

Phyton (Austria)	Vol. 17	Fasc. 1-2	67-77	18. 8. 1975
------------------	---------	-----------	-------	-------------

## Schlauchpforten bei der Flechtengattung *Thelocarpon*

Von

Josef POELT und Josef HAFELLNER \*)

Aus dem Institut für Systematische Botanik der Universität Graz

Mit 6 Abbildungen

Eingegangen am 1. November 1974

### Zusammenfassung

Die Gattung *Thelocarpon* (incl. *Ahlesia*) enthält in allen Übergängen Arten mit offenen und geschlossenen Fruchtkörpern. Wahrscheinlich in Zusammenhang mit der damit verbundenen Änderung der Fruchtkörperfunktion ist auch eine Reduktionsreihe der Apikalapparate der Asci zu verfolgen von gut entwickelt über schwach entwickelt und nur kurzzeitig vorhanden bis zu völlig fehlend.

Eine Unterteilung der Gattung würden nach jedem verwendeten Prinzip (Fruchtkörperform, Paraphysen, Ascusform, Apikalapparat) zu einer anderen Gliederung führen und erscheint deshalb unnatürlich.

*Thelocarpon lichenicola* (FUCK.) POELT et HAFELLNER ist eine neue Kombination.

### Summary

The genus *Thelocarpon* (incl. *Ahlesia*) includes with all transitions species with open to closed ascocarps. The probable change of the function of the ascocarps seems to be connected with a series of reductions of the apical apparatus from well developed over poorly developed and present for a short time to completely deficient.

According to the used criterion (form of the ascocarp, paraphyses, form of the ascus, apical apparatus) a subdividing of the genus would bring different results and seems therefore unnatural.

*Thelocarpon lichenicola* (FUCK.) POELT et HAFELLNER is a new combination.

---

\*) Prof. Dr. J. POELT bzw. J. HAFELLNER, A-8010 Graz, Holteigasse 6.

## Einleitung

Die Typen von Asci und Apikalapparaten stehen derzeit im Mittelpunkt der Verwandtschaftsforschung bei lichenisierten wie bei nicht-lichenisierten Pilzen; vgl. CHADEFAUD 1973 für Ascomyceten s. str. und LETROUT-GALINOU 1973 für Flechtenpilze. Obwohl die Schlauchpforten — der Name soll die porusnahen Abschnitte der Asci zusammen mit den Tholi, also einschließlich der eigentlichen Apikalapparate bezeichnen — im einzelnen oft starken ontogenetischen Schwankungen unterworfen und zumindest teilweise sehr schwierig zu analysieren sind, wird ihnen mehr und mehr entscheidende Bedeutung für das System zugemessen. Die gedruckte Zeichnung in manchen Publikationen kann eine fast hypnotische Wirkung ausüben, obwohl sie in der Mehrzahl der Fälle gegenüber der Wirklichkeit stark „verdeutlicht“ sein dürfte. Es kann die Frage gestellt werden, wie weit es richtig ist, diesen oft sehr subtilen Merkmalen das heute weithin geltende Gewicht beizumessen.

Generell ist vielleicht festzustellen, daß die Zahl der Einzeluntersuchungen für das Verallgemeinern in vielen Fällen nicht ausreicht. Eigene kursorische Untersuchungen zeigten, daß der Ascus-Typ in manchen Genera und sogar Familien, wie etwa den Teloschistaceae, weithin einheitlich ist. (Die Aussagen bei POELT 1974 über die Apikalapparate gründen sich großenteils auf eigene Untersuchungen.)

Die Einheitlichkeit des Typs mag bei manchen Gruppen mit Einheitlichkeit der Funktion von Asci und Fruchtkörpern zusammenhängen. Auf der anderen Seite stehen Gruppen mit variablen Schlauchpforten-Typen, bei denen die Ursache der Variabilität näher geklärt werden müßte.

Im folgenden soll an einem natürlichen Verwandtschaftskreis gezeigt werden, daß der Merkmalskomplex Ascuspforte nach eingehender Prüfung ontogenetischer Zustände sowie verschiedener verwandter Sippen einerseits nur mit großer Vorsicht verallgemeinert werden darf, andererseits aber sogar wertvolle Aussagen über die Beziehungen der Arten zueinander, ihre Ursprünglichkeit und ihre Ableitungen zu geben in der Lage ist.

