

Linzer biol. Beitr.	19/2	467-481	16.11.1987
---------------------	------	---------	------------

**BEMERKUNGEN ÜBER EINIGE PYRENOKARPE FLECHTEN  
UND IHRE VERWANDTSCHAFTLICHEN BEZIEHUNGEN IM PILZSYSTEM**

H. RIEDL, Wien

Im Zuge der Bearbeitung der aquatischen Flechten Mitteleuropas für A. PASCHER's "Süßwasserflora" stieß der Autor auf einige Angaben, die näherer Überprüfung wert scheinen. Da sich die Ergebnisse weder ausschließlich auf aquatische Arten beziehen noch in ihren systematischen Konsequenzen in den Rahmen eines Florenwerkes passen, seien sie hier gesondert mitgeteilt. Sie betreffen einerseits das Verhältnis der *Verrucariales* zu anderen Ordnungen pyrenokarper Flechten, wobei die Wertung des Ordnungsbegriffes in der Lichenologie und in der Mykologie einer vergleichenden Prüfung zu unterziehen ist, andererseits die möglichen Beziehungen der Ordnung *Hypocreales* s.l. unter den Pilzen zu lichenisierten Formenkreisen.

**1.) *Hydronectria kriegeriana* KIRSCHST. (1925)**

*H. kriegeriana* KIRSCHST. ist der einzige im Süßwasser lebende Vertreter der Gattung *Hydronectria*. Eine zweite Art, *H. tethys* KOHLM. et KOHLM. (1965), ist nach der Originalbeschreibung nur bedingt hierherzustellen und kommt auf Holz im marinen Bereich vor. Die ursprüngliche Diagnose beruhte auf einer ganzen Reihe von Fehlinterpretationen, von denen vor allem die Deutung des vegetativen Lagers als Teil des Substrats, in das wurzelähnliche Hyphen von den Fruchtkörpern aus vordringen sollen, ins Gewicht fällt. Später wurde dieser Irrtum von MÜLLER und von ARX (1962) richtiggestellt, doch sind auch deren Angaben nicht fehlerfrei, wie sich bei der Überprüfung authentischen Materials zeigte. Es ist bisher nur ein einziger Fundort bekannt geworden, an dem KRIEGER die Art 1923 erstmals entdeckte und wo sie 1924 HILLMANN in größeren Mengen sammelte, nämlich untergetauchte Steine im Küstrinchener Bach bei Küst-

rinchen in der Mark Brandenburg (nahe der Grenze von Mecklenburg).

Schon das Vorkommen auf Steinen - es handelt sich um grobklastischen Granit - ist für einen Pilz als heterotrophen Organismus schwer verständlich und legt den Verdacht nahe, daß es sich um eine lichenisierte Sippe handelt. Dieser Verdacht verstärkt sich durch das Vorhandensein eines aus zahlreichen Höckerchen oder stark gewölbten Feldern bestehenden vegetativen Thallus, der aus senkrecht zum Substrat verlaufenden Hyphen aufgebaut ist, zwischen denen sich reichlich durchsichtige Bruchstücke von der Gesteinsoberfläche befinden. MÜLLER und von ARX bezeichnen die Hyphen als "stark mit Kalk inkrustiert", doch ist die Deutung nach der Zusammensetzung der Unterlage und der allgemeinen Kalkarmut des Gebiets sehr unwahrscheinlich. Auch sind die Hyphen größtenteils sehr dick, etwa  $10-12\mu$ , und die genannten Autoren scheinen die Hyphenwände mit den eigentlichen Hyphen verwechselt zu haben, wenn sie den Querdurchmesser mit  $1\mu$  angeben, falls nicht ein Druckfehler vorliegt. Dennoch behaupten sowohl KIRSCHSTEIN, der sich auf die Prüfung durch HILLMANN und ZAHLBRUCKNER beruft, wie MÜLLER und von ARX, daß keine Phykobionten festgestellt werden konnten und gelegentliche Algenzellen nur zufällig in den Thallus gelangt wären. Eine neuerliche Überprüfung ergab, daß konstant Algenzellen ein- und derselben Art in den verschiedensten Stellen des Lagers zu finden sind, daß sie jedoch sehr tief in den einzelnen Thallushöckerchen liegen, nämlich unmittelbar an der Grenze zum ungelockerten Stein. Es handelt sich um einen bleibend fädigen Vertreter der Gattung *Trentepohlia*, der kein intensiv orange gefärbtes Öl enthält, wie die meisten Phykobionten aus diesem Genus an trockeneren Standorten. Auch sind immer wieder Sporocysten vorhanden. Der Grund dafür, daß sie bisher übersehen wurden, liegt vermutlich darin, daß die Höcker im Schnitt eine konzentrische Schichtung erkennen lassen, die jener von *Tubercularia*-Sporodochien entspricht und sich aus einem periodischen Zuwachs erklärt.

