© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(2.) F. Tobler: Schwendeners Flechtentheorie und die heutige Auffassung[1]).

(Mit 2 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 1. Februar 1921.)

Die SCHWENDENERsche Flechtentheorie ist nicht erschüttert. Doch muß sie heutzutage etwas erweitert werden und einige landläufige Folgerungen aus ihr halten vor der heutigen Biologie keinen Stand. Dies nachzuweisen wird hier versucht im Anschluß an die Arbeit von ELFVING, die die SCHWENDENERsche Theorie von Grund aus umstürzen will und die, trotzdem ich ihrem Ergebnis nicht beipflichte, doch geeignet ist, die Plattform zu einer Selbstkritik der heute üblichen Anschauungen vom Wesen der Flechten zu geben. Für meine eignen Angaben stütze ich mich auf Jahre lange Beobachtungen, die im Rahmen einer „Biologie der Flechten" ihren eigentlichen Niederschlag finden werden und aus denen ich Mangels an Raum vorerst Einzelnes herausgreife.

Die Ansicht der Lehrbücher ist die, daß die Flechten morphologisch eine berechtigte Gruppe sind mit eigner phylogenetischer Entwicklung, der als Ursprung allerdings ein unklares Verhältnis zwischen Pilz und Alge zu Grunde liegt. Bei den heutigen Flechten gilt der Pilz als der Teil, der wie morphologisch, so auch im Symbiontenhaushalt die erste Rolle spielt. Die Vermehrung der Flechten wird meist vorgestellt als neues Zusammentreffen von Algen mit ausgekeimten Schlauchsporen des Pilzes.

Die Entstehungsgeschichte der SCHWENDENERschen Theorie, die von der Ähnlichkeit der Gonidien mit Algentypen ausging (1860), dann den genetischen Zusammenhang von Pilz und Gonidie leugnete, ohne den anatomischen für unmöglich zu halten (1868), und endlich die Flechten allgemein als auf Algen schmarotzende Pilze ansprach (1869), brachte eine einseitige Behandlung des Gegenstandes mit sich. Vor SCHWENDENER, und auf Seite der Flechtensystematiker auch noch späterhin, war der Kreis der fertigen gegebenen Formen ein weites Feld der Arbeit. Fast seitab scheint heute manchen das doch so notwendige, aber leider nie weiter beackerte Arbeitsgebiet REINKEs zu liegen,

1) Vortrag, gehalten auf der Generalversammlung in Halle, am 5. August 1920.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der die Parallele zwischen Pilz- und Flechtensystem geistvoll erörterte und den Flechten wieder zu einer schon zu schwinden drohenden Selbständigkeit half. Die Biologen aber prüften die Theorie mit Erfolg im Experiment, fügten Pilz mit Alge zusammen oder studierten die Teile in der Laboratoriumskultur. Mit der gelungenen Auflösung oder Schöpfung der Flechtengestalt aber war ihr Interesse ziemlich erschöpft; die Theorie hielt den Versuchen stand. Merkwürdig, daß die uns heute am schwersten erscheinenden Einwände der alten Systematiker gegenüber SCHWENDENER von den Biologen nicht der Prüfung für wert gehalten wurden, trotzdem gerade sie die Biologie betrafen: Kein anderer als KREMPELHUBER hatte nämlich auf die Verschiedenartigkeit der Physiologie von Algen und Gonidien als Einwand gegen SCHWENDENER hingewiesen und traf damit ein heute noch kaum erfaßtes Problem. Und KÖRBER hob sodann das Vorkommen von mehreren Algentypen in einem Flechtenthallus als erschwerend für die Theorie hervor und hätte damit den Anstoß zum Einblick in das fast wilde Durcheinander verschiedener Haushalte in jenem Erscheinungskreis geben können, in den neben den Cephalodien die Flechtenparasiten, Parasymbionten, die Halb- und Doppelflechten gehören. Aber kein Biologe ging diesen Weg zu KÖRBERs Widerlegung. Ein dritter Systematiker, NYLANDER, endlich betonte, daß die Algen da fehlen können, wo Flechten am besten gedeihen, auch an die parasitischen Flechten rührt er — und damit an noch jetzt für den Biologen schwer anzugreifende Fragen.

