

## Aktivität Saurer Phosphatasen in *Hypogymnia physodes* (L.) NYL. und anderen Flechten nach Behandlung mit Flechtenextrakten

## Activities of Acid Phosphatasen in *Hypogymnia physodes* (L.) NYL. and Further Lichens after Treatments with Lichen Extracts

BRUNO A. MIES

(Manuskripteingang: 15. Juli 2003)

**Kurzfassung:** Die Vitalität von *Hypogymnia physodes* und von Flechten der Gesellschaft *Parmelietum acetabuli* Ochs. 1928 wurde anhand der Aktivität der Sauren Phosphatasen (EC 3.1.3.2) untersucht, nachdem diese kurzzeitig eingequollen oder langfristig über fünf, sieben und neun Monate im Freiland mit Flechtenstoffen und -extrakten monatlich gesprüht worden waren. Zur Anwendung kamen Acetonextrakte aus *Cladina stellaris*, *Cladonia chlorophaea*, *H. physodes*, *Letharia vulpina*, *Ramalina huei*, *Roccella fuciformis* und *Usnea filipendula* und der Reinstoff Solorinsäure. Bei *H. physodes* zeigte der eigene Extrakt und Solorinsäure keine Wirkung, während die Extrakte von *L. vulpina*, *R. fuciformis* und *Cl. chlorophaea* eine deutliche und auch *Cl. stellaris*, *U. filipendula* und *R. huei* eine Minderung der Enzymaktivitäten nach sieben und neun Monaten gegenüber den Kontrollen zur Folge hatten. Die ausgewählten Arten der Flechtengesellschaft reagierten auf die eingesetzten Extrakte ähnlich, wobei besonders der Enzymumsatz der Charakterart *Pleurosticta acetabulum* stark gemindert wurde. Die Untersuchungen belegen eine allelopathische Wirkung von Flechtenstoffen auf das Flechtenwachstum und die chemische Selektion von Arten, um eine Flechtengesellschaft aufzubauen.

**Schlagworte:** *Hypogymnia physodes*, *Parmelietum acetabuli*, Flechtenstoffe, Inhibition der Sauren Phosphatasen, Flechtengesellschaften, chemische Selektion, Allelopathie

**Abstract:** The enzyme activities of acid phosphatasen (EC 3.1.3.2) were examined to assess the vitality of *Hypogymnia physodes* and various lichens of the association *Parmelietum acetabuli* Ochs. 1928 in response to different treatments with lichen substances. The samples were either briefly soaked, or sprayed once every four weeks in the field with lichen extracts or lichen acids and examined after five, seven and nine months, respectively. Extracts were used from *Cladina stellaris*, *Cladonia chlorophaea*, *H. physodes*, *Letharia vulpina*, *Ramalina huei*, *Roccella fuciformis* and *Usnea filipendula*, as well as soloricinic acid. The extract of *H. physodes* itself and treatment with soloricinic acid had no marked influence on enzyme activities in this species. However, the extracts from *L. vulpina*, *R. fuciformis* and *Cl. chlorophaea* significantly reduced enzyme activities in *H. physodes*, and those from *Cl. stellaris*, *U. filipendula* and *R. huei* had a slighter inhibitory effect after seven and nine months compared with control treatments. Similar results were obtained for the other examined species of the *Parmelietum acetabuli*, with the character species, *Pleurosticta acetabulum*, being most seriously affected. The experiments indicate an allelopathic influence of lichen substances on the growth of lichens and the chemical selection of species to constitute a specific lichen community.

**Keywords:** *Hypogymnia physodes*, *Parmelietum acetabuli*, lichen substances, inhibition of acid phosphatasen, lichen communities, chemical selection, allelopathy

### 1. Einleitung

Die Flechten stehen wie andere Pflanzen im Wettbewerb um Raum und Nahrung, insbesondere um Licht und um die Erhaltung und Ausbreitung der Art. Die Konkurrenzfähigkeit der Flechten kann gegenüber Gefäßpflanzen als gering eingeschätzt werden. Deshalb etablieren sie sich häufig unter Umweltbedingungen und an solchen Standorten (Bäume, Fels, offene Böden u.a.), die von Kormophyten nur schwer oder langsam besiedelt werden, und sie besetzen damit offene ökologische Nischen. Sie wachsen dabei oft unter extremen Lebensbedingungen.