An der Grenze zwischen zwei Wachstumszonen fallen sie sehr leicht auseinander, wenn die Präparation nicht sorgfältig genug durchgeführt wird. Meist erhält man dann die untersten Zonen überhaupt nicht, in denen sich die Algen befinden. An der Flechtennatur von *Hydronectria* kann aber nicht gezweifelt werden. Auch die Beschreibung der Fruchtkörperwand bei MÜLLER und von ARX ist nicht ganz zutreffend. Sie ist wohl zweischichtig mit großen, polyedrischen Zellen im äußeren Bereich und einer

inneren Schicht aus konzentrisch den zentralen Hohlraum auskleidenden Hyphen, doch sind diese letzteren keineswegs dünnwandig, sondern besitzen eine sehr dicke, stark quellende Wand, die nur ein ganz schmales Lumen freiläßt. Am besten ist dies in der Übergangszone zwischen äußerer und innerer Schicht zu erkennen, in der die Zellen zwar bereits stark gestreckt, aber immer noch breiter und angedeutet polyedrisch sind. Es zeigt sich nämlich, daß auch die Zellwanddicke von außen nach innen schichtweise zunimmt.

Schließlich ist noch zu erwähnen, daß die Paraphysen durch ähnliches stark quellbares Zellwandmaterial ausgezeichnet sind wie die Hyphen der inneren Wandschicht. Dadurch sind ihre Grenzen in Glycerin nur schwer erkennbar. Allein unterbrochene Plasmafäden zeigen ihre Lage an. Sie sind unverzweigt, gerade und am oberen Ende frei.

*Hydronectria* weist im Bau weitgehende Übereinstimmungen mit *Hypocrea*-Arten auf und ihre bisherige Einreihung ist daher vom Standpunkt des Mykologen zweifellos richtig. Da es sich aber, wie wir gezeigt haben, um eine Flechte handelt, erhebt sich die Frage, ob auch unter den lichenisierten Pilzen vergleichbare Vertreter zu finden sind. Sie müssen unter jenen pyrenokarpen Gattungen gesucht werden, deren Fruchtkörperwand fleischig bis wachsartig, nicht kohlig, und vermutlich relativ hell gefärbt ist. Es wurden unter diesem Aspekt vorerst Arten der Gattung *Belonia* KOERBER untersucht.

## 2.) *Belonia russula* KOERBER und *B. herculina* (REHM) KEISSLER

Die wenig beachtete Gattung *Belonia* KOERBER wurde zuletzt von KEISSLER (1938) und VEZDA (1959, 1974) eingehender behandelt. In diesen Publikationen fehlen vor allem anatomische Angaben über die Beschaffenheit der Fruchtkörperwand, während GAROVAGLIO (1867) die gesamte Fruchtkörperwand dem vegetativen Thallus zuordnet. Übereinstimmend wird behauptet, *B. russula* besitze Fruchtkörper, die zur Gänze in Lagerwarzen eingesenkt sind, während jene von *B. herculina* zumindestens im oberen Teil frei wären. Das ist mit geringen Einschränkungen richtig. Bei *B. herculina* ist der Grad der Bedeckung durch das Lager sehr unterschiedlich. Bald sind die Fruchtkörper fast zur Gänze frei, bald bis zur Mündung mit einer sehr dünnen, aus nur 1 - 2 Zellagen bestehenden Lagerschicht bedeckt. Bei *B. russula* sind die Lagerwarzen sehr mächtig entwickelt, das Eigengehäuse der Fruchtkörper ist schwer zu erkennen und eigentlich nur an und nahe der Basis deutlich. Dort besteht es aus verhältnismäßig

großzelligem dünnwandigem Pseudoparenchym, das nur aus geringfügig kleineren Zellen aufgebaut ist als das Lager, in dem übrigens Algen recht spärlich zu finden sind. Diese Reduktion der Fruchtkörperwand ist funktionell leicht verständlich, da eben das Lager ihre Aufgaben übernimmt. Im Gegensatz dazu sind die Fruchtkörper von *B. herculina* durch eine undeutlich zweischichtige Wand ausgezeichnet, die durchwegs aus hyalinen, kleinen, extrem dickwandigen Zellen aufgebaut ist. Diese Zellen werden nach innen zu schmaler, stärker gestreckt, während sie im überwiegenden Teil polyedrisch und annähernd isodiametrisch sind. Im unteren Teil sind häufig Substratelemente beigemischt (abgestorbene Zellen der Borke von *Fagus sylvatica*). Paraphysen, Asci und Sporen von beiden Arten stimmen aber in allen wesentlichen Merkmalen so weitgehend überein, daß an der generischen Zusammengehörigkeit nicht zu zweifeln ist. Um die spätere Diskussion zu erleichtern, sei gleich an dieser Stelle auf die Unterschiede zu *Hydronectria* hingewiesen: bei dieser sind die Fruchtkörper vom Geflecht der Lagerwarzen scharf abgesetzt, was besonders im eingetrockneten Zustand sehr auffällt, wenn sie schüsselartig eingefallen am Grunde von nadelstichähnlichen Vertiefungen im Lager sitzen. Die Lagerwarzen selbst zeigen gewisse Ähnlichkeiten im Aufbau, wenn sie auch bei *Belonia* nicht konzentrisch geschichtet und pseudoparenchymatisch, bei *Hydronectria* deutlich hyphig mit konzentrischer Schichtung sind. Die Fruchtkörperwand ist bei *Hydronectria* und *Belonia herculina* fast gleich gebaut, allerdings sind die äußersten Zellen bei *Hydronectria* dünnwandig und größer. Die Wand der Paraphysen, die im übrigen sehr ähnlich sind, verquillt bei *Hydronectria*, aber nicht oder kaum bei *Belonia*. Vor allem aber sind bei *Hydronectria* Paraphysen vorhanden, die bei *Belonia*-Arten fehlen. Am Rande sei erwähnt, daß einige zu *Gongylia* gestellte Flechten sicher zu *Belonia* gehören, da der Unterschied in der Zugehörigkeit der Algen sicher nicht ins Gewicht fällt.

