

Über das System und die Entstehungsgeschichte der flechtenbildenden Pilze

Von H. Butin, Hann. Münden

Die formenreiche Gruppe der Flechten ist schon von jeher, seitdem man die Pflanzen in ein System zu ordnen bemüht ist, als eine gesonderte und im System an verschiedenen Stellen angeschlossene Abteilung des Pflanzenreiches aufgefaßt und beschrieben worden. Das Besondere an dem Typus der Flechten und an ihrer systematischen Sonderstellung ist ihre Zusammensetzung aus einem Pilz und einer Alge. Aus diesen beiden Organismengruppen kehren regelmäßige Zusammenstellungen mit ganz bestimmter gestaltlicher Entwicklung so häufig wieder, daß man diese Bildungen schon zu einer solchen Zeit als besondere Pflanzengruppe ansah, als man über ihr Zustandekommen noch keine nähere Kenntnis hatte. Das wahre Wesen dieser Organismen ist erst 1867 durch die Untersuchungen Schwendeners in seiner Schrift »Über die Natur der Flechten« bekannt geworden. Seine Erkenntnis über das Doppelwesen der Flechten im anatomischen Sinne entspricht der auch heute noch gültigen Auffassung. Sehr umstritten waren und sind bis heute dagegen noch die gegenseitigen Beziehungen von Flechtenpilzen und Flechtenalgen, vor allem in der Darstellung ihrer Stoffwechselverhältnisse. Die älteste Ansicht von Schwendener, der den Flechtenpilz als Parasiten der Alge betrachtete, indem der Pilz die Algen »wie eine Spinne ihre Beute mit einem feinmaschigen Fasernetz umschließt« und daraus seinen Nutzen zieht, ist ohne Zweifel einseitig. Sie berücksichtigt sehr wenig die Frage, wie die Algen zu ihrem notwendigen Lebensunterhalt gelangen. Die stoffwechselphysiologisch etwas unbefriedigende Lösung versuchte Reinke 1873 dadurch auszugleichen, indem er den Begriff des wechselseitigen Parasitismus einführte. Nach den heutigen Kenntnissen über die gegenseitigen Stoffwechselbeziehungen zeigen die Flechtenpilze gegenüber den Flechtenalgen je nach Flechtenart ein recht verschiedenes Verhalten. Von einem rücksichtslosen Parasitismus mit Vernichtung der befallenen Algenzellen bis zur Verträglichkeit, also der ausgeglichenen Symbiose, sind die verschiedensten Zwischenstufen bekannt geworden. Auch hat man eine starke gegenseitige Beeinflussung der Symbionten sowohl hinsichtlich des Stoffwechsels als auch der Morphologie feststellen können. Systematischen Wert hat besonders das Morphologische, also die gestaltliche Änderung beider Partner, die nicht zuletzt zu einer Bildung eines ganz neuen Typus im Pflanzenreich geführt hat. Allgemein kann man also sagen, daß die Symbiose von Flechtenpilz und Flechtenalge sowohl morphologisch, physiologisch als auch ökologisch etwas ganz Neuartiges darstellt, so daß eine gesonderte Behandlung der Flechten im System der Pflanzen durchaus berechtigt erscheint.

Die Systematik der Flechten ist von jeher ein schwieriges und unsicheres Gebiet gewesen, was sich dadurch dokumentiert, daß schon von den alten Lichenologen fast jeder sein eigenes System besaß. Ein Rückblick auf die historische Entwicklung der Flechtenforschung zeigt, daß die Einteilung und Gliederung der Flechten nach den verschiedensten Gesichtspunkten vorgenommen worden ist. Acharius 1803 benutzte als Grundlage seiner Klassifikation den Bau der Apothezien. Koerber 1855 legte größeren Wert auf die Morphologie und Anatomie des Flechtentballus. Beide Einteilungsprinzipien wurden von Nylander 1858 aufgenommen und in einem neuen System zusammengefaßt. Erwähnenswert erscheint weiterhin noch die Einbeziehung der Gonidien (= Flechtenalgen) als systematisches Merkmal, welches besonders von Th. Fries 1871 versucht wurde. Nach Vorarbeiten von Vaino 1890, der die Flechten systematisch an das schon vorhandene System der Pilze anlehnt, stellte schließlich Zahlbruckner in seinem Werk »*Catalogus lichenum universalis*« das noch heute gültige Flechtensystem auf, welches sich in seinen Ordnungen und Unterordnungen auf allgemein mykologische Merkmale stützt, in der Familieneinteilung sich jedoch in gewisser Weise nach den Algen richtet.