Auf Gestein werden sie auch oft als Pionierpflanzen bezeichnet, obwohl eigentlich nur Moose nachfolgenden Kormophyten Ansiedlungsmöglichkeiten bieten. Die Flechten stehen an ihren Standorten im Wettbewerb untereinander und zum Teil mit anderen Kryptogamen (BARKMAN 1958). In ihrem Zusammenleben können sie je nach Standort zu Gemeinschaften zusammentreten, in denen für eine gewisse Zeit eine stabile Artenzusammensetzung vorliegt und in denen sie konkurrierende Arten offenbar ausschließen können.

Verschiedene Konkurrenzfaktoren bestimmen die Zusammensetzung von Flechtengesellschaften. Laubflechten sind in ihrer Gestalt im Wettbewerb z.B. den Krustenflechten überlegen, den Strauchflechten aber im Nachteil (TOPHAM 1977). Einige Arten wie z.B. *Platismatia glauca* bilden eine Zwischenstufe: Sie überwachsen andere dem Substrat anliegende Laubflechten, indem randliche Thalluslappen emporgehoben werden. Dicke und Größe des Lagers und seine Aufteilung spielen im Wettbewerb ebenfalls eine Rolle. DEGELIUS (1940) bemerkte, daß starke Lappung des Thallus für eine konkurrenzschwache Art von Vorteil ist, da sie beim Überwachsen durch eine andere Flechte die Chance hat, einzelne Loben über den Konkurrenten zu schieben, um eventuell dort zunächst als Epiphyt weiterzuleben. Verschiedene Wachstumsgeschwindigkeiten ermöglichen unterlegenen Flechten in der Konkurrenz das Ausweichen. Schließlich gibt es aber – entgegen der morphologischen Erscheinung – Situationen, bei denen manche Krustenflechten von Laub- oder Strauchflechten nicht überwachsen werden können (*Haematomma* spp., *Lecanora* spp., *Ochrolechia* spp., *Pertusaria* spp., *Rhizocarpon* spp.). Diese offensichtlich stoffliche Wirkung wurde von allen Beobachtern in Zusammenhang mit dem Sekundärstoffgehalt gebracht (z.B. BARKMAN 1958, BESCHEL & WEIDECK 1973, DEGELIUS 1940, PLITT 1927, SERNANDER 1912). In der Symbiose produziert der Mycobiont jene aromatischen Flechtenstoffe, die extrazellulär auf den Hyphen abgelagert werden. Die chemisch sehr stabilen Verbindungen (HUNECK & YOSHIMURA 1996) sind in geringem Umfang wasserlöslich; einige Depside und Depsidone lösen sich mit 4,5 bis 57,0 mg/l (MALICKI 1965, SYERS 1969, ISKANDAR & SYERS 1971, 1972, WILLIAMS & RUDOLPH 1974, ARCHER 1981).

Den flechtenspezifischen Substanzen wurden vielerlei Funktionen zugesprochen; RUNDEL (1978) stellte hierzu eine Übersicht zusammen. Auch in der seitdem erschienenen Literatur finden sich keine wesentlich neuen Einsichten zu den Themen Überschußmetaboliten (MOSBACH 1973, aber MATTHES-SEARS & FEIGE 1983), Reservestoffe (ESTEVEZ et al. 1980), Einstrahlungsschutz (RUNDEL 1978), Copigmente der Photosynthese (FAHSELT 1981), Membranpermeabilität (FEIGE 1978, aber GREEN 1970), Gasvolumen im wassergesättigten Thallus (GOEBEL 1926), Enzymregulation (z.B. VICENTE & XAVIER FILHO 1979), Regelung des Symbiosestatus der Algen (VAINSHTEIN & TAKHTADZHAN 1981), Substrataufschluß und Bodenbildung (SYERS & ISKANDAR 1973), Schutzstoffe gegen Tierfraß (PROKSCH & HESBACHER 1997), anti-

bakterielle Wirkungen (VARTIA 1973) und Behinderung der Samenkeimung (LEIBUNDGUT 1952, VAINSHTEIN & TOLPYSEVA 1975).

