei senkrecht aufeinander stehenden Ebenen erfolgenden Wechsel der Teilungsrichtung der Algenzelle rechtwinkelig; es entstehen so charakteristische, paketförmige Vierer- und Achtergruppen von Zellen.

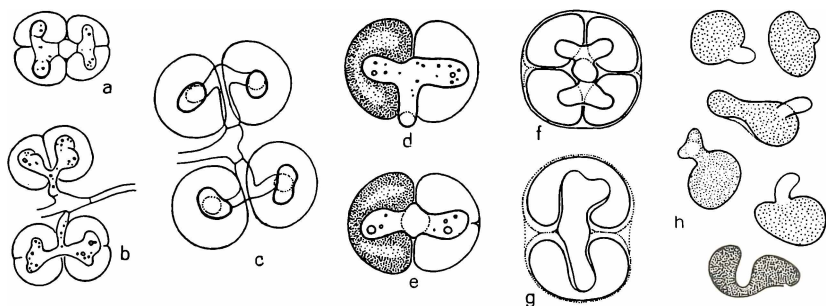


Abb. 4. *Thyrea pulvinata*. Einzelbilder aus dem Thallus. a Algenzellgruppe mit Haustorien aus einem jungen Thallusabschnitt (Traghyphie im Querschnitt), b aus einem älteren Abschnitt; c 8zellige Gruppe (vier Zellen in Deckung; die Haustorien der vier oben liegenden Zellen sind kräftig ausgezogen, der optische Querschnitt des Verbindungsstückes zu den in Deckung liegenden Zellen ist punktiert dargestellt); d, e eben entstandene Tochterzellen und beginnende Teilung; f junge Vierergruppe; g Lösungsstadien des Algenprotoplasten in Chromsäure: die Eigenmembran wird in dem zwischen Algenprotoplast und Haustorium entstandenen Zwischenraum sichtbar; h fünf ausgepreßte lebende Algenzellen mit Ausstülpungen (eine Ausstülpung rechts oben ist, wie der übrige Zellinhalt, blaugrün gefärbt, eine vakuolisiert, die anderen sind farblos) und eine ausgepreßte abgestorbene Algenzelle (im Bild unten). — a, b im gleichen Maßstab wie Abb. 3, die anderen Figuren stärker vergrößert; außer g alle nach dem Leben.

Im Unterschied zu *Lempholemma* (II. Mitteilung), wo nur einzelne Algenzellen von Haustorien befallen werden, diese aber zugrunde gehen, sind im *Thyrea*-Thallus alle Algenzellen von je einem Haustorium befallen, bleiben aber am Leben und teilungsfähig. Die Haustorien üben also keine andere Wirkung aus als die Appressorien von *Synalissa*. Wie sich schon nach diesem Verhalten erwarten läßt, stecken die Haustorien nicht unmittelbar im Protoplasten der *Gloeocapsa*-Zellen, sondern sind von ihm durch seine

dünne Eigenmembran getrennt. Die Eigenmembran ist an dieser Stelle stark eingestülpt, der Protoplast wird entsprechend stark eingengt (Abb. 4 a—f). Der Nachweis der Eigenmembran der *Thyrea*-Alge gelingt infolge ihrer beträchtlichen Größe verhältnismäßig leicht nach Einlegen von Handschnitten in 33proz. Chromsäure (Abb. 4 g). Allerdings wird sie nur in bestimmten Lösungsstadien deutlich, die sich in verschiedener Tiefe der Schnitte auffinden lassen. Bereits die unmittelbare Betrachtung scheint zu zeigen, daß die Eigenmembran an der dem Haustorium anliegenden Stelle dünner als an der freien Oberfläche ist.

Das Vorhandensein der Eigenmembran und ihre Beschaffenheit läßt sich bei *Thyrea* noch auf eine andere sehr eigentümliche Weise erkennen. Drückt man die Algenzellen aus Handschnitten durch den Thallus aus, wobei sie sich von den Haustorien ablösen, so zeigen die unverletzt gebliebenen Zellen eine Ausstülpung, die genau dem Raum entspricht, den das Haustorium in der Zelle einnahm (Abb. 4 h). Diese Vorstülpungen sind farblos, wenn sie lang sind, d. h. die Algenzelle sich lange nicht geteilt hatte und das Haustorium herangewachsen war, oder blaugrün, wenn es sich um junge Tochterzellen mit eben erst einwachsenden Haustorien handelt. Im ersten Fall war wohl das Haustorium bereits ins Centroplasma eingedrungen, im zweiten Fall hat es das Chromatoplasma vor sich hergeschoben¹⁾.