Wie ist es nun möglich, das ELFVING heute wieder meint, alles über den Haufen werfen zu können, was zwei Generationen von Botanikern nachprüften und annahmen? Er hat sich seine Arbeit nicht leicht gemacht. Seine große Abhandlung enthält die beste denkbare Durcharbeitung der für und gegen SCHWENDENER angestellten Untersuchungen und bringt vielfach aus ihnen noch neue und wichtige, sonst weniger gekannte Momente ans Licht. ELFVING hat auch die feinste technische Arbeit nicht gescheut, um den Ursprung der Gonidien nachzugehen.

Aber auch er steht im Banne der geschilderten Enwicklung: Anatomie (und allenfalls Laboratoriumsversuch) sollte siegen über die naive Vorstellung der Morphologen und Systematiker. Ausgeschaltet blieb die Biologie oder gar die Physiologie, die für die Flechten kaum zu bestehen schienen. Und hierin dürfte die Erklärung für manche Irrtümer liegen, hierin die Berechtigung, ja Notwendigkeit der Kritik von Teilen der SCHWENDENERschen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Theorie, hierin die Möglichkeit zum Fortschritt und zur Vertiefung zugleich der neueren Systematik.

1. ELFVING stellt die Frage nach dem Ursprung der Flechten, ob dieser wirklich einem Zufall überlassen gedacht sein soll, der noch dazu sich immer wiederholen müsse. In der Tat ist bei SCHWENDENER die Untersuchung der Entstehung des Zusammenhangs von Hyphen und Algen ein kaum berührter Punkt. Und die bisher vorliegenden Kenntnisse über die Sporenbildung, Ejakulation etc. und das Auftreten der Algen (man pflegt von Anfliegen zu sprechen), würden der biologischen Beobachtung nicht genügen, um das Neuauftreten und die Vermehrung von Flechtenvegetationen in vielen Fällen zu erklären. Übersehen ist aber dabei die Tatsache, die ich aus langer Beobachtung und Versuchen nicht anstehe hier als ausschlaggebend hinzustellen, daß die wesentlichste Vermehrung vieler Flechten durch Fragmentation (Repruduktion) des Thallus, aus Bruchstücken, die beide Komponenten enthalten, erfolgt. Dazu bedarf es gar nicht immer besonderer Einrichtungen wie der Hymenialgonidien; Soredien und Isidien, die in Vorstufen geringerer Vollkommenheit viel weiter verbreitet sind, als man anzugeben pflegt, spielen die Hauptrolle dabei. Die reproduktive Kraft des Pilzmyzels ist auch am Flechtenpilz weitgehend zu beobachten, wie mich viele Versuche lehren, und z. B. eine im Druck befindliche Arbeit von CL. STRATO und mir zeigen wird. Die Vermehrungsfähigkeit der Flechte auf diese Weise ist sogar so reichlich, daß man die oft unerwartet zurückbleibende Entwicklung der Flechtenvegetationen eigentlich schwer damit vereinen kann. Diesem Umstand trägt aber wieder eine andere Tatsache Rechnung, die zweite bisher nicht genügend vorangestellte: Eine große Masse von Flechtenthalli, die entstehen, gelangen nie über eine mäßige (und rein vegetative) Stufe der Entwicklung hinaus. Durch die dualistische Natur der Flechte sind ihre Vegetationsbedingungen vielfach derart komplizierte, daß die Zahl der Fälle, in denen das Optimum erreicht wird, nicht beschränkt werden kann. Dies „Optimum“ ist der Zustand, in dem Pilz und Alge das für das Zustandekommen des Habitus und Baus jeder Flechtenart bezeichnende Gleichgewicht erreichen. Das Gleichgewicht im Haushalt der beiden Teile ist dabei keineswegs mit Gleichstellung innerhalb des gemeinsamen Haushalts verbunden. Einerseits ist in vollentwickelten typischen Flechten der Pilz bekanntermaßen oft im deutlichsten Übergewicht, andrerseits aber muß, wie ich hier schon ausdrücklich zu betonen Gelegenheit nehme, die Ursache