Bei Landkartenflechten, besonders *Rhizocarpon rittokense*, berichteten BESCHEL & WEIDECK (1973) von einer ein bis fünf Zentimeter umgebenden Inhibitionszone gegenüber anderen Arten. Dahingegen können sich *Rhizocarpon*-Lager untereinander beim Aufeinandertreffen durchwachsen (BESCHEL 1961). Experimentelle Untersuchungen zur Allelopathie unter Flechten wurden bislang aber nur bei der Ascosporenkeimung durchgeführt. PYATT (1973) berichtete von einer Behinderung der Ascosporenkeimung von *Xanthoria parietina* durch Extrakte aus *Hypogymnia physodes* und aus *Ochrolechia parella*. Weiterhin wurde das Sporenwachstum bei *Pertusaria pertusa* durch Flechtenstoffauszüge aus *Usnea comosa* und aus *Xanthoria parietina* gehemmt. WHITON & LAWREY (1982, 1984) vermuteten nach ähnlichen Versuchen in der Vielzahl von Flechtenstoffen ein "allelopathisches Potential" in "Flechtengesellschaften, die sich biochemisch unterscheiden lassen" (übersetzt). In diesen Arbeiten wurden Sporen des *Cladonia cristatella*-Mycobionten durch Vulpinsäure, aber nicht durch Evern- und Stictinsäure an der Keimung gehindert. Die Ascosporenkeimung von *Caloplaca citrina* und *Graphis scripta* wurde desweiteren unter dem Einfluß von Atranorin, Vulpin- und Eversäure untersucht. Die erste Art wurde durch Atranorin, Vulpin- und Eversäure, die Schriftflechte durch Vulpin- und Eversäure in der Sporenkeimung behindert; beide Arten zeigten keine Effekte durch Stictinsäure. Jedoch bemaßten diese Autoren dem stofflichen Einfluß nur für Krustenflechten Bedeutung bei, weil diese eher auf die Sporenverbreitung angewiesen seien als Strauch- und Laubflechten. Letztere könnten meist auf vegetative Verbreitungseinheiten zurückgreifen. Für die letztere, einschränkende Annahme führen sie aber keine Belege an. Untersuchungen von Soredien, Isidien, Thallusbruchstücken und Pyknosporen unter dem Einfluß fremder Flechtenstoffe stehen noch aus. Eine Bearbeitung von intakten Flechtenlagern unter artifiziellem Flechtenstoffeinfluß wurde bislang erst durch MIES & FOLLMANN (1988) durchgeführt. Unter denselben Versuchsbedingungen wie in dieser Arbeit fanden sie Unterschiede im Zuwachs und in der alkalischen Phosphataseaktivität bei *Peltigera rufescens* unter dem Einfluß verschiedener Flechtenstoffe.

Die vorliegende Untersuchung setzte sich experimentell das Ziel, den simulierten Effekt von fremden Flechtenstoffen in intakten Flechten zu untersuchen. Lang andauernde und meist letale