Die sichere Entscheidung an Zellen in situ, ob das Haustorium an den späteren Stadien des Befalls das Chromatoplasma wirklich „durchbricht“, d. h. ob die vom Haustorium eingestülpte Eigenmembran es „zerreißt“, oder, was wahrscheinlicher ist, es bloß zu einer dünnen Schicht ausdehnt, ist infolge der komplizierten optischen Verhältnisse innerhalb der Zellgruppen kaum möglich. Sicher ist jedenfalls, daß der ausgestülpte Raum von Protoplasma erfüllt ist und eine von einer sehr zarten Haut umgebene Aussackung des Protoplasten darstellt, also nicht etwa ein Gallertpfropf oder ein sonstiges Membrangebilde ist. Die protoplasmatische Beschaffenheit ergibt sich, abgesehen vom unmittelbaren Eindruck im Leben, aus dem Aussehen nach Färbung mit Methylenblau, Karminessigsäure oder Jodjodkali. Daß die ganze ausgedrückte Zelle

¹⁾ Der Blaualgenprotoplast besitzt eine periphere hohlkugelige Schicht, welche die Assimilationsfarbstoffe führt (Chromatoplasma) und einen zentralen Teil, das Centroplasma, der ungefärbt (oder vielleicht manchmal schwächer gefärbt) ist und unter anderem den Chromidialapparat enthält.

lebt und von einer Eigenmembran umgeben ist, folgt aus der Tatsache der Umstülpbarkeit des vom Haustorium eingenommenen Raumes, die in dieser Form nur durch Wirkung des Turgordrucks in einer behüteten Zelle möglich ist. Außerdem wird die Membran manchmal dadurch erkennbar, daß sie sich stellenweise spontan abhebt (Abb. 4 h). Daß die Membran an der Berührungsstelle mit dem Haustorium anders beschaffen, d. h. dünner und elastischer als in den anderen Teilen ist, ergibt sich daraus, daß nur hier die Zelle dem Turgordruck nachgibt, während die sonstige Zellform erhalten bleibt; es erfolgt also nicht etwa Abkuglung der gesamten Zelle. Besonders auffallend wird das Beibehalten der Zellform an Zellen, die von dem Pilz im Thallus deformiert wurden (Abb. 4 h). Schließlich beweist das Vorhandensein einer Eigenmembran die Tatsache, daß sich ausgedrückte Zellen durch Druck zum Platzen bringen lassen, wobei das Protoplasma desorganisiert wird und manchmal die zarten Membranreste unmittelbar erkennbar werden¹⁾.

Abgestorbene Algenzellen, die sich an der glasigen Beschaffenheit des Protoplasten leicht erkennen lassen und die einzeln in jedem Thallus vorkommen, zeigen nach dem Ausdrücken aus der Gallerte keine Umstülpung, sondern behalten den Hohlraum, den das Haustorium einnahm, bei (Abb. 4 h unten).

Die eigenartige Erscheinung der Umstülpbarkeit des vom Haustorium „verdrängten“ Protoplasmas der Algenzelle hängt wohl wesentlich mit der besonderen Beschaffenheit des Blaualgenprotoplasten zusammen. Obwohl auf diesem Gebiet noch keine modernen protoplasmamechanischen Untersuchungen durchgeführt wurden, steht doch fest, daß sich das Blaualgenprotoplasma durch seine festgelige Beschaffenheit und durch das Fehlen von Zellsaftvakuolen auszeichnet. Ein Abheben des Protoplasten von der Eigenmembran durch Plasmolytica ist daher in gewohnter Weise nicht erzielbar.