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Formenunterschiede, wie sie die heutige Flechtenwelt bietet, im Grunde in der verschiedenartigen Lage des Gleichsgewichts auch für gleichen Pilz mit gleicher Alge nach Vorkommen, Standort usw. gesucht werden. Nicht verschiedenartige Ausbildung von gleichen Organen und Vorkommen verschiedenartiger Organe, sondern die gegenseitige Lage der beiden Teile im Innern des Flechtenkörpers halte ich für den Ausgang mancher der heute vorliegenden Formen. Entsprechend der Jugend der Flechtenreihe besteht noch eine gewisse Labilität und es bedarf anstrengenderen Suchens nach den die Formen trennenden Eigenschaften, wie das z. B. gerade die so klaren, aber nur physiologisch verständlichen Flechtensäurenmerkmale (ZOPF, HESSE, SANDSTEDE) beweisen. Es ist nicht der Ort hierauf näher einzugehen. Wohl aber ist aus dem Gesagten die Mahnung zu folgern, daß die Flechten auch in den unfertigen Zuständen (Angaben bei mir und bei ZUKAL) in der Natur mehr beobachtet sein wollen als es bisher geschah. Hätte man das bisher mehr getan, so würde man dem Einwand ELFVINGs gegen SCHWENDENER viel leichter begegnen können. Nur unter der herrschenden Vorstellung von der fast stets wieder auf den Zufall angewiesenen Entstehung neuer Thalli, wie sie die starr gebliebene SCHWENDENERsche Theorie nach sich zieht, ist es möglich, daß diese Kontroverse sich erhob.