## Die Gattung *Thelocarpon*

Die Gattung *Thelocarpon*, deren Schlauchpforten-Typen im folgenden näher dargestellt werden sollen, gilt im Kern von jeher als natürliche Einheit. Lediglich ihr Anschluß und die Zugehörigkeit der nicht oder unsicher lichenisierten Species, die zeitweise als Genus *Ahlesia* separiert worden sind, ist von manchen Autoren verschieden beurteilt worden. *Thelocarpon* ist gekennzeichnet durch das weitgehende oder völlige Fehlen eines horizontalen Lagers, durch das Auftreten von nicht bis regelmäßig lichenisierten kugligen bis stiftförmigen oder auch  $\pm$  weit geöffneten Fruchtwarzen, die im Normalfall ein Ascocarp enthalten; durch den einheitlichen Flechtenstoffgehalt, dem sie ihre gewöhnlich gelbgrüne Farbe verdanken: Pulvinsäure,

Vulpinsäure und teilweise Pulvinsäure-Dilacton (J. SANTESSON 1967), durch die sehr vielsporigen Schläuche, die einzelligen kleinen, farblosen Sporen sowie den für eine Flechte außerordentlich rasch durchlaufenen Lebenszyklus.

Die Arten der Gattung galten lange durchwegs als selten. Viele wurden nur wenige Male und meist nur von wenigen Lichenologen gefunden. Deshalb überrascht, daß für die Gattung bereits 3 Monographien existieren: MAGNUSSON 1935, SALISBURY 1953 und SALISBURY 1966. Es zeigt sich allerdings immer mehr, daß zumindest einige Arten nicht wirklich selten, sondern nur übersehen sind, wie etwa von KISZKA u. NOWAK für die polnischen Karpaten nachgewiesen wurde.

Nach der letzten Monographie von SALISBURY 1966 enthält *Thelocarpon* 13 sichere Arten. Nach Meinung der Verf. sind auch die 4 bei SALISBURY separierten Species von *Ahlesia* sowie wahrscheinlich auch *Biatorella flavella* in *Thelocarpon* einzubeziehen (siehe unten), sodaß sich 18 Species ergeben würden, von denen einige allerdings noch an reichlicherem Material überprüft werden müssen.

#### Die Arten und ihre Asci

Die Ascuswände scheinen mindestens zwei-, wahrscheinlich dreischichtig zu sein, doch sind die Schichten und die in ihnen ablaufenden J-Reaktionen oft so schwer zu unterscheiden, daß im folgenden nur von „der“ Ascuswand gesprochen wird.

Form und Jodfärbung der Asci verändern sich im Laufe der Ontogenie beträchtlich. Die zuerst beachtliche Wanddicke nimmt beim Strecken der Schläuche ab, die für die meisten Arten charakteristische Flaschenform wird erst in einem späteren Entwicklungsstadium deutlich. Die Apikalapparate sind am besten vor der Vollreife zu sehen. Bei reifen Asci sind sie meist rückgebildet. Reife Asci platzen zudem unter dem Druck des Deckglases an der Spitze sehr leicht auf, wobei sich eine ziemlich weite Öffnung bildet. In der Regel wurden von uns Asci vor der Vollreife untersucht und dargestellt, doch wurden andere Entwicklungsstadien in jedem Falle geprüft.

Einen ausgesprochenen, gegen das Ascuslumen vorgewölbten Tholus [von griech. θόλος = Kuppel(dach)] hat lediglich *Th. impressellum*. Wir verwenden den Ausdruck im ursprünglichen Sinne von LETTAU 1932: für die kuppelförmige apikale Verdickung der Ascus-Wand, und nicht, wie bei AINSWORTH u. BISBY 1971: 581 bzw. 393 für die „fingerlike protrusion of the inner part of a bitunicate ascus to the inner tunicle“.

Leider stand uns nur ein Teil der Arten zur Verfügung. Wertvolles (Original-) Material der seltenen Sippen wollten wir für diese Untersuchung nicht opfern.

1. *Thelocarpon lichenicola* (FUCK.) POELT et HAFELNER nov. comb. Basion. *Ahlesia lichenicola* FUCK. Symb. mycol. Jahrb. nassauisch. Ver. f. Naturkunde 23/24: 281 (1870). *Peziza lichenicola* FUCK. Fungi rhenani 1169 nom. nud.

Untersuchtes Material: *Ahlesia lichenicola*, über *Sphyridium byss.* Niederösterreich. Sonntagberg, 1896 leg. P. STRASSER (ex herb. Vezda herb. Poelt). — FÜCKEL Fungi rhenani 1169 (B).