Durch diese Befunde werden auch einige frühere Beobachtungen in ein neues Licht gerückt. Bei *Lempholemma* (II. Mitteilung) kommen verschiedene Arten von „Befreiungsversuchen“ der Alge vor. Einer dieser besteht in der Bildung einer Ausstülpung der Algenzelle an der Berührungsstelle mit dem Haustorium (l. c. Fig. 8). Es ist nun-

¹⁾ Dies alles zu sehen erfordert allerdings einige Geduld, da sich überhaupt nur wenige Algenzellen ungeschädigt aus ihrer Gallerte und aus dem Thallus ausdrücken lassen (es sind wohl die der Schnittfläche zunächst liegenden) und da von diesen nur wenige sich in der gewünschten Weise zerdrücken lassen. — Vgl. auch die Schilderung von *Peccania* und *Psorotichia*!

mehr wohl anzunehmen, daß es sich hierbei nicht primär um Wachstumsvorgänge handelt, wie ich meinte, sondern um eine durch den Turgordruck hervorgerufene Umstülpung zu einem Zeitpunkt, wo das Haustorium die Algenzelle noch nicht geschädigt hatte, d. h. die Eigenmembran noch intakt war; Wachstumsvorgänge setzen erst später in der befreiten Algenzelle ein.

Durch den Nachweis der Eigenmembran, die zwischen dem Algenprotoplasten und dem Haustorium liegt, läßt sich eine andere bisher isolierte Tatsache allgemeineren Gesichtspunkten eingliedern. In der IV. Mitteilung wurde gezeigt, daß die *Cystococcus*-Zellen (Chlorophyceae) von zwei *Lecidea*-Arten sämtlich von Haustorien befallen werden, jedoch keine Schädigung erfahren, sondern teilungsfähig bleiben (was nach FRY auch bei *Lecania candidans* der Fall ist). Dies kommt daher, daß das Haustorium nicht in den Algenprotoplasten selbst eindringt, sondern daß dieser auf der Oberfläche des Haustoriums Membransubstanz ausscheidet, die sich in den älteren Stadien mittels Zellulosereaktionen leicht nachweisen läßt. Die Erscheinung, daß das Haustorium nicht eigentlich im lebenden Teil der Zelle steckt, sondern nur eine extreme Einstülpung deren Oberfläche bildet, findet sich also mit gleicher Wirkung, aber durch die verschiedene Organisation der Grünalgen und Blaualgen variiert, in beiden Fällen. Es läßt sich voraussagen, daß sich alle Flechten mit obligaten, permanenten Haustorien gleich verhalten werden¹⁾.

„Befreiungsversuche“ der Alge, wie sie für *Synalissa* geschildert wurden, konnten in meinem Material vom natürlichen Standort nicht beobachtet werden. Doch ist die Möglichkeit dazu vorhanden, da schon bei primitiver „Kultur“ in Leitungswasser das Gleichgewicht zugunsten der Alge verschoben wird, so daß nach wenigen Tagen haustorienfreie Algenzellen beobachtet werden können. Diese Zellen bilden im Gegensatz zu den mit dem Pilz verbundenen Zellen Cyanophycinkörner, zeigen also das gleiche Verhalten wie die Algenzellen von *Synalissa*.

¹⁾ Dies gilt jedenfalls auch für *Epigloea*, die JAAG näher untersuchte. Diese primitive Flechte mit *Coccomyxa* (Chlorophyceae) als Gonidialalge tritt in der Umgebung von Lunz nicht selten auf (über Moosen im Seebachtal, auf dem Schindeldach der Bootshütte), so daß ich Gelegenheit hatte, die Angaben JAAGS über den Zusammenhang von Pilz und Alge mittels Haustorien zu bestätigen. Es läßt sich infolge der sehr geringen Größe nicht entscheiden, ob die Haustorien unmittelbar dem Protoplasten anliegen oder ob die sehr dünne Algenmembran an dieser Stelle eingesenkt ist und so das Haustorium umhüllt. JAAG möchte dies (nach mündlicher Mitteilung) annehmen.

Peccania coralloides.

Der Thallus gleicht äußerlich dem von *Synalissa*, ist also strauchförmig-koralloid doch sind die Äste gestauchter und reichlicher, wodurch ein stark höckeriges Aussehen zustande kommt (Abb. 6 b—d). Die untersuchten Pflanzen stammten von den Kalkfelsen der Seemauer nördlich vom Lunzer Untersee (Nied.-Österr.), wo sie an einer wenige Quadratmeter großen, von überhängenden Felsen geschützten Stelle eine Massenansammlung bilden; trotz jahrelanger Beobachtung konnten nur sterile Exemplare gefunden werden.

