

48. Friedrich Tobler: Ernährungsphysiologie der Flechten

(Vorgetragen auf der Botanikertagung in Hamburg, August 1953)

QUISPEL (1943/45) hat bei Betrachtung der gegenseitigen Beziehungen zwischen Pilz und Alge in den Flechten sehr umfassende Versuche über die Ernährungsphysiologie der Komponenten wie auch der Flechte angestellt. Ich selbst hatte teils seit acht, teils seit fünf Jahren in Dresden zahlreiche Versuche ähnlicher Art laufen, die indessen sämtlich durch die Kriegereignisse zum Erliegen kamen. Ich verzichtete daher auf eine Wiedergabe zunächst gänzlich. Doch möchte ich nicht verfehlen, sie jetzt mit den Ergebnissen von QUISPTEL in Verbindung zu bringen und den Versuch zu unternehmen, aus beiden Quellen das jetzt über die Ernährungsphysiologie der Flechten Bekannte zusammenzustellen, früher von mir Gebrachtes zu verbessern oder zu ergänzen.

Es muß auffallen, daß man sich nach der SCHWENDENERSCHEN Entdeckung von der symbiotischen Natur der Flechten zunächst keinerlei Vorstellungen über die Ernährungsphysiologie machte. Wahrscheinlich glaubte man, daß das Zusammenleben eines autotrophen und eines heterotrophen Organismus ohne weiteres eine Erklärung sei. Und es mag verwundern, daß auch in PFEFFERS Pflanzenphysiologie (2. Aufl. 1907) der „morphogene Erfolg“ der Symbiose betont, der physiologischen Seite aber nicht gedacht wird. Erst im 20. Jahrhundert sind die Anfänge einer biologischen (und ökologischen) Betrachtung reichlicher geworden. Sie knüpften an die Kulturversuche der beiden Symbionten an (für Pilze REES, MÖLLER, TOBLER, THOMAS, QUISPTEL, für Algen CHODAT, JAAG, QUISPTEL). Dabei darf allerdings nicht übersehen werden, daß meines Erachtens der Ausfall der künstlichen Einzelkultur nicht maßgeblich sein muß für die Betrachtung der Flechte! Also müssen keineswegs in künstlicher Einzelkultur erzielte Ergebnisse hinsichtlich der Stoffwechselprodukte denen der Flechte gleich sein. Längst ist auch bekannt, daß die Kulturmedien für die Pilze oft viel zu stoffreich waren und daß wohl ihr Wesentliches die in ihnen gebotene Feuchtigkeit war. Vielleicht wäre aber auch für die Pilze ähnlich wie für die Algen anzunehmen, daß die Identifizierung der künstlich isolierten mit freilebenden Arten starke morphologische und physiologische Unterschiede bieten kann. Und deshalb steht keineswegs fest, daß selbst innerhalb einer Flechtenart die physiologische Situation immer gleich ist. Wir wissen, daß eine Flechte verschiedene Paarungen besitzen kann (KLEMENT und DOPPELBAUR 1952) und daß — wohl auch deshalb? — die Reaktion bei einer Art verschieden ausfallen kann (LAMB 1951).

Offenbar besteht also keine durchgehende Gesetzmäßigkeit in ernährungsphysiologischer Beziehung. Diese richtet sich vielmehr nach genauer Art der Partner, nach Standort, Alter, Jahreszeit, kurzum nach den gesamten Lebensumständen der Objekte.

Betrachtungen über die Ernährungsphysiologie der Flechten können die „Flechtenstoffe“ nicht umgehen. Ihre Untersucher (ZOPF, HESSE u. a.) sahen

sie als spezifisch gerade für die Flechten an. Ich selbst stellte (1909) sie geradezu als Kennzeichen der vollzogenen Symbiose in der Flechte hin. Wenn sich auch inzwischen durch meine Beobachtungen ergeben hat, daß frei lebende Flechtenpilze einen bezeichnenden Stoff nicht besitzen, während der typische Flechtenstoff der *Xanthoria parietina* auch bei einer Rasse von *Aspergillus flavus* vorkommt (RAISTRICK 1937 und 1940), so gibt es andererseits aber auch Pilze, die bezeichnende und chemisch untersuchte Stoffe eben nur dann erzeugen, wenn sie frei von Algen sind (RIBEIRO und MORS für mein Herpothermion 1950). Und endlich ist wichtig die Beobachtung von LAMB (1951), daß verschiedene Paarungen, d. h. verschiedene Algen in der gleichen Flechtenart verschiedene Reaktionen geben, also wohl verschiedene Flechtenstoffe erzeugen. Bei derartiger „Feinfühligkeit“ der Flechten kommt sicher in jedem Falle den vorliegenden Lebensumständen, so bei Kulturen auf künstlichem Substrat, hohe Bedeutung für den Stoffwechsel und seine Erzeugnisse zu: daher möchte ich mehr auf das gelegentlich farblose Vorkommen der *Xanthoria parietina* (ohne Algen) in der Natur geben, als auf das Auftreten von Parietin in künstlicher Kultur des Pilzes (THOMAS 1942) zu zeigen gelang. Trotz alledem war indessen meine Behauptung, daß der Flechtenstoff bezeichnend für gelungene Symbiose sei, zu weitgehend! Fest steht, daß der Stoffwechsel und seine Erzeugnisse von ihr beeinflusst werden. Etwas Ähnliches nimmt auch QUISPÉL (1943/45) an, wenn er angibt, daß Vermehrung der Flechtenstoffe in der Symbiose ein Zeichen dafür sei, daß diese einen Partner weniger wirksam gemacht habe (a. a. O. 505).