Innerhalb der Abb. 1—5 werden gleiche Organe mit gleichen Buchstaben bezeichnet.

a = Ascus, b = Ascusspitze, c = Paraphysen, d = Sporen

In Jodjodkali blau gefärbte Teile je nach Stärke der Reaktion verschieden dicht punktiert.

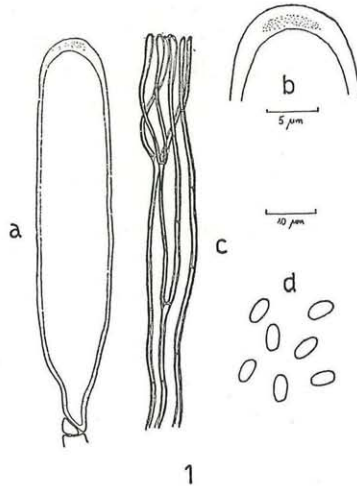


Abb. 1. *Thelocarpon lichenicola*

Die Fruchtkörper der Art zeigen voll entwickelt die Hymenien als kleine Scheiben; sie wurden dementsprechend meist als Apothecien bezeichnet. Die Asci (Abb. 1) sind zylindrisch-keulenförmig; sie bleiben bis zur Entleerung so. Die Wand färbt sich in schwacher Jodlösung leicht blau, in der Spitzenregion wird zumindest in einem bestimmten Vorreifestadium eine zentrale flache Kappe stärker blau gefärbt.

2. *Thelocarpon impressellum* NYL. Flora 50: 179 (1867). *Ahlesia impressella* (NYL.) SALISB. 1966: 193.

Untersuchtes Material: Kryptog. exs. vindob. 374 (B). — POELT Lich. Alp. 21 (Poelt). — ZWACKH Lich. exs. 923 (B). — ZWACKH Lich. exs. 1134 (B). — Finnland, Korpilahti, leg. KOSKINEN (B). — Moravia, Tisnov, in sylvis prope pagum Deblin, alt. 400 m. s. m., leg. VEZDA (Poelt).

Die Fruchtkörper der Art sind gewöhnlich bis auf eine winzige punktförmige Öffnung geschlossen. Die Asci (Fig. 2) der verschiedenen Proben gaben kein einheitliches Bild. Allerdings waren einige der Aufsammlungen offenbar unreif. Möglicherweise ist die Art auch nicht ganz einheitlich. Junge Asci zeigen eine  $\pm$  durchlaufende dicke amyloide Schicht. Ältere Asci, die die für die Art typische Flaschenform erreicht haben, färben sich im unteren Teil gelbrot, der obere Teil wird hellblau, die Spitze trägt einen

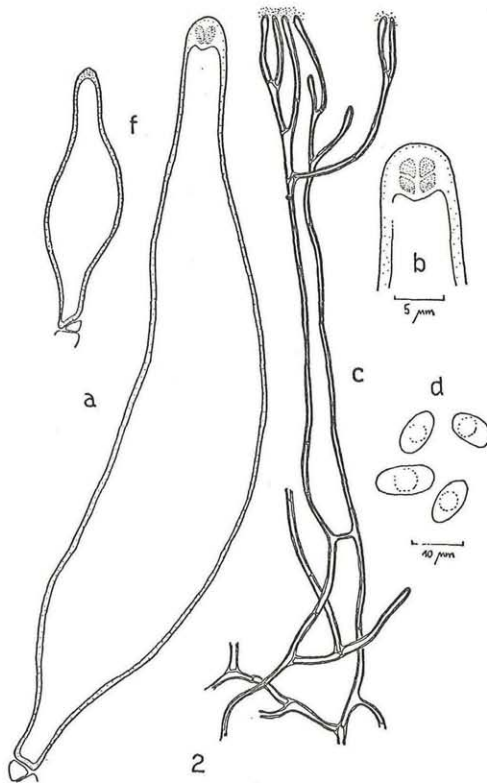


Abb. 2. *Thelocarpon impressellum*; f = junger Ascus

sich gegen das Lumen vorwölbenden, deutlichen Tholus, der einen ringförmigen einheitlichen bis zwei- oder dreischichtigen Apikalapparat trägt. Das Vorkommen eines kräftigen Apikalapparats scheint für die Art bezeichnend. In Fruchtkörpern mit schlecht entwickelten bzw. in der Entwicklung gestörten Asci nehmen diese in J eine einheitliche gelbrote Farbe an.