Zur Verschaffung eines Überblickes über das Reich der Flechten scheint es angebracht, eine kurze Einteilung des Flechtensystems zu geben. Sieht man von dem einen bisher bekannt gewordenen *Phycomyceten* ab, dessen Flechtencharakter durch das Vorhandensein von Algen in der Pilzzelle aufgedeckt worden ist, so ergibt sich die heute*) meist angewandte Einteilung der Flechten in:

1. Klasse: *Ascolichenes*. *Ascomyceten* in Symbiose mit Algen.
 1. Unterklasse: *Pyrenocarpeae*: *Hymenium* in \pm krugförmigem Gehäuse (*Perithecium*) (Weitere Unterteilung in phylogenetische Reihen)
 2. Unterklasse: *Gymnocarpeae*: *Hymenium* eine \pm offene, runde oder strichförmige Scheibe bildend (*Apothecium*) (Weitere Unterteilung in phylogenetische Reihen)
2. Klasse: *Basidiolichenes*: *Basidiomyceten*, vor allem *Hymenomyceten*, in Symbiose mit Blau- oder Grünalgen.

Als Anhang dieser Einteilung müssen ergänzend noch die unvollkommen lichenisierten Formen (*Lichenes imperfecti*) angeführt werden, deren Einordnung in das System insofern Schwierigkeiten macht, als vom Flechtenpilz keine Fruchtkörper ausgebildet werden. Ihre einzige Fortpflanzungsweise ist die vegetative, die sich auf die Ausbildung von Soredien (= von Pilzhyphen umspinnene Algen) beschränkt. Ob die unvollkommen ausgeprägten Flechten die Fähigkeit zur Fruchtkörperbildung (*Apothecium* oder *Perithecium*) infolge der symbiontischen Lebensweise verloren haben, dürfte kaum mit Sicherheit zu ermitteln sein. Es besteht andererseits die Möglichkeit, daß einige Pilze aus dem ungeheuren Heer der *Fungi imperfecti* zur Symbiose mit Algen übergegangen sind.

Zum weiteren Verständnis des Zahlbruckner'schen Systems kann wohl in erster Linie die Kenntnis über die Entstehungsgeschichte der Flechten herangezogen werden. Nach der heute gültigen Auffassung sind die Flechten polyphyletisch von den Pilzen abzuleiten, deren Fruchtformen sie bewahrt haben und an die man sie deshalb oft angeschlossen hat. Eine Angleichung des Flechtensystems an das der Pilze, so die Einteilung in *Ascolichenes* und *Basidiolichenes* (1. und 2. Hauptklasse) ist daher nicht verwunderlich. Eine verwandtschaftliche Beziehung innerhalb des Systems aufzustellen, wird jedoch nur in einigen wenigen Fällen möglich sein, da die Entstehung und Weiterentwicklung der Flechten nur von einzelnen Ästen des Pilzreiches ausgegangen ist. So wird der Ausgangspunkt der *Pyrenocarpeae* (1. Unterklasse) sehr wahrscheinlich bei den *Pyrenomyceten* im Reich der Pilze zu suchen sein. Innerhalb der *Pyrenocarpeae* lassen sich mehrere phylogenetische Entwicklungsreihen erkennen, ebenso wie auch bei den *Gymnocarpeae* (2. Unterklasse), die

*) Engler, A., Syllabus der Pflanzenfamilien, 1. Bd., Berlin, 1954.

vor allem in der Gruppe der *Caliciales* einen engen Anschluß an die Pilzgattung *Mycocalcium* aufweisen.