2. ELFVING hat in der Anatomie der Flechten Beweise dafür zu finden geglaubt, daß aus den Hyphen Gonidien entstehen können. Seine Abbildungen, z. B. für *Parmelia furfuracea* (Tafel 1), lassen die ganze Sorgfalt seiner Technik, aber auch die große Schwierigkeit erkennen, die sich gerade aus der Heranziehung von Mikrotomschnitten ergibt. Ich kann bei versuchter Nachprüfung die scheinbaren Stielchen der Gonidien nur als abgeschnittene, umspinnende, oder auch eindringende Hyphen ansehen. Ich muß aber andrerseits auf die mir oft noch erkennbare Unterscheidungsmöglichkeit durch Färbungen zwischen Algenwand und Hyphen hinweisen, die bisweilen schon mit Chlorzinkjod Aufschlüsse entgegen ELFVINGs Annahmen gibt. Wichtiger aber ist im Rahmen des von ELFVING geschilderten Auftretens und Untergangs der Gonidiengruppen die Vielgestaltigkeit der Myzelteile, die sich bemerkbar macht. Sie ist es, die die gestaltlichen Übergänge zu den Gonidien überhaupt möglich macht oder vortäuscht. Die Frage des Ergrünens ist bei ELFVING sehr kurz abgetan, sie bleibt auch in seinen Beobachtungsreihen ungelöst. Dagegen können manche seiner Bild-Reihen durch Voraugehalten folgender Tatsachen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verstanden werden: Es kommen im Flechtenthallus neben normalen grünen Algen sehr häufig sowohl kränkelnde, mißgestaltete, lebende oder tote, als auch mehr oder weniger farblos gewordene lebende vor. Für die letzteren stellte ich geringere „Umspinnung" fest. Ihr Erscheinen ist im Zusammenhang mit den Erfahrungen an zahlreichen Protococcoideen und Verwandten außerhalb der Flechten durchaus verständlich, sie verlangt nur die Vorstellung, daß im Flechtenhaushalt bisweilen ähnliche Bedingungen vorliegen, wie sie in Algenvegetationen sich finden, um die Algen auf die Kohlenstoffassimilation verzichten zu lassen. Das bedeutet einen erheblichen Gegensatz zur Vorstellung der Flechtensymbiose, bei der die Alge gerade auf die Kohlenstoffassimilation ihr Gastrecht beim Pilz gründen soll. Doch ist das nur scheinbar. Man vergegenwärtige sich, daß bei vielen als Flechten bezeichneten Wesen (z. B. sog. Rindenflechten, wie sie LINDAU genauer untersuchte) oder gewissen Stufen ihrer Entwicklung die Assimilation sich sicher als sehr schwierig erweist, ja durch die Lage der Gonidien (z. B. unter dicken Pilzrinden auch ohne die besonderen Atemporen) unmöglich wird. Ebenso ist das Vorkommen und sogar starke Wachtum der Flechtenpilze ohne Algen in der Natur sehr verbreitet, aus dem Versuch in Kulturen erwiesen (MÖLLER, TOBLER). Keinesfalls war schon bislang die übliche Annahme berechtigt, daß das Zusammentreffen von Pilz und Alge für den ersteren immer eine wesentliche quantitative Förderung bedeuten müsse. Vielmehr bedeutet sie eben nur den besonderen Bildungsreiz, der zu einer bestimmten Flechtenform und (heute) oft allein zur Fruchtkörperbildung führt, bedeutet aber auch, wie ich früher zeigte, den spezifischen Stoffwechsel mit den eigenartigen Endprodukten. Nicht allein aber bei der Entstehung, sondern auch auf jeder anderen Stufe gibt es Abweichungen von der typischen Symbiose, die dann für einen oder beide Teile morphologische Folgen nach sich ziehen können. Ihr ganzer Reichtum ist noch niemals genügend durchmustert worden; man begnügte sich mit den einfachen Angaben, wie dem Vorkommen von „Markhyphen", „Rindenhyphen" und der Darstellung der die Gonidien oft verändernden „Umspinnung". Hierher gehört auch der wichtige Vorstoß NIENBURGs gegen ELFVING, den er durch Beschreibung der „Schiebehyphen" tat, hierher auch die DANILOVsche und von NIENBURG bestätigte Umspinnung in Verbindung mit Eindringen feinster Hyphenteile, die an Ausmaß und Form von den andern erheblich abweichen. Ich will hier anfügen, daß

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ich selbst die eindringenden feinsten Hyphen auch bei *Xanthoria* kenne, und daß sich Bilder wie die von NIENBURG auf dünneren