Für die Kohlenstoff-Versorgung können wir ebenfalls sehr verschiedene, das Gesamtbild fast widersprechend gestaltende Angaben machen. Selbstverständlich macht der Pilz, so wie es wohl anfangs vermutet wurde, von der C-Assimilation der Algen und der dabei erzeugten einfachen Kohlehydrate Gebrauch. Das haben sowohl QUISPÉL wie ich selbst festgestellt. Geringer ist die Heranziehung organischer Säuren, aber sie kann auch bestehen. Ebenso aber nutzen auch Algen in der Flechte organischen C aus, und wie DUFRENOY (1918) angab, erfolgt die C-Assimilation auch im Dunkeln, so daß offenbar hier beide Wege nebeneinander möglich sind. Bei diesen Überlegungen darf die höchst wechselnde Morphologie der Flechtenthalli nicht vergessen werden: Bekanntlich liegen bisweilen die Algenschichten so tief unter einer dicken Rinde des Pilzes, daß sie recht wenig Licht bekommen. Das gilt ebenso für solche Thalli, die in Gestein eingebettet sind oder — wenigstens teilweise — in der Erde liegen. Hier können dann algenführende und algenfreie Teile miteinander abwechseln. Interessant sind in diesem Zusammenhang die phyllocladienartigen Stämmchen von *Tominia vesicularis* und *Biatora Wallrothii* (nach Aquarell von ZOFF abgebildet auf Tafel in TOBLER 1925). — Jedenfalls ist zu sagen, daß auch die C-Versorgung höchst wechselreich ist und von den verschiedensten Bedingungen abhängt.

Auch die Stickstoff-Versorgung verläuft nicht nach einem einheitlichen Schema! Sie ist insofern noch komplizierter, als sowohl für Pilz wie für Alge anorganische und organische N-Quellen in Frage kommen. Es ist dabei bedeutungsvoll, daß, wie QUISPÉL erkannte, die Algen durch Asparagin mit N versorgt werden können, solange sie jung sind. Daß aber in späteren Entwicklungsstadien dafür Ammonsalze in Frage kommen.

Damit wird für ein und dasselbe Objekt verschiedene Versorgungsmöglichkeit zu verschiedener Zeit der Entwicklung möglich, das Bild also noch wechselvoller. Mit dieser Tatsache erklären sich auch einige hier und da aufgetretene Widersprüche zwischen einigen Autoren! Dagegen ist nach Versuchen in Holland endgültig die von Russen aufgestellte These abzulehnen, daß bei den Flechten *Azotobacter* und damit (gleichsam durch einen dritten Symbionten) Assimilation atmosphärischen Stickstoffs stattfände. Abweichend von der Mehrzahl der Flechten dürften sich solche verhalten, in denen *Nostoc* auftritt: für diesen ist ja Assimilation atmosphärischen Stickstoffs nachgewiesen, also auch in der Flechte als möglich anzunehmen.

Hinsichtlich der Wasser-Versorgung der Flechte liegen zweifellos noch Unklarheiten vor. Zwar hat GOEBEL (1926) durch die Entdeckung der Quellhyphen teilweise Aufklärung gebracht. Indessen ist seine Vorstellung auf verhältnismäßig wenig Material aufgebaut. Eine Verallgemeinerung ist keineswegs statthaft. Daß es auch in dieser Beziehung verschiedene Typen und verschiedenes Verhalten geben dürfte, erhellt schon aus der Morphologie: Kein Zweifel, daß vielfach die Rinde wasserabstoßende Funktion ausübt und es daher sehr unklar ist, wie das Wasser zu den Quellhyphen gelangt. Ebenso aber steht fest, daß die Algen (wenigstens denen der Flechten nahe verwandte frei lebende) sehr gut Trockenheit vertragen ohne dafür des Pilzes als Hilfe zu bedürfen. Wir müssen daher annehmen, daß auch für die Wasser-Versorgung durchaus verschiedene Wege in der Gesamtheit der Flechte bestehen.