Handschnitte durch den Thallus zeigen wieder die schon geschilderten Unterschiede in der Ausbildung junger und alter Teile. Unmittelbar auffallend ist die sehr beträchtliche Größe der Algenzellen. Die Alge läßt sich sicher mit der freilebenden *Gloeocapsa rupestris* identifizieren (die Art kommt im Lunzer Gebiet auch an anderen ähnlichen Standorten vor, z. B. am Eingang der Mausrodelhöhle). Die Protoplasten werden bis $11\ \mu$ im Durchmesser groß; im Flechtenthallus werden sie noch viel größer (Abb. 5). Die Gallert-hüllen sind dick und mehrfach geschichtet; in den belichteten Teilen werden sie gelb bis braun.

Die in den peripheren Thallusteilen wachsenden Algenzellen gleichen im wesentlichen den freilebenden Exemplaren (Abb. 5 a, b). In den älteren Thallusteilen tritt unter dem Einfluß des Pilzes eine starke Vergrößerung und meist auch Deformierung ein (Abb. 5 j—m). Die alten vergrößerten Zellen teilen sich in der Regel nicht mehr, sind aber trotz ihrem absonderlichen Aussehen teilungsfähig, wie sich zeigt, wenn einzelne Haustorien absterben (Abb. 5 i).

Der Zusammenhang von Pilz und Alge wird durch Haustorien hergestellt, die wie bei *Thyrea* fingerförmig sind, jedoch nicht soweit wie bei dieser in der Zelle eindringen. In den jüngsten Thallusabschnitten entsteht der Eindruck, daß der Pilz der sich lebhaft teilenden Algen nicht „nachkommt“; hier besitzt nicht jede Algenzelle ein Haustorium, sondern meist nur die eine von zwei eben entstandenen Tochterzellen. Die Haustorien sind in diesen Teilen auch klein und nur wenig in die Algenzelle versenkt; manchmal liegen sie auch nur oberflächlich an (Abb. 5 a, b). In den alten Thallusabschnitten enthält dagegen normalerweise jede *Gloeocapsa*-Zelle ein ziemlich großes Haustorium. Im Unterschied zu den bisher besprochenen Arten herrscht kein völliger Synchronismus zwischen Teilung der Algenzelle und Verzweigung der Hyphenenden; auch besteht keine fixe Lagebeziehung zwischen der Teilungsebene der Algenzelle und der Längsachse des