Schädigungen wurden bisher vorwiegend mit Hilfe des Flechtenwachstums, von Nekrosen oder der Akkumulation von Pigmenten (z.B. bei einigen *Parmelia* spp.) beobachtet. Der aktuelle Vitalitätszustand des Flechtenorganismus kann aber nur über physiologische Parameter des Flechtenorganismus erfaßt werden. Da zum Zeitpunkt der Untersuchungen nur unzureichende Möglichkeiten der Erfassung des CO<sub>2</sub>- oder des O<sub>2</sub>-Gaswechsels aller untersuchten Flechten bestanden, wurde auf die enzymatische Methode von SCHMID & KREEB (1975) zurückgegriffen, die die Aktivität der Sauren Phosphatasen (E.C. 3.1.3.2) bei Schädigung durch atmosphärische Gase als zuverlässiges physiologisches Vitalitätskriterium mit Hilfe eines handelsüblichen Testsets untersucht hatten (siehe auch KREEB et al. 1973, BAUER & KREEB 1974). LANE & PUCKETT (1979) untersuchten die Wirkung von Metallen auf diese Enzyme. Die Sauren Phosphatasen dienen im symbiotischen Flechtenorganismus wahrscheinlich zur extrazellulären Dephosphorylierung der ausgeschiedenen Zuckeralkolphosphate nach Abgabe durch den Phycobionten und vor Aufnahme durch den Mycobionten und sind bei Flechten mit Grünalgen-symbionten weit verbreitet (FEIGE 1970, 1978, MATTHES & FEIGE 1983). Über die Kausalbeziehung zwischen dem Zusammenhang von Vitalität und dem Enzymumsatz der Sauren Phosphatasen kann bisher nur spekuliert werden. Es ist auch nicht bekannt, ob es sich bei den Sauren Phosphatasen um membrangebundene oder um sekretierte Enzyme handelt. Deren Aktivitäten sind gegenüber den freilebenden Algen und den kultivierten Flechtenalgen um ein Vielfaches gesteigert. MATTHES & FEIGE (1983) vermuteten im Rückhalt von P<sub>i</sub> die ökologische Bedeutung des Enzyms. Nach FEIGE (1970) scheinen aufgrund der pH-Optima mehrere unspezifische Phosphatasen vorzuliegen; SCHMID & KREEB (1975) gaben drei Isoenzyme an. Die letzteren Autoren fanden auch, daß die Enzymaktivitäten anscheinend mit der aktuellen Luftfeuchte schwanken. Obwohl diese Abhängigkeit nicht weiter auf Quantitäten und Reversibilität untersucht wurde, liegt die Vermutung nahe, daß die betreffenden Enzyme in der Flechtenphysiologie mit einem sinkenden Thalluswassergehalt inaktiviert werden. Deshalb können Untersuchungen im Folgenden nur mit prinzipiell gleich behandelten Ansätzen und Kontrollen durchgeführt und ausgewertet werden.

Zahlreiche Untersuchungen liegen zum Aufbau und zur Funktion der Phosphatasen in der Tier- und Humanphysiologie oder auch zur intrazellulären Funktion in höheren Landpflanzen vor (DUFF et al. 1994). Die Untersuchung der

sauren Phosphatase-Aktivität in der Grünalge *Ulva lactuca* ergab, daß im Meerwasser bei Phosphatmangel die Aktivitäten erhöht sind (Lee 2000). Als Methode der Bioindikation wurde diese Technik aber seit den vorliegenden Untersuchungen nicht mehr an Flechten aufgeführt – wobei in der lichenologischen Literatur auch keine Argumente gegen eine Anwendbarkeit angeführt wurden; überdies wurde die Enzymatik der Flechten nur in anderen Zusammenhängen sporadisch weiter verfolgt (z.B. Ur-ease).

## 2. Material und Methoden

*H. physodes* L. wurde mitsamt der Äste von *Prunus spinosa* in Blankenheim-Hüngersdorf (Nordeifel) entnommen und am Rand einer nahen nordosthängigen Buchenwaldparzelle exponiert (Abb. 1). Die Aktivitäten Saurer Phosphatasen wurden vor der Messperiode, nach 72 Stunden Einquellung und nach sieben und neun Monaten Exposition und vierwöchentlichem Besprühen im Freiland untersucht (pro Versuchsansatz und Flechtenextrakt je n = 4). Laub- und Strauchflechten des Parmeliatum acetabuli Ochs. 1928 (*Pleurosticta acetabulum*, *Anaptychia ciliaris*, *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastri*, *Ramalina farinacea*, *Parmelia sulcata*, *Platismatia glauca*, *Physcia stellaris*) wurden auf ihrem Phorophyten (*Fraxinus excelsior*), die als alte Straßenbäume an der ehemaligen Kreisstraße nach Hüngersdorf (Eifel) wachsen, der Flechtenstoffeinquellung (3d+1d) und für fünf Monate der Freilandbehandlung durch vierwöchentliches Besprühen ausgesetzt. Die einzelnen Versuchsansätze werden in Tab. 1 zusammengefaßt.