### 3.) *Verrucaria lignicola* ZSCHACKE (1927)

Diese interessante, nur einmal von BOULY de LESDAIN bei Spa in Belgien auf Erlenwurzeln in einem Bach gesammelte Flechte wurde von ZSCHACKE (1927, 1934) so unzureichend beschrieben, daß hier eine vollständige Diagnose gegeben werden soll.

Im ausgetrockneten Zustand ist das Lager olivbräunlich, glatt, mit matter Oberfläche, in größerem Abstand von den Fruchtkörpern bis 30  $\mu$ , in deren Nähe oft mehr als 50  $\mu$  dick. Es ist durchwegs pseudoparenchymatisch

aufgebaut, wobei die Algenzellen in das Geflecht meist in den tieferen Schichten eingelagert sind. Nahe der Oberfläche oder nur unmittelbar an dieser sind die Zellwände durch einen bräunlichen Farbstoff gefärbt, sonst hyalin. Selbstverständlich ist eine Trennung von Algenschicht und Markschicht nicht möglich, wie sie ZSCHACKE beschreibt. Die Algen sind einzellig, relativ klein, kugelig. Die Fruchtkörper sind in das Lager eingesenkt, das sich an ihren Seitenwänden mehr oder minder weit aufwölbt und sie dadurch zum größten Teil bedeckt. Sie sind etwas niedergedrückt, von außen gesehen  $\pm$  halbkugelig und messen etwa  $150 \mu$  im transversalen Durchmesser. Ihre Wand besteht deutlich aus zwei Schichten, deren äußere halbiert, rotbraun gefärbt und aus einem Pseudoparenchym von mäßig grossen, prismatischen, manchmal tangential etwas gestreckten oder fast isodiametrischen Zellen aufgebaut ist und allmählich seitlich in das Lager übergeht, aber kaum völlig die Basis erreicht. Die innere, mächtigere Schicht ist im Längsschnitt elliptisch und besteht aus mehreren Lagen relativ dünner, konzentrisch um die zentrale Höhlung verlaufender Hyphen mit ziemlich dicken Zellwänden, die nur ein sehr schmales Lumen freilassen. Aus dieser Schicht entspringen nun basal und etwas seitlich Asci und Paraphysen. Es sind an den Exemplaren der Typuskollektion im Wiener Herbarium nur wenige Asci normal entwickelt, die Sporen überwiegend kollabiert. Dennoch läßt sich erkennen, daß die Asci aufgeblasen keulige Gestalt und eine ringsum fast gleichmäßig dünne Wand besitzen, seltener ist die Wand apikal unwesentlich verdickt. Sie neigen etwas gegen den Mittelpunkt des Fruchtkörpers. Die ziemlich großen, nach ZSCHACKE  $15-19 \mu$  langen,  $7 - 9 \mu$  breiten, länglich ellipsoidischen, beiderseits breit abgerundeten Sporen liegen darin zweireihig und sind sehr zartwandig. Um die Asci sind noch deutlich einzelne Paraphysen erkennbar, obwohl ihre Wände stellenweise zu verschleimen beginnen. Daß es sich sicher um echte Paraphysen und nicht um Paraphysoiden handelt, geht daraus hervor, daß sie apikal frei sind. Der sehr enge Mündungskanal, der in einem nicht weiter vortretenden scheidelständigen Porus endet, soll von kurzen Periphysen gesäumt sein, doch konnte ich selbst sie nicht entdecken. Es ist bemerkenswert, daß bereits ZSCHACKE die Existenz von Paraphysen erwähnte, wenn er sich dabei auch sehr vorsichtig ausdrückt: "Hüllhaare durch Striche angedeutet". Ihr Vorhandensein widerspricht der Einreihung bei *Verrucaria*, doch ließe sich schwerlich eine Gattung finden, die eher dafür in Frage käme. Am ehesten könnte man noch an *Thrombium* denken, doch sind vor dem Bekanntwerden weiterer Einzelheiten, vor allem auch

besser entwickelter Sporen, keine weiterreichenden systematischen Konsequenzen zu ziehen.

Die Fruchtkörperwand ist bestenfalls um die Mündung schwach kohlig. Bei Flechten mit eingesenkten Fruchtkörpern ist die Bewertung dieses Merkmales sehr problematisch. Durch ihr Vorkommen auf Rinde von *Alnus*-Wurzeln nimmt die Art eine nach mehreren Richtungen hin vermittelnde Stellung ein, die viele Möglichkeiten des endgültigen Anschlusses offen läßt und die sich dementsprechend auch in Merkmalen wie den genannten widerspiegelt.