Die Paraphysen sind, wie in den Beschreibungen üblicherweise angegeben, zum größten Teil unverzweigt und lang parallellaufend; gelegentlich wurden aber auch verzweigte und deutlich anastomosierende Paraphysen beobachtet.

### 3. *Thelocarpon laureri* (FLOT.) NYL.

Untersuchtes Material: SUZA, Lich. bohemoslov. 164 (Poelt). — Niedersachsen Rammelsberg bei Goslar,  $\pm$  600 m, leg. H. ULLRICH (Poelt). — Rhön, Soisberg, am Waldrand auf Basaltblöcken, 1913 leg. ZSCHACKE (B). — Bohemia orient., Humpolec, prope pagum Krasonov, 620 m. s. m. 1968 leg. A. VEZDA (Poelt).

Die flaschenförmigen Asci dieser Art (Fig. 3) färben sich in schwacher Jodlösung vor allem im oberen Teil hell aber deutlich blau; im Bereiche des

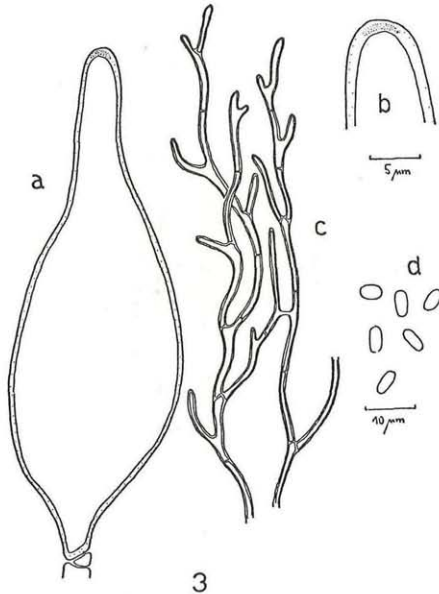


Abb. 3. *Thelocarpon laureri*

Bauches geht die Farbe in gelbrot über. Die kaum verdickte Wand der Ascus-Spitze enthält einen einfachen, flachen, aber deutlich amyloiden Apikalapparat. — Alle untersuchten Proben dieser Art verhielten sich gleichsinnig.

Mit größter Wahrscheinlichkeit gehört hiezu auch folgende Kollektion: Sarntaler Alpen, Südtirol, Ritten bei Bozen, an Hölzern des obersten Weingartens bei Unterinn, 903 m, 1969 leg. F. WIDDER (Poelt). Die Fruchtkörper sind hier im oberen Teil braunschwarz, an der Basis etwas heller. Die mikroskopischen Merkmale passen zu *Th. laureri*. Es ist anzunehmen, daß die stark abweichende Färbung durch chemische Veränderungen verursacht sind, die mit dem Spritzen der Weingestelle mit kupferhaltigen Mitteln im Zusammenhang stehen. Benachbarte *Candelariella vitellina*-Lager waren ebenfalls, und zwar zu rotbraun, verfärbt.

#### 4. *Thelocarpon epibolum* NYL.

Die beiden, jüngst von AHTI 1973 näher behandelten Varietäten der Art var. *epibolum* und var. *epithallinum* (LEIGHT. ex NYL.) SALISB., (deren Trennung wir bestätigen können), unterscheiden sich im Ascus-Bau nicht. Sie sind deshalb im folgenden nicht separat behandelt.

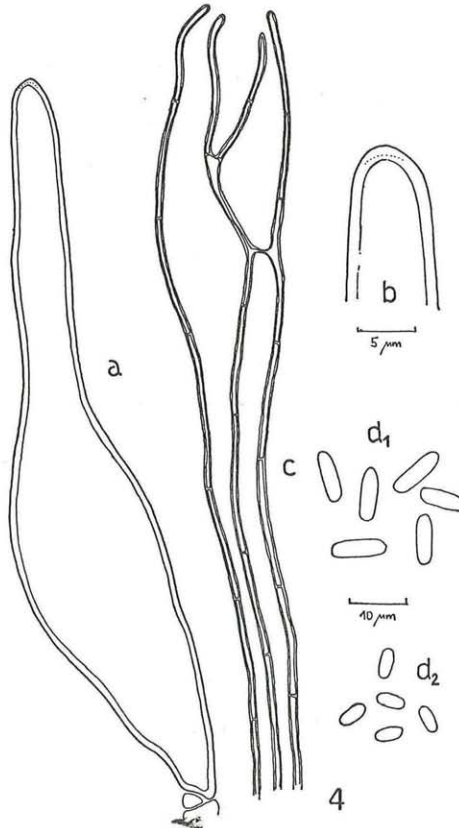


Abb. 4. *Thelocarpon epibolum*; d<sub>1</sub> Sporen von var. *epithallinum*, d<sub>2</sub> Sporen von var. *epibolum*