Neuerdings wird aber die Mitwirkung von Wirkstoffen im Stoffwechsel der Flechte von steigender Bedeutung. Ihre Bedeutung bei der Keimung von Sporen des Flechtenpilzes habe ich (TOBLER 1944 in einer in den letzten Monaten des Krieges beinahe untergegangenen Arbeit!) gezeigt. Und QUISPÉL (1943/45) hat ähnliche umfangreiche Versuche vorgenommen. Es mag zutreffen, daß die Mitwirkung von Wirkstoffen während der gesamten Entwicklung der Flechte eine sehr weitgehende und bisher nicht so vorgestellte ist. Die Annahme, daß sie entscheidend für das Wesen der Symbiose sei, ist mit Vorsicht aufzustellen! Denn, wenn auch die Fähigkeit der Bildung bekannter Wirkstoffe für beide Flechtenpartner hier und da, und sozusagen gegenseitige Hilfe leistend, gerade nach QUISPÉL (1943/45) nicht zu bezweifeln ist, so wird auch diese Fähigkeit sicher von den wechselnden Lebensumständen der einzelnen Flechte abhängig sein.

Aus den sämtlichen Betrachtungen ergibt sich zwingend die Notwendigkeit, von jeglicher Verallgemeinerung in der Ernährungsphysiologie der Flechten abzusehen. Es gibt in jeder Beziehung verschiedene, sich geradezu widersprechende Typen hinsichtlich der Aneignung von Nährstoffen, und daher genügt heute das vorhandene Material noch keineswegs für eine allgemeine Darstellung. Wenn die morphologische Entwicklung der Flechten zu recht verschiedenen Typen geführt hat, so liegt physiologisch noch weit größere Differenz vor. Alle an einzelnen Objekten gemachten Beobachtungen und Versuche sind daher nur mit aller Reserve hinzustellen! Als notwendige Ergänzung aber für sie sind ökologische und biologische Beobachtungen in der freien Natur sehr nötig, sie sind bisher arg vernachlässigt worden.

Literatur

- DUFRENOY, 1918: Bull. Soc. Myc. 34, 8.
 GOEBEL, 1926: Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 36, 1.
 KLEMENT und DOPPELBAUR, 1952: Ber. D. Bot. Ges. 65, 166.
 LAMB, 1951: Can. Journ. Bot. 29, 522.
 RAISTRICK, 1940: Ann. Rev. Bioch. 9, 57.
 RIBEIRO und MORS, 1949: Bol. Inst. Quimica Agr. Nr. 15.
 QUISPÉL, 1943/45: Rec. Trav. Bot. Néerl. 40, 413.
 — —, 1951: Antonie v. Leeuwenhoek 17, 69.
 THOMAS, 1939: Beitr. Kryptog.-Flora d. Schweiz.
 TOBLER, 1925: Biologie der Flechten. Berlin.
 — —, 1944: Planta 34, 35.

49. E. Werth: Neue Untersuchungen zum Alter des Pflanzenbaues

(Vorgetragen auf der Botanikertagung in Hamburg, August 1953)

(Mit 1 Abbildung im Text)

In einer ganzen Reihe von Arbeiten habe ich, nunmehr seit 30 Jahren, versucht, die Tatsachen aufzuzeigen, die für die Campignienkultur des mesolithischen Zeitabschnittes das Vorhandensein von Pflanzenbau, Haustierbesitz und was sonst zu einer einfachen Bauernkultur gehört, beweisen. Diese mesolithische Ackerbauphantasie, wie man es genannt hat, ist aufs heftigste bekämpft worden. Da die Gegner derselben jedoch nicht imstande waren, die beigebrachten Tatsachen zu widerlegen, sondern sich darauf beschränkt haben, allgemeine gegenteilige Äußerungen ins Feld zu führen — welche neue Auffassung wäre nicht bekämpft worden? —, so sah ich mich gezwungen, neues Material für meine Theorie beizubringen. Ich komme dabei nochmal zurück auf das Gerstenkorn (siehe Fig. 5 in E. WERTH: Das Campignien als älteste Bauernkultur Europas. Prähistor. Zeitschrift 30. u. 31. Bd., 1939/40, S. 353 bis 371) des Bremer „Schlachthofprofils“, dessen Tiefenlage, und damit mesolithisches Alter zumal durch die Untersuchungen von OVERBECK in demselben Bremer „Blockland“ erhärtet wurden. Es lag im Klei u n t e r dem 3 m mächtigen Bruchwaldtorf, nach dessen Bildungsbeginn erst unsere wärme liebenden Bäume nach OVERBECK einwanderten (Abb. oben rechts). Ein Gerstenkorn, und zwar als Abdruck in einer Tonscherbe — wohlgemerkt: Töpferei kommt ethnographisch nur verkoppelt mit P f l a n z e n b a u vor! — fand sich auch in der Patenstation des Campignien, in C a m p i g n y in Nordfrankreich. Das Campignien dieser Station gründet sich keineswegs, wie behauptet wird, auf Oberflächenfunde. Die Autoren der Monographie von Campigny, SALMON, D'AULT DU MESNY und CAPITAN (1), weisen vielmehr ausdrücklich, unter Beibringung eines Profils, auf die eindeutige und gesicherte Stratigraphie des Fundkomplexes (zwischen Jungdiluvium und Neolithikum) hin (Abb. oben links). Für die deutsche Campignienstation Ellerbeck ist — wie auch in einer ganzen Reihe ähnlicher Fälle — der H u n d als Haustier unbeanstandet geblieben. Ganz abgesehen davon, daß die Ethnographie keine