### Diskussion

Bei der Behandlung der besprochenen Flechten wurden folgende Merkmale und Merkmalskomplexe berücksichtigt:

- a) Vorhandensein und systematische Zugehörigkeit von Algen
- b) Aufbau des vegetativen Thallus
- c) Bau der Fruchtkörperwand
- d) Vorhandensein und Beschaffenheit von Paraphysen
- e) Vorhandensein von Periphysen

Auf die Merkmale der Asci wurde nicht näher eingegangen, da sie in allen Fällen dünnwandig, aufgeblasen keulig bis sackförmig, im Falle der nadelförmigen Sporen von *Belonia* zylindrisch waren, aber sich jedenfalls der Gestalt und der Lage der Sporen völlig anpaßten.

a) Phykobionten: bei allen besprochenen Flechten, auch bei der als nicht lichenisierter Pilz geltenden *Hydronectria kriegeriana*, sind im Thallus Algenzellen vorhanden, in allen Flechten außer *Verrucaria lignicola* von Vertretern der Gattung *Trentepohlia*. *Trentepohlia* ist bei den meisten pyrenokarpen Flechten außer *Verrucaria* und bei zahlreichen Gruppen gymnokarper Flechten, die nicht ohne weiters den *Lecanorales* zuzuordnen sind, obligater Algenpartner. Bemerkenswert ist, daß sowohl bei der aquatischen *Hydronectria kriegeriana* wie bei der terrestrischen, auf Stein lebenden *Belonia russula* die Fadenform größtenteils erhalten bleibt und daß sich in beiden Fällen Sporocysten fanden. Bei *Belonia herculina* sind zwar dickwandige Einzelzellen, häufig mit orangenrotem Öl, vorhanden, doch konnten keine Fäden beobachtet werden. Diese auf Borke vorkommende Art ist

ökologisch weiter von den beiden anderen verschieden als diese untereinander, und es mag sein, daß das unterschiedliche Verhalten der Alge damit zusammenhängt.

*Verrucaria lignicola* hat eine einzellige Grünalge zum Phykobionten, die aber an dem alten Herbarmaterial, das mir allein zur Verfügung steht, nicht mehr bestimmbar ist. Bisher wurden innerhalb der Gattung *Verrucaria* bereits mindestens 6 ganz verschiedene Phykobionten festgestellt (TSCHERMAK-WOESS 1976).

b) Aufbau des vegetativen Thallus: bei den beiden *Belonia*-Arten und *Verrucaria lignicola* ist der Thallus dem Substrat aufgewachsen und bildet ein geschlossenes Pseudoparenchym von unterschiedlicher Mächtigkeit, am mächtigsten bei *Belonia russula*, am schwächsten entwickelt bei *B. hercullina*. Es ist anzunehmen, daß dieses Parenchym aus Zellpalisaden aufgebaut ist, wie sie etwa für *Verrucaria maura* und verschiedene *Dermatocarpon*-Arten charakteristisch sind, doch ist durch Anastomosen, Verzweigung und nachträgliche longitudinale Teilung dieses Muster weitgehend verwischt. Demgegenüber entstehen die Thallusfelder von *Hydronectria kriegेरiana* offensichtlich zuerst im Substrat, das sie auflösen oder mechanisch sprengen, wie der starke Substratanteil im Lager erkennen läßt, der vermutlich nahezu die Hälfte des Volumens ausmacht. In diesem Fall sind die in der Mehrzahl dicken, kaum vakuolisierten, ziemlich zartwandigen Hyphen nur in größeren Abständen durch Quersepten unterteilt, an denen sie nicht eingeschnürt sind, und anastomosieren auffallend stark, legen sich aber nur selten unmittelbar aneinander. Sie sind stets senkrecht zur Substratoberfläche gerichtet. In vertikaler Richtung aufeinanderfolgende Wachstumszonen lassen periodische Wachstumsschübe erkennen, die in ähnlicher Weise bei keiner der anderen Arten festgestellt werden konnten. Die Algen sind auf die am tiefsten gelegene Zone beschränkt. Vermutlich kann der Thallus von *Hydronectria* als eine Auflösungsform des kompakteren epilithischen Lagers vom Typus der *Verrucaria*- und *Belonia*-Arten gedeutet werden.

c) Bau der Fruchtkörperwand: In einem einzigen Fall wurden kohlige Fruchtkörperwände beobachtet, sei es, weil umgebende Thallusteile sie überflüssig machen, sei es, weil die Flechtenpilze zu Gruppen zählen, in denen Melanisierung keine wesentliche Rolle spielt. Nur bei *Belonia russula* bestehen sie aus großzelligem Pseudoparenchym mit verhältnismäßig dünnen Zellwänden, bei allen anderen ist zumindest die innere Schicht der Wand aus konzentrisch verlaufenden Hyphen mit dicken Wänden und sehr engen Lu-

mina aufgebaut, oft haben aber auch die äußeren, polyedrischen Zellen sehr stark verdickte Wände. Das führt zu einer ledrigen Beschaffenheit in trockenem Zustand, die bei Befeuchten in wachsartige Konsistenz übergehen kann. Es fällt auf, daß gerade eine der *Belonia*-Arten aus dem Rahmen fällt, daß es also auf die verwandtschaftlichen Zusammenhänge weniger anzukommen scheint.