In den Untersuchungen wurden Extrakte aus *Rocella fuciformis* (Roc), *Letharia vulpina* (Let), *Usnea filipendula* (Usn), *Cladonia chlorophaea* (Cl.chl.), *Cladonia stellaris* (Cl.st.), *Hypogymnia physodes* (Hyp), *Ramalina huei* (Ram) und Reinstoffe aus der Sammlung ZOPF (Solorinsäure, Sol) eingesetzt. Die Extrakte wurden zuvor aus 0,5–1,2 kg Trockenmaterial durch Eluation mit Aceton für 24–36 h in einer Soxhletapparatur gewonnen (vgl. Methode in WILLIAMS & RUDOLPH 1984) und mit TLC und durch Mikrokristallisation auf ihre Zusammensetzung getestet bzw. mit den Ausgangsflechten verglichen (s. CULBERSON 1969). Entsprechend WHITON & LAWREY (1982, 1984), die eine 2,7×10<sup>-3</sup> molare Konzentration (2,7 µM) im Versuch wählten, wurden von den Reinstoffen und den Extrakten 17 mg auf 50 ml Versuchslösung jeweils frisch angesetzt und kühl und dunkel gelagert. Ein Emulgator (Tween80, Po-

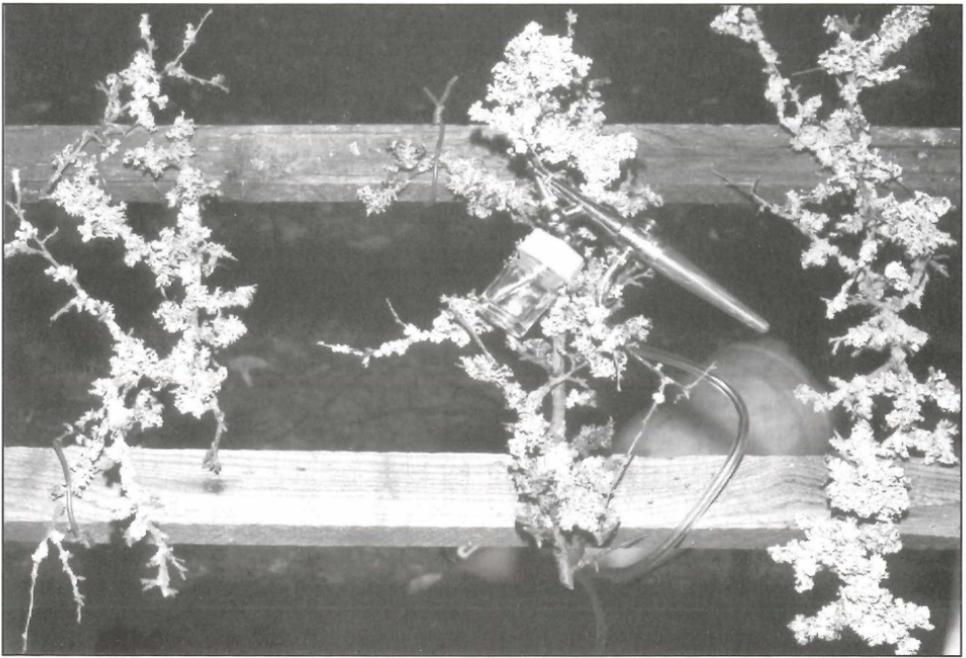


Abbildung 1. *Hypogymnia physodes*-Thalli auf Ästen von *Prunus spinosa* im Langzeitversuch mit mobiler Sprüheinrichtung

Figure 1. Thalli of *Hypogymnia physodes* on twigs of *Prunus spinosa* in the long-term experiments with the mobile spray unit

lyoxyethylen (20)-sorbitan-mono-oleat, Atlas Chem. Indus. Inc.) wurde zur Stabilisierung ausgewählt, der den Zielorganismus minimal physiologisch beeinträchtigt und die Flechtenstoffe selbst nicht verändert (M. FRENZEN, mdl. Mitt.). Im Vorversuch betrug die Aktivität einer Kontrolllösung ohne Emulgator 100 +/- 9,7 %, mit Emulgator 74,3 +/- 7,6 %. Zunächst wurden die Flechtenstoffe in 1 ml heissem Ethanol gelöst, dann mit 0,05 %iger Tween80-Lösung auf 50 ml aufgefüllt. Aus der fertigen Lösung wurden je 10 ml auf etwa 5 g Flechten (TG) mit einem transportablen Druckbehälter und einer Sprayvorrichtung aus dem Dentalbedarf im Feld monatlich aufgesprüht. Die Kontrollen wurden jeweils mit Tween80-Ansatz ohne Flechtenstoffe behandelt. Die Existenz der artfremden Flechtenstoffe wurde mit Dünnschichtchromatographie qualitativ im Anschluss an die Versuche überprüft.