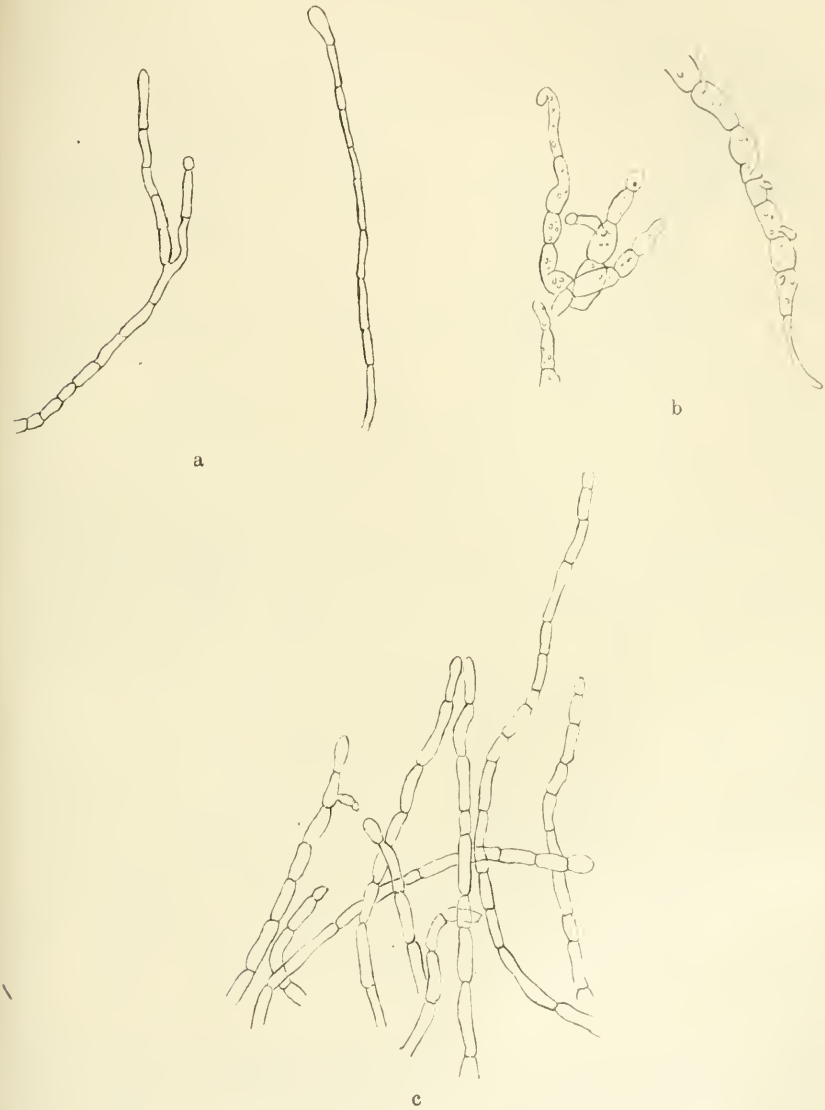

Abb. 1. *Xanthoria parietina.* Wechselnde Hyphenformen und -Maße: a in Flüssigkeit, b Luftmyzel, beides aus halbjähriger Kultur. c aus dem Thallus naher halbjähriger Kultur. Vergr. aller = 490 mal.

Schnitten notwendig als an Sterigmen erinnernde Stielchen abbilden müssen, wie sie ELFVING etwa Tafel I, 25 oder II, 29 bringt.

Und ebenso ergibt sich aus den Kulturen wie aus der Beob-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

achtung der Thalli (gut und schlecht wachsender, algenfreier und in Symbiose lebender) eine Fülle von Wuchsformen der