d) Paraphysen: bei allen untersuchten Arten waren freie, unverzweigte, echte oder Pseudoparaphysen entwickelt, die allerdings in einzelnen Fällen verquellende Zellwände besitzen, die sie bald nahezu unkenntlich machen. Nach den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von JANEX-FAVRE (1974) kommen echte Paraphysen etwa bei *Dermatocarpon*, (*Verrucaria* - *ceae* nach POELT und VEZDA, 1973), *Pyrenula* (*Pyrenulales*, Familie *Pyrenulaceae* nach den gleichen Autoren) und *Porina* (*Pyrenulales* Fam. *Clathroporinaceae* ebenso wie *Belonia*) vor. Bei *Verrucaria* hingegen sind nach JANEX - FAVRE entweder Paraphysoiden (von den Autoren als Pseudoparaphysoiden bezeichnet, aber vgl. LUTTRELL, 1965) oder zuletzt Paraphysen vorhanden. Das frühzeitige Verschleimen gilt meist als Charakteristikum von Paraphysoiden. Es besteht der Verdacht, daß es mehr eine Folge des Einbettens in bestimmte Flüssigkeiten, im gegenwärtigen Fall in Glycerin, bzw. Wasser ist und somit durch den chemischen Bau der Zellwände bedingt, als daß es funktionell für den Pilz größere Bedeutung hat, obwohl dies noch zu überprüfen wäre.

e) Periphysen: Periphysen fehlen sicher vollständig bei den *Belonia*-Arten, wahrscheinlich auch bei *Verrucaria lignicola*. Für die *Clathroporinaceae* gibt POELT 1973 (nach VEZDA) folgende unklare Beschreibung: "Periphyses lacking or weakly developed". In der älteren Literatur wurden sie kaum beachtet, sodaß Vergleiche oft auf Schwierigkeiten stoßen. Bei der Mehrzahl der von ihm zu den *Pyrenulales* gerechneten Familien teilt POELT (1973) diesbezüglich keine Angaben mit. *Hypocreales* s.l. sind ebenso wie *Verrucariales* stets durch den Besitz von Periphysen ausgezeichnet, doch können sie manchmal sehr kurz sein. Periphysen entsprechen wohl den lateralen Paraphysen einiger lichenisierter Discomyceten wie *Thelotrema* und *Pertusaria*. Eine Zwischenstellung mit kurzen Periphysen nimmt vermutlich *Thelopsis* ein, siehe Abbildung bei GAROVAGLIO (1867). In der Literatur werden für die von POELT (1973) zu den *Verrucariales* gestellten Flechten protococcoide Algenpartner angegeben, für die *Pyrenulales* überwiegend *Trentepohlia*, doch kommen auch Ausnahmen von dieser Regel vor.

Überhaupt ist *Trentepohlia* der dominierende Phykobiont bei systematisch etwas abseits stehende Flechten, und man könnte damit auch ihr Vorkommen in den Lagern von *Hydronectria* erklären. *Verrucaria lignicola* verhält sich in bezug auf die Alge wie eine typische *Verrucaria*, doch gilt das für andere, vermutlich wichtigere Merkmale keineswegs. Der Bau des vegetativen Thallus entspricht dem "thème incrustant" von CHADEFAUD (1968), und zwar der protothalloiden Ausprägung, für die CHADEFAUD als Beispiel die Rotalge *Hildenbrandia* nennt. Über mögliche Beziehungen zwischen Flechten der Gattung *Verrucaria* und *Hildenbrandia* hat der gegenwärtige Autor bereits früher berichtet (RIEDL 1979), ist damit aber, wie zu erwarten, auf weitverbreitete Skepsis gestoßen. Es liegen zahlreiche weitere Gründe für seine damalige Annahme vor, die aber erst nach eingehender Prüfung durch mehrere Fachkollegen und elektronenoptischen Untersuchungen publiziert werden sollen. Die ledrige bis wachsartige Fruchtkörperwand, in der Färbung durch "Melanin" fehlt, gilt unter den Pyrenomyceten als Eigenart der *Hypocreales* s.l., die wegen ihres unterschiedlichen Ascus- und Peritheciensbaues heute in mehrere Ordnungen zerlegt werden. Die Spanne reicht von einer Gruppe mit perithecioiden Apothecien und unitunikaten Ascii mit einem eigenartigen, vom Ringascus offensichtlich abgeleiteten Schlauchtypus, den *Clavicipitales* (DOGUET 1960) über Pilze mit unitunikatem, amyloidem Ringascus, den *Hyponectriales* und solchen mit unitunikatem, chitinoidem Ringascus, den eigentlichen *Nectriales* p.pt. zu solchen mit reduziertem Apikalapparat am unitunikaten Ascus, ebenfalls *Nectriales* p.pt. und schließlich zu einzelnen Gattungen mit bitunikatem Reusenascus wie *Letendrea* und *Ophionectria*, wobei zumindest bei *Letendrea pardouk* von PARGUEY-LEDUC (1959) gleichzeitig ascolokulärer Peritheciensbau im Gegensatz zum ascohymenialen der anderen genannten Gruppen festgestellt wurde. Selbst innerhalb der Gattung *Nectria* bestehen erhebliche Unterschiede, wobei eine schrittweise Rückbildung der apikalen Strukturen zu beobachten ist. Die Zusammenstellung aller dieser Daten findet sich bei STRIKMAN (1961) und STRIKMAN & CHADEFAUD (1961).