Untersuchtes Material: Norwegen, Finmark, westlich Varangerbotn, auf alter Schuhsohle, 1965 leg. NANNFELDT et POELT (Poelt 2067) (var. *epib.*). — Lechtaler Alpen, Tirol, südlich des Württemberger Hauses, 2200 m, auf *Solorina octospora*, 1969 leg. J. POELT (Poelt 7338) (var. *epithall.*) — Kärnten, Nockgruppe, Afritzer Berge, über *Baeomyces rufus* auf Verditz, 1974 leg. J. POELT (Poelt) (var. *epib.*).

Die Asci (Fig. 4), bei denen mit Schwierigkeit 2 Wandschichten auszumachen sind, bleiben in schwacher Jodlösung ungefärbt. Lediglich in der

Spitze ist in einem offenbar sehr kurzen Entwicklungsstadium ein sich in J schwach bis deutlich blaufärbender, sehr dünner Apikalapparat zu beobachten, der beim reifen Ascus bereits wieder verschwunden ist. Er ist entsprechend nur in wenigen der in einem Präparat vorhandenen Asci entwickelt. Gelegentlich ist auch eine schwache Blaufärbung der Außenschicht der Ascusspitze zu beobachten.

#### 5. *Thelocarpon intermediellum* NYL.

Untersuchtes Material: Oberbayern, auf naßfaulem Holz in einer Winterlinde nördlich Zell bei Wasserburg, um 430 m, 1972 leg. POELT

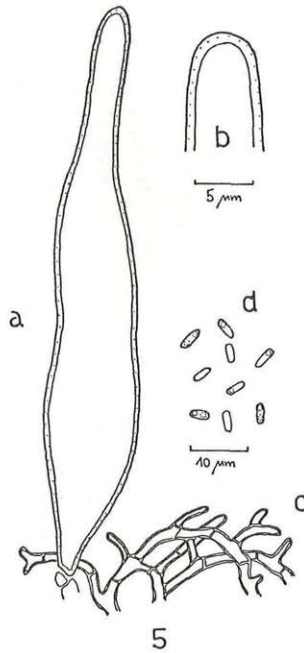


Abb. 5. *Thelocarpon intermediellum*

(Poelt 10973). Die Asci (Fig. 5) werden in J schwach blau getönt. Ein Apikalapparat bzw. eine deutlich amyloide Schicht in der Spitze ist in keinem Entwicklungsstadium auszumachen.

#### Diskussion

Bei aller Betonung der Vorläufigkeit mancher Angaben — es wurden jeweils nur wenige Proben untersucht und manche von diesen waren zudem nicht gut entwickelt — scheint es uns doch möglich, einige bemerkenswerte Schlüsse zu ziehen.



Bei der Mehrzahl der Arten der Gattung kommen deutliche amyloide Apikalapparate vor, wie sie in allerdings abweichender Form bei den meisten Lecanorales und zuletzt bei der vielleicht nicht einheitlichen, variablen Gattung *Biatorella* und schließlich auch bei *Acarospora* als wichtigsten Genera der Acarosporaceae zu finden sind. Wir möchten *Thelocarpon* schon aus diesem Grund für eine Lecanorale und nicht für eine Gattung der lichenisierten „Pyrenomyceten“ halten, wie dies z. B. REHM 1891 vertrat, der sie unter die Hypocreaceae einreihen wollte.