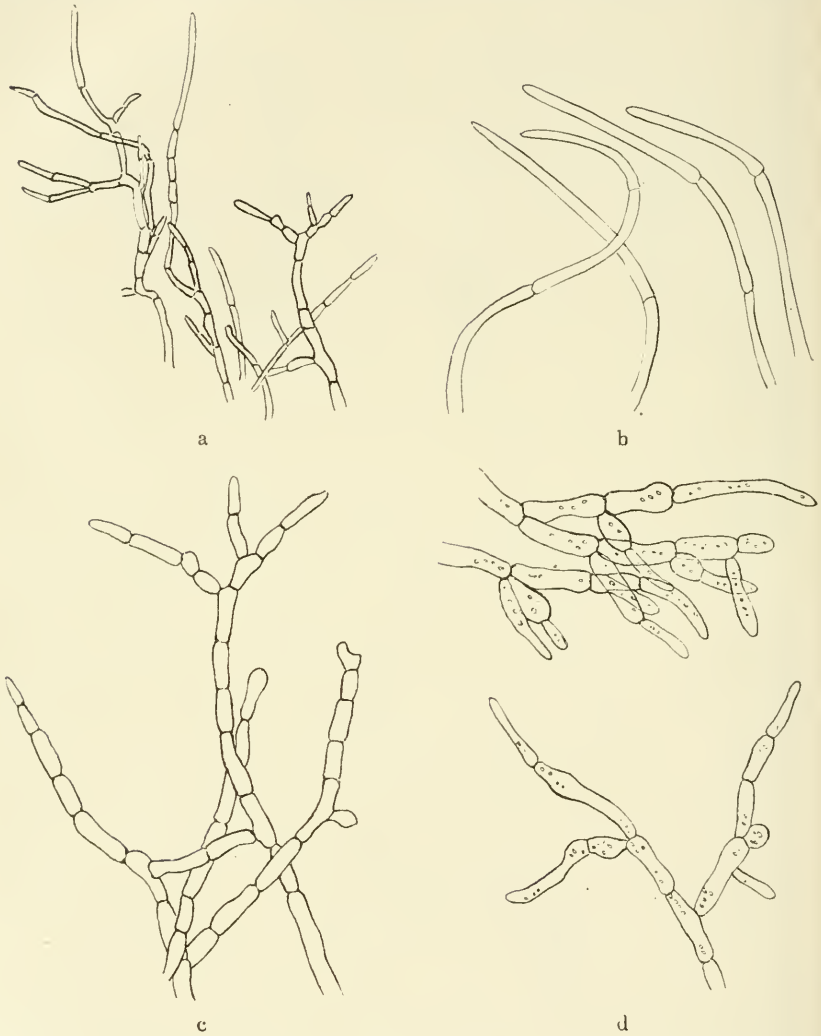

Abb. 2. *Pertusaria communis.* Wechselnde Hyphenformen und -Maße: a und b aus zwei einen Monat alten Myzelien, von Ascosporen in Hängetropfen erzogen, verschiedene Nährlösungen (b mit Pepton). c aus dem Thallus naher halbjähriger Kultur. d wie vor, aber aus Gelatine in Flüssigkeit übertragen. Vergrößerungen a = 190 mal, b—d = 490 mal.

Hyphen, in der bemerkenswerter Weise zahlreiche Bilder wiederkehren, wie sie ähnlich ELFVING als Entwicklungsstufen von Gonidien ansieht und wie sie (abgesehen von dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

grünen Zellinhalt!) tatsächlich als für jede Flechtenvegetation typisch zu gelten haben (vgl. Abb.). Es kann demnach nicht im mindesten bezweifelt werden, daß die Gestalten aus dem Thallus, wie sie auf ELFVINGs Schnitten vorliegen, sich wirklich finden lassen, eine Streitfrage ist nur ihre Deutung. Sie mit der SCHWENDENERschen Theorie in Einklang bringen, setzt aber ganz andere Kenntnis der Gestaltungsfülle der Flechtenpilze voraus als sie herrschend ist und z. B. in den wenigen (stets wieder kolportierten!) alten Bildern zur Anatomie des Flechtenthallus (*Xanthoria* von FRANCK bzw. KNY) ihren Niederschlag gefunden hat.

3. Wollte man hier mit dem Begriff des „Pathologischen" die aus Kultur und Versuch gewonnenen Bilder von den bisher als typisch angesehenen Erscheinungsformen trennen, so muß dem gegenüber betont werden, daß sie sich, wie schon die wenigen aufgeführten Einzelheiten es zeigen, auch in der Natur bei einiger Kenntnis der Standorte und der Biologie der Flechten beschaffen lassen. Das Wichtigste aber in diesem Zusammenhang dürfte sein, daß ganze Gruppen von Flechten in diesem Sinne beobachtet sein wollen. Rindenflechten bei uns, Blattflechten[1]) (BUSSE, FITTING) in feuchtwarmen Klimaten sind anzusehen als Vegetationen, bei denen kaum ein „Habitus" der Flechte zustande kommt, aber doch ein Zusammenleben und ein gestaltender Einfluß der Symbionten aufeinander deutlich zu erkennen ist.