Ähnlich weite Schwankungen innerhalb von sonst scheinbar übereinstimmenden Verwandtschaftskreisen gibt es nur noch bei den lichenisierten Pilzen, die in der Ordnung der *Lecanorales* im Sinne von NANNFELDT (1932) zusammengefaßt werden. Man kann daraus auf den ursprünglichen Charakter der Gruppen schließen, bei dem noch Kombinationen von Merkmalen möglich waren, die später nur getrennt auftreten, weil sich die Entwicklungslinien zu weit voneinander entfernt haben (siehe auch CHADEFAUD, LETROUIT-

GALINOU, JANEX-FAVRE 1968), und bei dem Merkmale, die sonst höhere systematische Kategorien auszeichnen, geringere Wertigkeit zugeschrieben werden muß.

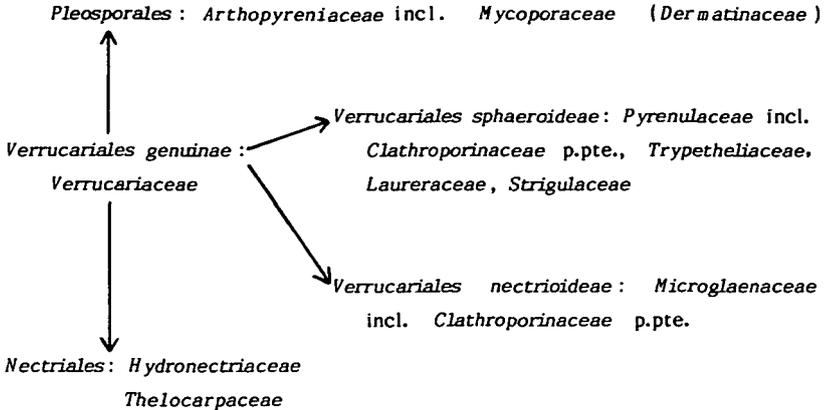
Den Fruchtkörpern der *Hypocreales* vergleichbar sind unter den lichenisierten Pilzen auch die von Vertretern der Gattung *Thelocarpon* unter Einschluß von *Ahlesia*, bei der allerdings die Perithezien zuletzt apothecienartig geöffnet sind (meist werden ja umgekehrt die Fruchtkörper von *Thelocarpon* s.str. als bleibend geschlossene Apothecien gedeutet). Eine Besonderheit der Gruppe ist Vielsporigkeit der Schläuche, weshalb man sie früher allgemein und sicher zu Unrecht zu den *Acarosporaceae* stellte. Das einzige System, in dem die *Thelocarpaceae* unter die sphaerial gebauten Pyrenolichenen eingereiht wurden, ist das von OKSNER (1956). Wie bei *Nectria* finden wir auch bei *Thelocarpon* eine schrittweise Reduktion der Apikalapparate an den Asci von Ringasci bis zu unitunikaten Asci überhaupt ohne Apikalstrukturen (POELT & HAFELLNER 1975). Man kann die *Thelocarpaceae* demnach als eine Parallelentwicklung zu den *Nectriales* betrachten und sie allenfalls unmittelbar miteinander in Verbindung bringen. An nicht lichenisierte Pilze erinnert vor allem die Kurzlebigkeit der Fruchtkörper von *Thelocarpon*. Die Neigung unter den *Nectriales*, Ascoconidien (nach BOOTH 1959) zu bilden, könnte als eine Entsprechung zur Vielsporigkeit von *Thelocarpon* angesehen werden. Im Gegensatz zu *Hydronectria* ist der Phykobiont bei *Thelocarpon* eine protococcoide Alge. Unter den Flechten hat oft auch *Microglæna* eine den beschriebenen Arten ähnliche Fruchtkörperwand. POELT (1973) stellt allerdings *Belonia* zu den *Clathroporinaceae* und unterscheidet die *Microglænaceae* davon wegen ihrer insgesamt dickwandigen Asci. Diese Trennung ist nach Meinung des gegenwärtigen Autors nicht berechtigt. Bei den *Verrucariaceae* hängt der Bau der Fruchtkörperwand weitestgehend von der Lage der Fruchtkörper im vegetativen Thallus ab. Sicher ist, daß wir hier in den meisten Fällen Melanisierung finden, die überwiegend freistehenden Fruchtkörper ihre insgesamt schwärzliche Färbung und kohlige Beschaffenheit verlieren. Ähnliches gilt auch für die meisten Familien der *Pyrenulales*. Nach JANEX-FAVRE (1971) ist die Fruchtkörperentwicklung bei *Verrucaria* intermediär zwischen ascohymenialem und ascolokulärem Typus. Die Asci sind bitunikat, der Apikalapparat aber gelegentlich nur eine Verdickung des Endoascus. Sicherer Jack-in-the-box-Mechanismus konnte nicht festgestellt werden, es ist wahrscheinlich, daß der Exoascus zumindest bei einigen Arten verschleimt ohne aufzureißen. Es können in einem jugendlichen Stadium entweder Paraphysoiden oder echte