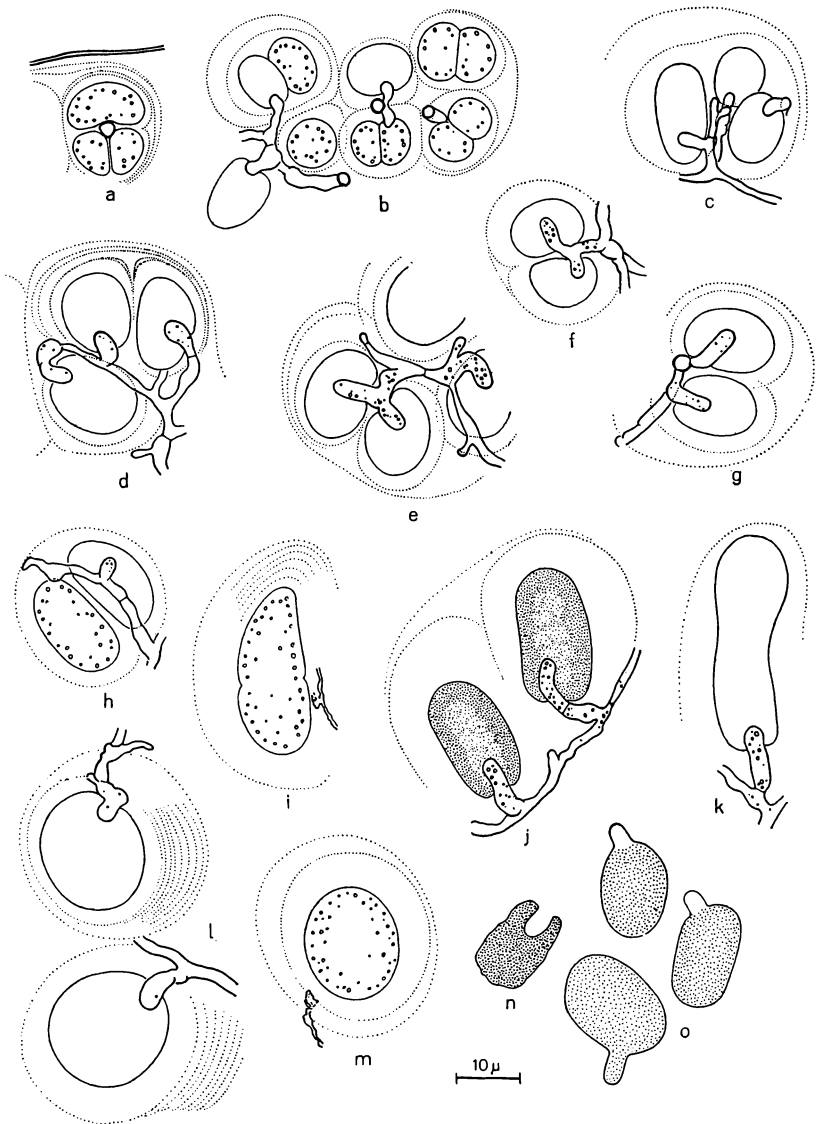


Abb. 5. *Peccania coralloides*. a Zellgruppe aus einem jungen Thallusabschnitt: eine Hyphe im optischen Schnitt zwischen den Algenzellen, in deren Gallerthüllen keine Haustorien; b etwas älterer Abschnitt aus der Thallusperipherie; Algenzellen mit Cyanophycinkörnern und ohne Haustorien oder ohne Cyanophycinkörner und mit jungen Haustorien; c—g Zellgruppen aus noch älteren Thallusabschnitten, Haustorien in verschiedenen Bildungsstadien; h zwei Algentochterzellen, die im Bild rechte enthält das Haustorium der Mutterzelle (optisch verkürzt), an der linken bildet sich eben ein neues Haustorium (linke Zelle mit, rechte ohne Cyanophycin-
(Fortsetzung nebenstehend unten.)

Haustorium. Oft erhält nur die eine Tochterzelle das Haustorium der Mutterzelle, während die andere zunächst ohne Haustorium bleibt; späterhin dringt dann das Ende eines Seitenastes anderer Ordnung von neuem in die Algenzelle ein; eine solche Situation zeigt z. B. Abb. 5 h. Obwohl ein im einzelnen geregeltes Zusammenspiel des Pilz- und Algenwachstums hier nicht vorhanden ist, entsteht doch im großen ganzen das Symbiosegleichgewicht dadurch, daß der Pilz die vorübergehend befreiten Algenzellen wieder einholt und in sie Haustorien entsendet.

Der Zusammenhalt von Pilz und Alge ist im einzelnen der gleiche wie bei *Thyrea*. Das Haustorium durchbricht zwar die Gallert-hüllen, nicht aber die Eigenmembran, die stark eingestülpt wird. Aus dem Thallus ausgedrückte Algenzellen zeigen ebenfalls die charakteristischen Ausstülpungen, die in der Größe und Lage genau den früher von den Haustorien eingenommenen Räumen entsprechen (Abb. 5 o). Abgestorbene Zellen behalten die vom Haustorium hervorgerufene Eindellung bei (Abb. 5 n). Infolge der bedeutenden Zellgröße läßt sich manchmal unmittelbar erkennen, daß die Eigenmembran an der Berührungsstelle mit dem Haustorium dünner als in den übrigen Teilen ist; besonders deutlich wird dies in alten Zellen, deren Protoplasma sich verflüssigt und dadurch schwächer lichtbrechend als die Membran wird.

Peccania zeigt besonders deutlich die Hemmung der Assimilat-speicherung durch den Pilz. In den jüngsten Thallusabschnitten, wo die Algenzellen eine verhältnismäßig große Selbständigkeit besitzen und keine oder eben eindringende Haustorien ausgebildet sind, enthalten die Algenzellen mehr oder weniger reichlich Cyanophycinkörner (Abb. 5 b). In alten Algenzellen, deren Haustorien abgestorben sind, entstehen von neuem Cyanophycinkörner (Abb. 5 i). In eben gebildeten Tochterzellen, von welchen nur die eine das Haustorium mitbekommen hat, fehlen dieser die Cyanophycinkörner, während die andere solche bildet (Abb. 5 h). Alle anderen Algenzellen, also die Mehrzahl der vorhandenen, die funktionierende Haustorien enthalten, bilden keine Cyanophycinkörner.