Zur Untersuchung der Physiologie wurden jeweils 4–6 g frisches Flechtenmaterial jeder Art entnommen. Nach subjektiver Auswahl handelte es sich um Thalli mittleren Alters und ohne sorediöse, isidiöse oder degenerative Veränderungen. Nach Entnahme wurde das Untersu-

chungsmaterial bei tags 12–15°C und nachts 6–8° C sowie einer Luftfeuchte von 60 % in einem schattigen Moosgewächshaus gehalten. Während dieser Zeit trockneten die Thalli ab und auf dieses "Lufttrockengewicht" wurden die Enzymaktivitätswerte bezogen; die Kontrollen und die verschiedenen Ansätze wurden alle parallel der gleichen Prozedur unterzogen (je n = 4, vgl. MIES & FOLLMANN 1988). Das Optimum der Aktivität der Sauren Phosphatasen lag bei pH 4,0 (vgl. SCHMID & KREEB 1975). Die Temperatur-Konzentrationsabhängigkeit im Ansatz und die Enzymkinetik wurden ebenfalls im Flechtenextrakt überprüft (KM  $5,4 \cdot 10^{-4}$  M) und die Voruntersuchungen bestätigten die spezifische Aussagekraft der Methode (MIES 1985). Dazu wurden je 1–2 g lufttrockene Flechten (s.o.) in flüssigem N<sub>2</sub> gemörsert und in 15 ml 0,1 M Citratpuffer aufgenommen, ultrahomogenisiert und weitere 15 ml Puffer zugefügt, abzentrifugiert, 10 ml des Überstandes dekantiert und zum Oxidationsschutz der Enzyme mit  $10^{-3}$  M Natriumascorbat (MERCK) versehen. Nach 45 min. bei 37° C, nach Stoppen im Eisbad und nach Zugabe von 1 n NaOH setzte der Extrakt para-Nitrophenyl-phosphat (Fluka) zu einem gelben Kom-

Tabelle 1. Versuchsansätze mit *Hypogymnia physodes* und Flechten des Parmelietum acetabuli  
 Table 1. Experiments with *Hypogymnia physodes* and lichens of the Parmelietum acetabuli

Extrakte und Reinstoffe

Roc *Roccella fuciformis* (Herkunft Kanaren), Let *Letharia vulpina* (Alpen), Usn *Usnea filipendula* (Eifel), Cl.chl. *Cladonia chlorophaea* (Ville b. Köln), Cl.st. *Cladina stellaris* (Friedhof, verm. Skandinavien), Hyp *Hypogymnia physodes* (Eifel), Ram *Ramalina huei* (Kanaren), Sol Solorinsäure (Sammlung Zopf, aus *Solorina crocea*, Alpen)

Kurzbezeichnung (Erklärung s. Text)	Dauer	Daten	Laborversuch: Einquell. / Trockn.	Sprühabstände Freiland
--	-------	-------	--------------------------------------	------------------------

I. *Hypogymnia physodes*

a)	3d + 1d	4 Tage	Jan. 1984	3 Tage / 1 Tag	–
b)	3d + 3W	24 Tage	Jan.–Feb.1984	3 Tage / 21 Tage	–
c)	7 Mon	7 Monate	Aug.1984 –Feb.1985	–	28 Tage
d)	9 Mon	9 Monate	Aug.1984 –Apr.1985	–	28 Tage

II. Flechten des Parmelietum acetabuli

a)	3d + 1d	4 Tage	Nov.1984	3 Tage / 1 Tag	–
----	---------	--------	----------	----------------	---

Bei *Pleurosticta acetabulum*, *Anaptychia ciliaris*, *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastri*, *Ramalina farinacea*, *Parmelia sulcata*, *Platismatia glauca*, *Physcia stellaris*

b)	5 Mon	5 Monate	Nov.1984 –März1985	–	28 Tage
----	-------	----------	-----------------------	---	---------