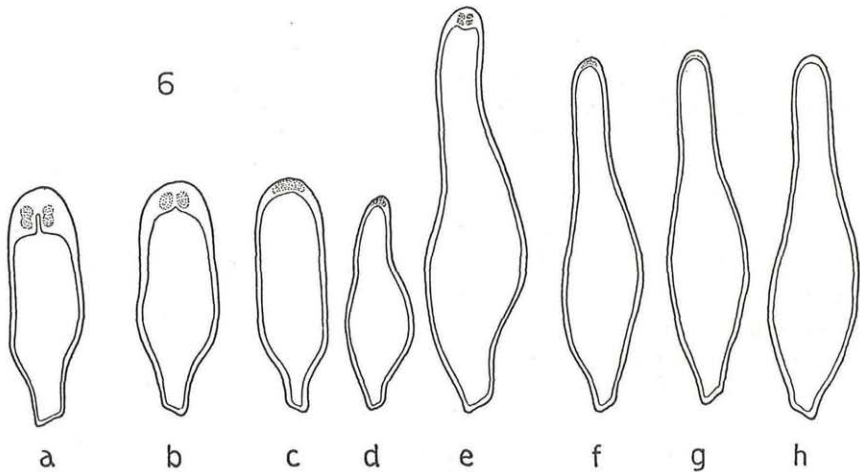


Abb. 6. Vergleich der Asci von Acarosporaceen, Darstellung in gleichem Maßstab  
 a = *Acarospora chlorophana*, b = *Biatorella monasteriensis*, c = *Thelocarpon lichenicola*, d = *Th. impressellum*, junger Ascus, e = *Th. impressellum*, ausgewachsener Ascus, f = *Th. laureri*, g = *Th. epibolum*, h = *Th. intermediellum*

Die Apikalapparate lassen sich in eine Reihe fortlaufender Reduktion bis zum völligen Verschwinden bringen (Fig. 6). Das könnte in diesem Fall aus der Funktion heraus verständlich sein. Bei den Arten mit  $\pm$  offenen Scheiben dürfte der Einzelascus die Sporen aktiv abgeben; der Apikalapparat sollte nach allen gängigen Vorstellungen damit zu tun haben (siehe ZIEGENSPECK 1924, wo die Funktion trotz aller moderner Literatur über dieses Thema immer noch am eingehendsten nach Beobachtungen, Experimenten und Überlegungen dargestellt ist). Mit dem Schließen der Fruchtkörper muß eine Funktionsänderung verbunden sein, derart, daß die Asci entweder einzeln in den Porus vortreten und hier die Sporen jeweils für sich abgeben (wie bei vielen Pyrenomyceten), oder aber die Sporen durch Zerfall passiv freisetzen, sodaß sie in den apikalen Innenraum des Peritheciums zu liegen kommen und dort durch ihre laufend zunehmende Masse schließlich durch den Porus nach außen gedrückt werden. Dieses letzte Verhalten

würde das fortlaufende Verschwinden des Apikalapparates und damit auch des Tholus verständlich machen. Beide werden nicht mehr benötigt und deshalb sukzessive rückgebildet. Bei *Th. laureri* und *Th. epibolum* mag es sich um funktionslose Rudimente handeln.

Im Zusammenhang damit steht die Frage, ob *Ahlesia* als eigenes Genus zu führen oder in *Thelocarpon* einzubeziehen ist. Nach dem Besitz von Algen zu trennen — bei SALISBURY 1966 scheint dies das Hauptkriterium zu sein — ist nach allen derzeitigen Vorstellungen überholt. Das Kriterium: offene Scheibe, also Apothecium, gegen geschlossener Fruchtkörper, also „Perithecium“, würde bedeuten, daß der Schnitt etwa zwischen *Th. impressellum* und *Th. laureri* geführt werden müßte. Ob man bei *Th. impressellum* wirklich noch von einer „Scheibe“ sprechen kann, sei bezweifelt. Jedenfalls würden damit nahestehende Arten mit Apikalapparat auseinandergerissen. Die zunächst überzeugendere Trennung zwischen Arten mit keuligförmig-zylindrischen Asci und solchen mit flaschenförmigen Schläuchen würde einen Schnitt zwischen *Th. lichenicola* und *Th. impressellum* verlangen. Keiner der Schnitte wäre natürlich. Schließlich könnte man auch das Verhalten der Paraphysen verwenden, die bei manchen Arten sehr lang, bei anderen Arten stark reduziert sein können. Die Tendenz zu Gabelungen und Anastomosen ist nach unseren Studien bei allen Arten vorhanden, aber ungleich stark realisiert. Auf die Paraphysentypen Gattungskriterien aufzubauen, wäre ebenso unnatürlich.