körner); i Algenzelle aus dem Thallusinnern, das Haustorium abgestorben, die Algenzelle teilt sich und hat Cyanophycinkörner gebildet; j—m stark vergrößerte Algenzellen aus den ältesten Teilen des Thallusinnern: in j ist das Chromato- und Centroplasma dargestellt; bei m ist das Haustorium abgestorben, die Algenzelle hat Cyanophycinkörner gebildet (die vielfache Schichtung der oft exzentrisch gebauten Gallert-hüllen ist nur angedeutet); n ausgedrückte tote Algenzelle, o drei ausgedrückte lebende Algenzellen mit Ausstülpungen. — Nach dem Leben.

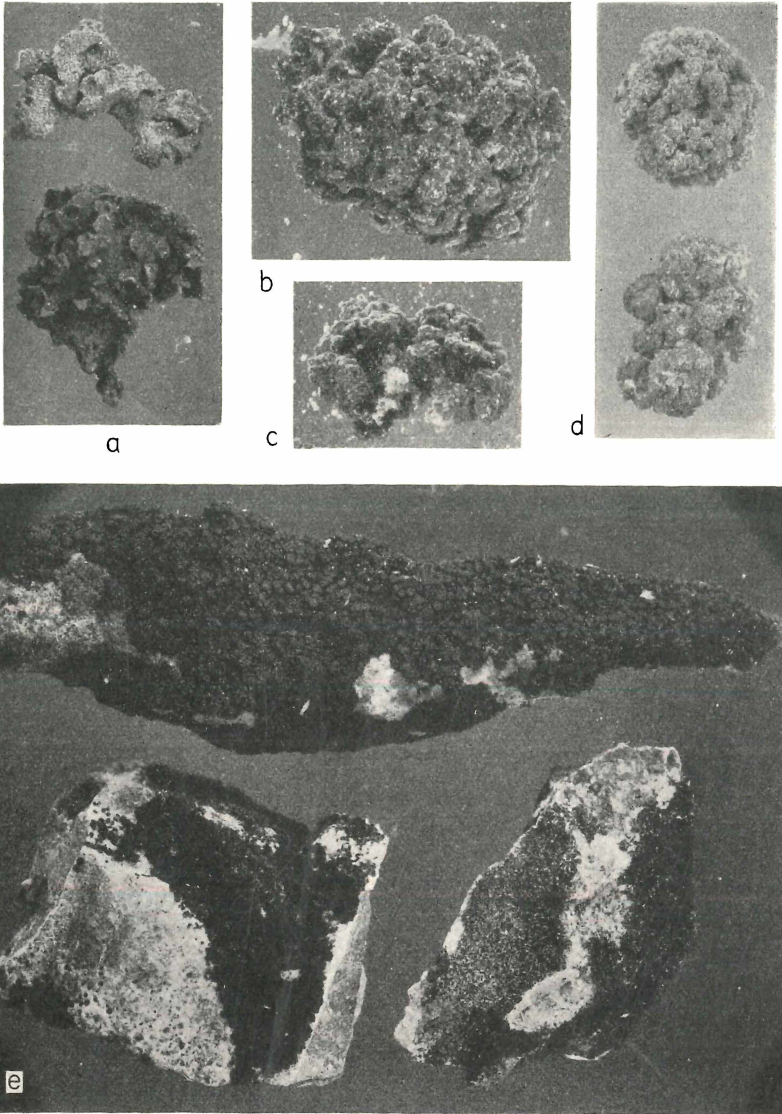


Abb. 6. Thalli von: a *Thyrea pulvinata*, b—d *Peccania coralloides* (b, c unter Wasser, d in Luft, aber in gequollenem Zustand aufgenommen), e *Psorotichia Schaereri* (auf losgebrochenen Stücken von Gutensteiner Kalk, das im Bild oberste Exemplar reichlich fruchtend). — Photo nach dem Leben, ca. 2 $\frac{1}{2}$ fach; alle in der Draufsicht.

Psorotichia Schaereri.