Let-Extrakt bei *Anaptychia ciliaris*, *Pseudevernia furfuracea*, *Evernia prunastri*, *Ramalina farinacea*, *Parmelia sulcata*, *Platismatia glauca*, *Physcia stellaris*

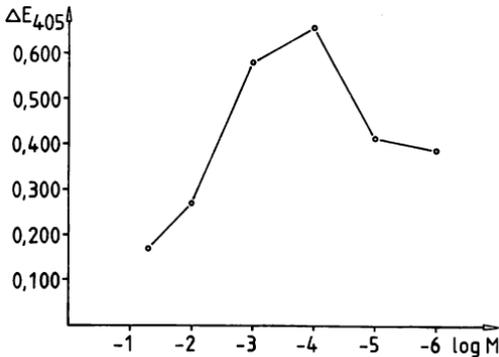


Abbildung 2. Konzentrations-Wirkungs-Beziehung des *Cladina stellaris*-Extraktes auf die Saure Phosphataseaktivität in *Hypogymnia physodes* als Extinktion bei 405 nm; Konzentrationen des *Cl.st.*-Extraktes von  $0,75 \cdot 10^{-2}$  bis  $10^{-6}$  M (-)-Usninsäure; je n = 4

Figure 2. Interconnection between concentration and effect on activity of Acid Phosphatase with *Cladina stellaris* extract soaked in *Hypogymnia physodes* measured by the extinction at 405 nm; concentrations of *Cl.st.* extract ranging from  $0,75 \cdot 10^{-2}$  to  $10^{-6}$  M (-)-Usninsäure; each value n = 4

Tabelle 2. Saure Phosphatasewerte von *Hypogymnia physodes* nach dreitägiger Einquellung und eintägiger (3d+1d) sowie dreiwöchiger Liegezeit (3d+3W) in Prozent der Kontrolle; je n = 4  
 Table 2. Activities of Acid Phosphatase in *Hypogymnia physodes* after three days soaking and further one day (3d+1d) or three weeks resting (3d+3W) in percent of control; each value n = 4

	3d+1d		3d+3W	
	%	+/-s	%	+/-s
<b>K</b>	100	10,8	100	9,0
	[dE 0,310]		[dE 0,290]	
<b>Roc</b>	128,2	13,3	104,5	12,6
<b>Let</b>	130,5	11,9	50,8	12,0
<b>Usn</b>	95,5	9,2	78,0	6,7
<b>Cl.chl.</b>	104,0	9,3	89,5	10,0
<b>Cl.st.</b>	187,4	8,0	44,9	5,7
<b>Hyp</b>	96,4	3,8	75,5	5,1
<b>Ram</b>	121,4	17,4	88,7	10,5
<b>Sol</b>	109,7	9,5	94,5	4,9

Tabelle 3. Saure Phosphatasewerte von *Hypogymnia physodes* nach sieben- (7 Mon) und neunmonatiger Freilandbehandlung (9 Mon) in Prozent der Kontrolle; je n = 4  
 Table 3. Activities of Acid Phosphatase in *Hypogymnia physodes* after seven (7 Mon) or nine month treatments (9 Mon) in the field in percent of control; each value n = 4

	7 Mon		9 Mon	
	%	+/-s	%	+/-s
<b>K</b>	100	2,2	100	9,1
	[dE 0,250]		[dE 0,173]	
<b>Roc</b>	57,1	10,0	41,9	6,6
<b>Let</b>	61,7	2,5	38,1	15,3
<b>Usn</b>	81,4	19,0	73,4	21,2
<b>Cl.chl.</b>	81,0	11,2	72,4	8,2
<b>Cl.st.</b>	91,8	10,0	94,7	15,5
<b>Hyp</b>	95,4	6,4	94,9	5,0
<b>Ram</b>	91,1	12,7	79,2	5,9
<b>Sol</b>	101,2	7,9	107,1	7,4

Tabelle 4. Saure Phosphataseaktivitäten von sieben Flechten des Parmelietum acetabuli nach dreitägigen Einquellen in *Cladina stellaris*-Extrakt. Angaben in % der jeweiligen Kontrollbehandlung; je n = 4