Die nahe Verwandtschaft der Flechten mit den Pilzen und vor allem ihre Entstehungsgeschichte haben schon verschiedene Systematiker dazu veranlaßt, die Flechten einfach in das System der Pilze einzureihen und die einzelnen Flechtengattungen den ihnen am nächsten stehenden systematischen Pilzeinheiten anzuschließen. Vertreter dieser Anschauung sind in Amerika vor allem Bessey, Clements und Fink. In der europäischen Literatur stellt Nannfeldt die Einbeziehung der Flechtenpilze in das System der *Fungi* zur Diskussion. Seine neue Taxonomie (*Ascobymeniales* und *Ascoloculares*), die im übrigen auch für die gesamten *Ascomyceten* gelten soll, geht nicht mehr von den bisher bekannten Fruchtkörpertypen aus, sondern u. a. von der Art und Weise der Sporenausschleuderung. Die Fruchtkörperformen der *Ascomyceten* erwiesen sich im Laufe der Jahrzehnte doch als weit mannigfaltiger, als daß sie in den Gruppen der *Pyrenomyceten* und *Discomyceten* untergebracht werden könnten. Es haben deshalb verschiedene Systematiker wie Petrak, von Höhnelt, Miller und Nannfeldt versucht, den immer noch wachsenden Formenreichtum der Pilze in ein neues natürliches System zu fassen. Dieser Umbau mit seinen Provisorien und seinen Irrtümern ist z. Zt. noch im Gange und soll auch hier deswegen nur kurz erwähnt sein. Was in einem solchen System die Flechten anbetrifft, so sollen diese in einer gesonderten »biologischen Gruppe« zusammengefaßt und charakterisiert, in ihrem taxonomischen Wert jedoch der neuen Pilzsystematik angeglichen werden. Ein Schema der vorläufigen taxonomischen Einstufung der flechtenbildenden *Ascomyceten* ist 1950 auf dem 7. Internationalen Botaniker-Kongreß in Stockholm vorgetragen worden. Als Grundeinteilung wurden die von Nannfeldt vorgeschlagenen *Ascoloculares* und *Ascobymeniales* angeführt, der sowohl die Flechten (außer den *Basidiolichenes*) als phylogenetische Reihen als auch die entsprechenden Klassen der eigentlichen *Fungi* untergeordnet werden sollen. Der biologischen Eigentümlichkeit wegen sollen die Flechten jedoch in ihrer Behandlung als besondere biologische Gruppe erhalten bleiben. Ob die neuen Einteilungsprinzipien zu praktischen Folgerungen in der Systematik führen werden, ist noch umstritten, da die Anknüpfungsmöglichkeiten der Flechtenzweige an solche der Pilze sehr gering sind. Für einzelne systematische Reihen mag dieses leicht gelingen; andere, deren Vorfahren nicht mehr erkannt werden können, würden dagegen abseits aller bekannten Pilzgruppen zu stehen kommen. Man wird also aus Zweckmäßigkeitsergründen die Lichenen als systematische Ordnung vorläufig beibehalten müssen.

Wenn man heute annimmt, daß die Abteilung der Flechten polyphyletisch aus den Pilzen hervorgegangen ist, so stützt sich dieses auf Schlüsse, die sich aus der Organisation der heute lebenden Vertreter ziehen lassen. Paläobotanische Funde sind bisher nicht gemacht worden und sind wohl auch kaum zu erwarten. Überblickt man die verschiedenen Wurzeln und Möglichkeiten der Lichenisierung, so erkennt man mehrere Hauptgruppen, in die man die meisten Entwicklungsformen einreihen kann. Einmal waren es Algen, auf denen sich Pilze ansiedelten, zuerst vielleicht epiphytisch, dann in Symbiose mit den Algen tretend, aber immer so, daß die Alge gestaltbildend für das Aussehen des Flechtenthallus bleibt. Von einer solchen symbiontischen Verbindung, vielleicht baumbewohnender Pilze mit rindenbewohnenden Luftalgen, die zuerst zufällig und locker, später in festerer Gemeinschaft lebten, mag die phylogenetische Entstehung und weitere Entwicklung dieser Lebensform ausgegangen sein. Primitive Kombinationen dieser Art sind sogar heute noch zu beobachten und werden, der etwas zweifelhaften Stellung wegen, als »Halbflechten« bezeichnet. In der Natur scheinen halbflechtenartige Bildungen von Pilzmyzel und Algenzellen häufig vorzukommen. Dieses läßt sich bei mikroskopischer Betrachtung von grünen Algenanfügen auf der Rinde freistehender Bäume leicht feststellen. Vielfach ist das Verhältnis von Pilz und Alge jedoch einseitig, da ein sonst saprophytisch lebender Pilz Algenzellen angreifen kann und diese mehr oder weniger schnell abtötet. Offensichtlich passen Pilz und Alge in ihrem Stoffwechsel in solchen Fällen nicht immer so zueinander, daß man von einer gelungenen Flechtenbildung sprechen könnte.