Paraphysen vorhanden sein. All das spricht zusammen mit der Häufigkeit marinlitoraler Vertreter und den zu Florideen festgestellten Beziehungen (RIEDL 1979) für die besonders ursprüngliche Stellung der *Verrucariales*. Es können von ihnen sowohl Gruppen mit "Melanin"bildung als auch solche mit anderen Farbstoffen, die bei *Verrucaria* allerdings auf den vegetativen Thallus beschränkt sind und chemisch meines Wissens nur zu einem kleinen Teil analysiert wurden, abgeleitet werden, die auch in anderer Hinsicht spezialisierter sind. Folgende Linien sind denkbar:

1. Entwicklung zu Flechten mit kohligen Fruchtkörperwänden und bleibenden echten Paraphysen (ascohymenial) -> *Pyrenulales*, weiter zu nicht lichenisierten Formen mit unitunikaten chitinoiden oder amyloiden Ringasci (*Diatrypales* und *Diaporthales*, etc.).
2. Entwicklung zu Flechten mit ledrigen oder wachsartigen Fruchtkörpern mit oder ohne Melaninbildung, ohne Periphysen -> *Microglænaceae* unter Einschluß von *Belonia*.
3. Entwicklung zu Flechten mit wachsartigen Fruchtkörpern ohne Melaninbildung mit Periphysen -> *Hydronectria*, schließlich weiter zu nicht lichenisierten Formen aus der Reihe der *Nectriales* und / oder zu lichenisierten Formen der unitunikaten *Thelocarpaceae* bei weiterer Spezialisierung der Apikalstrukturen der unitunikaten Asci.
4. Entwicklung zu lichenisierten und nicht lichenisierten Pilzen mit kohligen Fruchtkörperwänden und ascolokulärem Entwicklungsgang, mit bitunikaten Reusenasci -> *Pleosporales* etc.
5. Entwicklung zu nicht lichenisierten Pilzen mit ledrigen oder wachsartigen Fruchtkörperwänden ohne Melaninbildung, mit ascolokulärem Entwicklungsgang, mit bitunikaten Reusenasci -> *Letendrea* und verwandte Gattungen.

Von den *Verrucariales* aus gesehen sind die notwendigen Entwicklungsschritte in jedem Fall verhältnismäßig geringfügig. In jeder der beschriebenen Entwicklungslinien wird jeweils eine bestimmte Merkmalskombination betont, die von den anderen verschieden ist, während sie in allen übrigen Merkmalen miteinander konform gehen. Leider ist zuwenig über die Sexualvorgänge der *Verrucariales* bekannt, bei denen als Ausgangspunkt Spermatiation angenommen werden müßte, falls sie wirklich die hier angenommene Stellung im System einnehmen.

Unter Berücksichtigung der beschriebenen Tatsachen wird folgendes System der pyrenokarpen Flechten vorgeschlagen:



### Summary

1. *Hydronectria kriegeriana* KIRSCHST. is shown to be lichenized with *Trentepohlia* as Phycobiont. Some details in previous descriptions are corrected.
2. Anatomical details of the perithecia of *Belonia russula* KOERBER and *B. herculina* (REHM) KEISSLER are described for the first time.
3. *Verrucaria lignicola* ZSCHACKE is redescribed. Its taxonomic position in *Verrucaria* seems to be doubtful, but cannot be changed as long as no well developed spores are found.
4. The differential characters used in this paper such as phycobiont, anatomical structure of thallus and fruiting bodies, presence or absence of paraphyses and paraphysoids and presence or absence of periphyses are discussed, and characters of asci are added from literature.
5. It is shown that apart from *Hydronectria* some other lichenized Ascomycetes are closely related to *Nectriales* which combine several primitive characters similar to the *Lecanorales* and *Verrucariales*. Those latter may be regarded as the ancestral group from which all other pyrenocarpous lichens have evolved.
6. A new system is proposed for pyrenocarpous lichens. *Verrucariales* ge-

*nuinae* with the only family *Verrucariaceae* (incl. *Staurothelaceae*, *Dermatocarpaceae*) is the ancestral group from which *Verrucariales sphaeroideae* with *Pyrenulaceae* (incl. *Trypetheliaceae*, *Laureraceae*, *Strigulaceae*, *Clathroporinaceae*) as the only family, and *Verrucariales nectrioidae* with *Microglanaceae* (incl. *Belonia*) are derived within the order, and *Nectriales* with *Hydronectriaceae* and *Thelocarpaceae* and *Pleosporales* with *Arthopyreniaceae* (incl. *Mycoporaceae*) from outside. *Pyrenulaceae* evolved further to non-lichenized, ascohyemial *Pyrenomycetes* such as *Diatrypales* and *Diaporthales*. Evolution within these and strictly non-melanized groups derived from or included in *Nectriales* are the product of parallel evolution. *Pleosporales* gave rise to all other groups of bitunicate, ascolocular *Pyrenomycetes* with the exception of *Letendrea* and related nectrioid genera, which may have a direct connection with *Verrucariales*. Arguments for this new system are given from adult and developmental morphology.