Wir halten es für die einzig richtige Lösung, *Thelocarpon* incl. *Ahlesia* als einheitliches Genus beizubehalten und in der Gattung eine von der zunehmenden Schließung der Apothecien und der vielleicht auch zunehmend rascher durchlaufenen Ontogenie abhängige Reduktions- oder zugleich auch Spezialisationsreihe zu sehen, innerhalb derer allerdings die einzelnen Reduktionsschritte der verschiedenen betroffenen Organe recht unabhängig voneinander abgelaufen sein müssen.

Vielleicht findet sich in *Biatorella flavella* ein formales Übergangsglied von *Biatorella* zu *Thelocarpon*. Die wenigen der Diagnose entsprechenden, uns vorliegenden Proben waren so spärlich und auch so jung, daß wir sie zu dieser Untersuchung nicht opfern wollten.

Bleibt die Frage, ob *Thelocarpon* zumindest vorläufig bei den Acarosporaceae verbleiben kann, wie bei ZAHLBRUCKNER 1926: 213, oder ob sie in eine eigene Familie Thelocarpaceae separiert werden muß, wie dies, offenbar völlig unabhängig voneinander, von ZUKAL 1893: 247 und A. L. SMITH 1911: 345 vertreten wurde. Unabhängig von der Frage, ob etwa *Biatorella*, *Sarcogyne* und *Acarospora* in einer Familie zusammenbleiben werden, muß hier jedoch gesagt werden, daß die Fruchtform auch hierfür keinen Anlaß bietet, insofern als zwischen „Apothecien“ bei *Th. lichenicola* und „Perithechien“ bei der Mehrzahl der Arten laufende Übergänge bestehen. Die Familie könnte nur nach der Tendenz definiert werden und dies erschien uns hier zu wenig. Wir halten es im übrigen für

gar nicht unglaubwürdig, Beziehungen zwischen *Acarospora* subgen. *Xanthothallia* und *Thelocarpon* anzunehmen. Bei *Xanthothallia* schwankt die Fruchtform von weit bis wenig offen ebenfalls in weitem Ausmaß, die Flechtenstoffe gehören derselben Stoffgruppe an, und der Grundtyp der Ascusporten scheint einheitlich zu sein. Die Unterschiede dürften größtenteils von der stark abweichenden Entwicklungsweise des Lagers und der Ascocarprien verursacht sein.

Wir haben zu danken Herrn Dr. A. VEZDA, Brno, für wertvolles Vergleichsmaterial und Ratschläge und Herrn Prof. Dr. Th. ECKARDT, Berlin, für das Ausleihen von Proben.

#### Literatur

- AHTI T. 1973. Notes on the lichens of Newfoundland. 2. *Thelocarpon epibolum* NYL. Ann. bot. fenn. — 10, 66—67.
- AINSWORTH G. C. 1971. Ainsworth & Bisky's Dictionary of the Fungi. 6. ed., includ. the lichens, by P. W. JAMES and D. L. HAWKSWORTH.
- CHADEFAUD M. 1973. Les asques et la systématique des Ascomycetes. Bull. Soc. mycol. Fr. 89, 127—170.
- FUCKEL L. 1869/1870. Symbolae mycologicae. Beiträge zur Kenntnis der rheinischen Pilze. Jahrb. nassauisch. Ver. Naturkunde 23/24, 1—469.
- KISZKA J., J. NOWAK 1966. The lichens of the Thelocarpaceae family in the Polish Western Carpathians. Fragm. flor. geobot. 12, 195—199.
- LETROUT-GALINOU M. 1973. Les asques des Lichens et le type archaeascé, Bryologist 76, 30—77.
- LETTAU G. 1932. Monographische Bearbeitung einiger Flechtenfamilien. 1. Lief. Rep. spec. nov. Beih. 59: 1, 1—96.
- REHM H. 1891. Die Discomyceten-Gattung *Ahlesia* FÜCKEL und die Pyrenomyceten-Gattung *Thelocarpon* NYL. Hedwigia 30, 1—12.
- SALISBURY G. 1953. The genus *Thelocarpon* in Britain. Northwestern Naturalist (N. S.) 1, 66—76.
- 1966. A Monograph of the Lichen Genus *Thelocarpon*. The Lichenologist 3, 175—196.
- SMITH A. L. 1926. A Monograph of the British Lichens. Part II. Sec. ed. London 1926.
- ZAHLEBRUCKNER A. 1926. Lichenes. Spezieller Teil. In A. ENGLER und K. PRANTL. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. 8.
- ZUKAL H. 1893. Mykologische Mitteilungen. Österr. bot. Z. 43, 241—247.