Der Thallus ist krustenförmig und je nach der Feuchtigkeit mehr oder weniger rissig-gefeldert (Abb. 6 e). Der mikroskopische Aufbau ist dicht pseudoparenchymatisch, die Algenzellen sind im Unterschied zu den früher besprochenen Formen untereinander und mit den Pilzhyphen dicht zusammengepreßt, wobei sich, besonders in den peripheren Teilen, die Hyphen zwischen die Algenpakete in einer meist optisch kaum auflösbaren Weise einschieben (Abb. 7). Die Flechte ist in der Umgebung von Lunz auf Kalksteinen weit verbreitet ¹⁾.

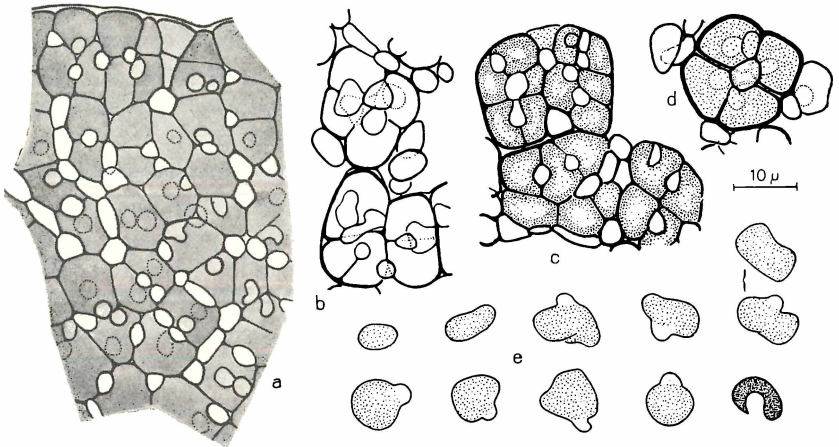


Abb. 7. *Psorotichia Schaereri*. a Vertikalschnitt durch den Rand eines Thallus, die Haustorien sind teils im Flächenbild, teils im optischen Querschnitt sichtbar, die tiefer liegenden sind punktiert dargestellt (die Algenmembranen sind vereinfacht wiedergegeben); b—d Einzelbilder aus dem Thallusinnern; e ausgepreßte lebende Algenzellen und — rechts unten — eine abgestorbene Algenzelle (rechts oben eine Zelle in zwei Ansichten). — Nach dem Leben.

Die Alge bildet in den peripheren Thallusteilen braune Hüllen, die meist sehr eng, also nicht blasig aufgetrieben sind. Es handelt sich um die gleiche *Gloeocapsa*-Art, die in *Thyrea* auftritt. Gruppen befreiter Zellen, die am Thallusrand manchmal vorhanden sind, gleichen im Aussehen völlig der freilebenden, wahrscheinlich als *Gloeocapsa muralis* zu bezeichnenden Art (vgl. die Anm. auf S. 168). Die freien Algenzellen bilden wieder Cyanophycinkörner, während diese in den im Thallus eingeschlossenen Zellen immer fehlen.

¹⁾ Es scheint, daß sie infolge ihres äußerlich ähnlichen Aussehens manchmal mit *Poroscyphus areolatus* verwechselt wird.

Infolge des dichten Zusammenschlusses von Hyphen und Algenzellen sind diese meist sehr stark deformiert (Abb. 7). Die Verbindung von Pilz und Alge wird durch Hyphenenden hergestellt, die zunächst der Algenzelle anliegen, sich dann in sie einpressen und schließlich etwas verlängert als Haustorien in ihr drinnen stecken. Unbeschädigte, ausgedrückte Algenzellen zeigen die für *Thyrea* und *Peccania* geschilderte fingerlingartige Umstülpung (Abb. 7 e). Das Erhaltenbleiben der Zellform in den übrigen Teilen wird durch die monströsen Gestalten besonders sinnfällig.

Zusammenfassung.

Bei den fünf untersuchten Pyrenopsidaceen lassen sich die Gonidialalgen mit freilebenden Arten identifizieren: in *Synalissa violacea* lebt *Gloeocapsa alpina*, in *Synalissa ramulosa* *Gl. sanguinea*, in *Thyrea pulvinata* und *Psorotichia Schaereri* *Gl. „muralis“*, in *Peccania coraloides* *Gl. rupestris*.