#### Literatur

- BOOTH, C. (1959): Studies of Pyrenomycetes. IV. *Nectria* (part 1). - Mycol. Papers 73: 1-115.
- CHADEFAUD, M. (1968): La morphologie des végétaux inférieurs: données fondamentales et problèmes. - Soc.botanique France, Mémoires 47: 5-41.
- CHADEFAUD, M., LETROUIT-GALINO, M.-A., et JANEX-FAVRE, M.-C. (1968): Sur l'origine phylogénétique et l'évolution des Ascomycètes des lichens. - Soc.botanique France, Mémoires 48: 79-111.
- DOGUET, G. (1960): Morphologie, organogénie et évolution nucléaire de l'*Epichloe typhina*. La place des *Clavicipitaceae* dans la classification. - Bulletin trim. Societê mycologique France 76: 171-203.
- GAROVAGLIO, S. (1867): *Thelopsis*, *Belonia*, *Weitenwebera* et *Limboria*. Quattor lichenum angiocarpeorum genera recognita iconibusque illustrata. - Mem.Soc.Italiana Sci.Nat.3(2): 1-11, 2 tab.
- JANEX-FAVRE, M.-C. (1971): Recherches sur l'ontogénie, l'organisation et les asques de quelques pyrénolichens. - Revue bryol.-lichénol. 37(1970): 421-649.
- KESSLER, K.v. (1938). *Pyrenulaceae* bis *Mycoporaceae*. *Coniocarpineae*. In: L. RABENHORSTs Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz 1/1/2. XII + 846 pp. - Leipzig.

- KIRCHSTEIN, W. (1925): *Hydronectria*, eine neue Gattung der *Hypocreaceae*.  
- Verhandl.Bot.Ver.Prov.Brandenburg 27: 87-88.
- KOHLMEYER, J. & E. (1965): New Marine Fungi from Mangroves and Trees  
along Eroding Shorelines. - Nova Hedwigia 9: 89-104.
- LUTTRELL, E.S. (1965): Paraphysoids, Pseudoparaphyses, and Apical Paraphy-  
ses. - Trans.Brit.Mycol.Soc.48: 135-144.
- MÜLLER, E. & J.A.v. ARX (1962): Die Gattungen der didymosporen Pyreno-  
myceten. - Beitr.Kryptogamen-Flora d.Schweiz 11/2: 1-922.
- NANNFELDT, J.A. (1932): Studien über die Morphologie und Systematik  
der nichtlichenisierten inoperculaten Discomyceten. - Nova Acta Regis  
Soc.Sci.Upsal.8: 1-368.
- OKSNER, A.M. (1956): Flora lischainikiv Ukraini I. 495 pp. - Kiev.
- PARGUEY-LEDUC, A. (1959): Le développement de la Piéosporale nectrioide  
*Letendrea pardouk*. - Comptes rendues Acad.Sci.Paris 248: 1559-1567.
- POELT, J. (1973): Classification. Appendix A in AHMADJIAN, V. & M.E. HA-  
LE (eds.): The Lichens. 599-632. - New York, London.
- & J. HAFELLNER (1975): Schlauchpforten bei der Flechtengattung  
*Thelocarpon*. - Phytion 17: 67-77.
- RIEDL, H. (1979): Untersuchungen über das Verhältnis von Rotalgen der  
Gattung *Hildenbrandia* zu wasserbewohnenden *Verrucaria* - Arten. -  
Annalen Naturhist.Museums Wien 82: 363-371.
- STRIKMAN, E. (1961): Les asques et le périthèce du *Nectria episphaeria*  
(TODE) FR., et le problème de la position systématique des *Nectriales*.  
- Publications du Muséum d'Hist.natur., Recueil, 2<sup>e</sup> fasc.: 87-96.
- et M. CHADEFAUD (1961): Recherches sur les asques et les périthèces  
des *Nectria*, et réflexions sur l'évolution des ascomycètes. - Rev.gên  
Botan.68: 725-770, pl. LXIV-LXX.
- TSCHERMAK-WOESS, E. (1976): Algal taxonomy and the Taxonomy of Li-  
chens: the Phycobiont of *Verrucaria adriatica*. In: BROWN, D.H.,  
D.L. HAWKSWORTH and R.H. BAILEY (eds.): Lichenology. Progress  
and Problems. 79-88. - London, New York, San Francisco.
- VEŽDA, A. (1959): K'taxonomii, rozšíření a ekologii lišejníku *Belonia russula*  
KBR. ve střední Evropě (Zur Systematik, Verbreitung und Ökologie  
der Flechte *Belonia russula* KBR. in Mitteleuropa). - Přírodovědní  
Časopis slezský 20: 241-253.
- (1974): *Belonia*. In: POELT, J.: Bestimmungsschlüssel europäischer  
Flechten. 130-131. - Vaduz.

ZSCHACKE, H. (1927): Die mitteleuropäischen Verrucariaceen V. - Hedwigia  
67: 45-85.

- (1934): *Epigloeaceae, Verrucariaceae* and *Dermatocarpaceae*. In: L. RA-  
BENHORSTs *Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der*  
*Schweiz* 9/1/1: 44-695. - Leipzig.

Anschrift des Verfassers: Univ.-Doz.Dr. Harald RIEDL  
Naturhistorisches Museum  
Botanische Abteilung  
Burgring 7  
A-1014 W i e n  
Austria

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Linzer biologische Beiträge](#)

Jahr/Year: 1987

Band/Volume: [0019\\_2](#)

Autor(en)/Author(s): Riedl Harald

Artikel/Article: [Bemerkungen über einige pyrenokarpe Flechten und ihre verwandtschaftlichen Beziehungen im Pilzsystem. 467-481](#)