Ja, es wird heute nötig, gegen den Ausdruck von „Flechtenparasiten" oder „Flechtenkrankheiten", wie er der älteren Zeit (und z. B. den hierfür grundlegenden Arbeiten ZOPFs) eigen ist, entschieden Front zu machen. Flechtenparasiten, Parasymbionten usw. sind meist nichts anderes als Analoga zu den Cephalodien, d. h. eigentlich Fälle, in denen sich besonders deutlich die Labilität der Symbiosen zeigt. Siegt die Flechtenkrankheit, d. h. der meist später hinzugekommene Pilz, so ist für diese Kombination eben die Lage zurzeit günstiger. Vielfach genügt bei dem „Flechtenparasiten" aber schon bescheidenere Ausdehnung und Versorgung (durch die vorhandene Symbiose oder die Alge allein), um als den zunächst faßlichen Höhepunkt der Entwicklung ihn die Fruchtbildung erreichen zu lassen. Zweifellos stellt ein solcher Pilz eine Form vor, die in der phylogenetischen Entwicklung dem Flechtenpilzcharakter noch ferner steht. Ist in den genannten Fällen die Sklavennatur der Alge besonders deutlich, so ist umgekehrt ihr Überhandnehmen in halb oder voll entwickelten Flechten durchaus nicht selten.

1) Auch hierzu trage ich an anderem Orte weiteres bei auf Grund von Untersuchungen in Amani.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Grade im Zusammenhang mit den Beobachtungen über Regeneration und normale Vermehrung vieler Formen (so Peltigeren u. a. Laubflechten, wie in bekannter Weise Cladonien u. a. Strauchflechten) zeigt sich, wie die Pilzvegetation oft lange unterdrückt, ja völlig zum Verschwinden gebracht werden kann[1]). Es genügt dafür übrigens schon, auf den wechselnden Habitus jener Standorte hinzuweisen, an denen halbentwickelte Formen („sorediöse Anflüge") häufig sind, wie er sich im Laufe der Jahreszeiten vorstellt. Hier, wo vielleicht niemals eine Vegetation entwickelter (und fruchtbildender) Typen erscheint, erkennt man ein dauerndes Auf und Ab zwischen den Symbionten. Dieser Lage entspricht dann auch die gestaltliche Veränderung der beiden Teile.

Es wird noch langer Einzelarbeit bedürfen, ehe auf diesem Gebiete Übersicht möglich wird. Das im Einzelnen für Pilz wie Alge unabhängig von flechtenbiologischen Wünschen erarbeitete Material über Ernährungsphysiologie will in Zusammenhang gebracht sein mit den so unendlich viel mühsamer zu gewinnenden Beobachtungen an den Symbiosen, nachdem deren spezifischer Stoffwechsel feststeht, aber auch dieser wird, so wie er von ZOPF und mir betont wurde, nur für fertig entwickelte unter diesen phylogenetisch so jungen Pflanzen volle Geltung haben. Das Werden, die vor den Augen sich vollziehende Entwicklung, ist hier das Häufigere und das Arbeitsfeld für den Biologen heute ergiebiger als für den Systematiker. Darum aber darf die SCHWENDENERsche Theorie keineswegs in eine so starre Form gegossen bleiben, wie sie es lehrbuchmäßig heute ist. Physiologisch sagt sie nichts allgemein Gültiges aus, morphologisch umfaßt sie nur ein im zahlenmäßigen Vorkommen bescheidenes Gebiet der Erscheinungen.

Literatur.

ELFVING, F., Untersuchungen über die Flechtengonidien. (Acta Soc. Scient. Fennicae, Helsingfors 1913) [dort die ältere Klassische Literatur].

NIENBURG, W., Über die Beziehungen zwischen den Algen und Hyphen im Flechtenthallus (Ztschr. f. Bot. IX), S. A. o. J.

TOBLER, F., Das physiologische Gleichgewicht von Pilz u. Alge in den Flechten (Ber. d. D. Bot. Ges.) 1909.

— — Zur Biologie von Flechten u. Flechtenpilzen (Jahrb. f. wiss. Bot. 49) 1911.

---

1) In einer Frühjahr 1919 an die „Hedwigia" abgegebenen Arbeit habe ich die Veränderung ganzer Standorte beschrieben; ähnliches findet sich bei STRATO (s. o.).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1920

Band/Volume: 38

Autor(en)/Author(s): Tobler Friedrich

Artikel/Article: Schwendeners Flechtentheorie und die heutige Auffassung 1009-1018