Bei allen untersuchten Arten steht der Pilz mit der Alge durch Appressorien oder Haustorien in unmittelbarer Verbindung; eine Algenzelle wird immer von einem einzigen Appressorium oder Haustorium berührt. Die Teilung der Algenzelle und des Appressoriums bzw. Haustoriums verläuft im allgemeinen streng synchron; nur bei *Peccania* wird die Gleichzeitigkeit nicht genau eingehalten. Die vom Pilz befallenen Algenzellen bleiben lebend und teilungsfähig. Ausnahmsweise können sich jedoch einzelne Algenzellen infolge gesteigerter Teilungsfrequenz oder infolge Absterbens des Appressoriums oder Haustoriums vom Pilz befreien. Im Gegensatz zu den mit dem Pilz in unmittelbarer Verbindung stehenden Algenzellen, die niemals geformte Assimilate speichern, enthalten die freien Algenzellen Cyanophycinkörner (= Ectoplasten). Das Unterbleiben der Assimilatspeicherung beruht auf der Abgabe der Assimilate an den Pilz, nicht aber auf einer durch den Pilz hervorgerufenen gesteigerten Teilungsfrequenz der Alge.

In den älteren Thallusabschnitten vergrößern sich die Algenzellen unter dem Einfluß des Pilzes weit über das für die Art bezeichnende Maß; die Teilungen werden dabei eingestellt, doch bleiben die Algenzellen teilungsfähig, wie das Verhalten spontan „befreiter“ oder in Kultur freigewordener Algenzellen zeigt.

Das Symbiosegleichgewicht ist am natürlichen Standort im großen ganzen stabil; an einzelnen Stellen kann allerdings die Alge im Wachstum dem Pilz vorausziehen, wird jedoch meist von nachwachsenden Pilzhypen wieder erreicht. Durch Halten der Thalli

in Leitungswasser wird das Gleichgewicht gestört, da der Pilz im Wachstum gehemmt wird und die Alge allein weiterzuwachsen beginnt.

Die Appressorien und Haustorien liegen dem Blaualgenprotoplasten nicht unmittelbar an. Sie durchbrechen zwar die gallertigen äußeren Membranhüllen, nicht aber die sehr dünne innerste Schicht, die Eigenmembran. Diese wird vielmehr eingestülpt und ist an dieser Stelle besonders dünn und elastisch ausgebildet. Daß auch die auffallenden, scheinbar unmittelbar im Protoplasten der Wirtszelle steckenden Haustorien von einer Membran der Algenzelle umgeben sind, folgt eindeutig daraus, daß sich der Protoplast ausgedrückter, vom Haustorium abgelöster, aber unbeschädigt gebliebener Algenzellen infolge des Turgordrucks spiegelbildlich zu dem früher vom Haustorium eingenommenen Raum fingerlingartig umstülpt. Die übrigen Teile der Zelloberfläche behalten ihre Form bei. Die durch Haustorien oder auch — besonders bei *Psorotichia* — durch enge Berührung mit Hyphen hervorgerufenen, oft starken Deformationen der Blaualgenzellen beeinträchtigen deren Lebens-tätigkeit in keiner Weise.

Botanisches Institut der Universität Wien, im September 1936.

Literaturverzeichnis.

- BORNET, E. (1873): Recherches sur les gonidies des lichens. Ann. sc. nat. Bot. sér. 5, T. 17.
- FORSSELL, K. B. J. (1887): Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Gloeolichenen. Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsala Vol. 13 Ser. 3.
- FRY, E. JENNIE (1928): The penetration of Lichen gonidia by the Fungal Constituent. Ann. of Bot. Vol. 42.
- GETTLER, L. (1933): Beiträge zur Flechtensymbiose. I—III. Arch. f. Protistenk. Bd. 80.
- (1934): Beiträge zur Flechtensymbiose. IV, V. Ibid. Bd. 82.
- GOMONT, M. (1888): Recherches sur les enveloppes cellulaires des Nostocacées. Bull. Soc. Bot. France T. 35.
- JAAG, O. u. E. THOMAS (1934): Neue Untersuchungen über die Flechte *Epigloea bactrospora*. Ber. Schweiz. Bot. Ges. Bd. 43.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Protistenkunde](#)

Jahr/Year: 1936

Band/Volume: [88_1936](#)

Autor(en)/Author(s): Geitler Lothar G.

Artikel/Article: [VI. Die Verbindung von Pilz und Alge bei den Pyrenopsidaceen Synalissa, Thyrea, Peccania und Psorotichia. 161-179](#)