Eine weitere Möglichkeit der phylogenetischen Betrachtung besteht darin, vom Pilz als Grundlage der Flechtenbildung auszugehen. Auch bei diesem Typus sind bis heute schon mehrere »Versuche« zur Flechtenbildung beobachtet worden. Eine ganz lose Lichenisierung zeigt z. B. die *Phycomycet*-Flechte *Geosiphon pyriforme*, wo die einzellige Pflanze im Inneren eine einzige Blaualgenzelle beherbergt. Da noch kein morphologischer und zudem nur ein zweifelhafter physiologischer Erfolg des Zusammenlebens erzielt wird, kann die Bildung noch kaum als typische Flechte bezeichnet werden; es ist erst ein tastender Versuch einer Neubildung. Schon weiter fortgeschritten sind die verschiedenen Fälle der Verbindung von *Basidiomyceten* mit Algen. Interessant ist es, daß es sich hierbei immer um Pilze aus solchen Familien handelt, die ganz am Anfang des Systems der *Basidiomyceten* stehen und noch nicht so hoch organisiert sind wie die *Agaricales*. Es sind vor allem Pilze aus den Familien der *Corticaceen*, *Thelephoraceen* und *Clavariaceen*. Diese scheinen noch besonders fähig und geneigt zu sein, sich mit Algen zu verbinden. Die lockere Bindung von *Basidiomyceten* mit Algen wird vielfach dadurch dokumentiert, daß beide Partner auch allein wachsen können. So wird eine in Brasilien vorkommende *Thelephoree* nicht selten von den meist mit ihr zusammenlebenden *Chroococcus*-Algen getrennt vorgefunden. Dieser Pilz zeigt die Eigentümlichkeit, sogar mit verschiedenen Algenarten als *Gonidien* in Symbiose zu leben und unter dem Einfluß der entsprechenden Algen auch andere Formen von Flechten zu erzeugen. Beobachtungen über die Verbindung von *Basidiomyceten* mit Algen können auch in den heimischen Gebieten gemacht werden. So bemerkt man nicht selten auf Fruchtkörpern von *Polyporeen* Ansiedlungen von Algen, die bei mikroskopischer Betrachtung von Hyphen umspinnen zu sein scheinen. Besonders geeignet sind hierzu offensichtlich die Algen *Scytonema* und *Trentepohlia*; mit den *Protococcales* und *Stichococcus*-Algen entsteht nur ein Durcheinander von Algen und Hyphen. Man hat die Vorstellung, daß es sich in solchen Fällen um einen ersten Versuch der Flechtenbildung handelt.

Ähnlich den *Basidiolichenes* weisen auch die *Ascolichenes* noch zahlreiche Fälle auf, bei denen die Lichenisierung noch sehr wenig stabil ist. Es sind dies diejenigen Flechten, bei denen noch der pilzliche Fruchtkörper tonangebend für die Wuchsform ist und die noch kaum zur Ausbildung eines größeren lichenisierten *Thallus* geschritten sind. Oft kann nur genaue Untersuchung entscheiden, ob *Gonidien* vorhanden sind oder ob man einen reinen Pilz vor sich hat, so bei zahlreichen *Pyrenulales* und *Graphidales*. Hier ist eine phylogenetische Ableitungsmöglichkeit der Flechten von den Pilzen leicht durchführbar, und hier finden wir die Gegebenheiten, die Flechten den Pilzen einzugliedern.

Über die Stufen der primitiven Lichenisierungen führt der Weg zu den höchstentwickelten Flechten. Diese unterscheiden sich von den ersten Formen durch ihre, unter natürlichen Bedingungen vorkommende irreversible Natur; denn den meisten Flechtenpilzen dieser Art ist es nicht mehr möglich, längere Zeit ohne Algen zu leben, es sei denn, daß sie auf künstlichen Nährböden kultiviert werden, was schon wiederholt mit Erfolg gelungen ist. Im Gegensatz zu den primitiven Flechtenbildungen ist bei ihnen morphologisch ein ganz neuer Pflanzentyp entstanden, der nicht zuletzt durch die Art der Symbiose und der physiologischen Korrelation von Pilz und Alge einen besonderen gestaltenden Einfluß erhalten hat.

Die Stufen der Flechtenentwicklung weisen die verschiedensten Formen, von den einfachsten »Halbflechten« bis zu den spezialisierten *Ascolichenes* auf; die einen stehen noch am Anfang einer Entwicklungsmöglichkeit, die anderen haben vermutlich schon das Ende ihrer Ausgestaltung erreicht. Physiologisch stellen sie beide etwas Andersartiges und Selbständiges dar, was ihre besondere Behandlung als systematische Einheit den Pilzen gegenüber rechtfertigt.