Table 4. Activities of Acid Phosphatase in seven lichen species of the Parmelietum acetabuli after three days soaking with the extract of *Cladina stellaris*. Values in % of each referring control treatment; each value n = 4

	% der Kontrolle	+/-s	Streuung d. Kontr.
<i>Pseudevernia furfuracea</i>	54,6	12,8	7,4
<i>Platismatia glauca</i>	88,7	10,2	5,9
<i>Parmelia sulcata</i>	105,6	8,1	4,3
<i>Pleurosticta acetabulum</i>	67,4	5,9	8,9
<i>Evernia prunastri</i>	39,7	9,8	14,8
<i>Ramalina farinacea</i>	127,8	12,5	7,2
<i>Anaptychia ciliaris</i>	79,3	14,2	9,1

plex um; dieser wurde 1:10 verdünnt und photometrisch bei 405 nm gemessen. Da es sich bei den gemessenen Extinktionen um von der Ansatzkonzentration und von der Verdünnung abhängige Werte (im Bereich von 0,100 bis 0,400) und es sich um einen Gesamtumsatz mehrerer Enzyme handelte, konnten die Werte nur relativ aufeinander bezogen und nicht als absolute Umsätze angegeben werden. Die Enzymaktivitäten wurden auf die jeweiligen Kontrollen des Ansatzes und der untersuchten Arten (= 100 %, auch diese je n = 4) in Prozent bezogen; statistische Signifikanzen wurden aufgrund der geringen Grundgesamtheit nicht angegeben, sie können aber ansatzweise in Abb.3 aus den eventuellen Überschneidungen oder Nichtüberschneidungen der Abweichungen verglichen werden.

### 3. Ergebnisse

Die Abb. 2 zeigt die Konzentrations-Wirkungs-Beziehung des Cl.st.-Extraktes. Das Maximum des Enzymumsatzes durch Cl.st. mit dem dominanten enthaltenen Stoff (-)Usninsäure) wurde zwischen  $10^{-3}$  bis  $10^{-4}$  M festgestellt.

Die Flechtenstoffbehandlungen zeigten nach drei Tagen Einquellung und einem Tag Trockenzeit/Liegezeit (3d+1d) oder nach dreiwöchiger Liegezeit (3d+3W) unterschiedliche Wirksamkeiten (Tab.2). Der Roc-, Let- und besonders Cl.st.-Extrakt erhöhten im 3d+1d-Versuch die Aktivität der Saurer Phosphatasen gegenüber

der Kontrolle. Eine Erhöhung durch Ram fand gegenüber der Kontrolle nicht statt. Ohne Auswirkungen blieben die Usn-, Cl.chl.-, Hyp- und Sol-Extrakte.

In der Tendenz hatten nach 3d+3W die vorher erhöhten Let- und Cl.st.-Extrakte umgekehrt die niedrigsten Phosphataseaktivitäten. Ebenfalls zeigten die Usn- und Hyp-Extrakte Verringerungen im Substratumsatz. Der Ram-Extrakt und die Solorinsäure zeigten auch hier keine Abweichungen von der Kontrolle, und auch der Roc-Extrakt unterschied sich nun nicht.

Die Tab. 3 zeigt die Ergebnisse der sieben- und neunmonatigen Freilandbehandlungen (7 Mon, 9 Mon). Insgesamt wurde beobachtet, daß im Zuge der starken Herbststürme im Okt./Nov. 1984 und der Schneebedeckung im Jan./Feb. 1985 besonders die Roc-, Let- und Cl.st.-Exponate durch Verluste betroffen waren. Die Beobachtung legte die Vermutung nahe, daß durch die Stürme in erster Linie geschädigte und abgestorbene Thalli abgerissen wurden. Die lebenskräftigen Individuen blieben dem Augenschein nach an ihren Substraten haften, was aber leider nicht quantitativ protokolliert werden konnte und gleichzeitig Anregung zu weiteren Arbeiten sein kann. Die absoluten Extinktionswerte in Tab. 2 und 3 gingen kontinuierlich etwa auf die Hälfte zurück, wobei nicht klar ist, ob es sich um ein Behandlungsartefakt über die Versuchsdauer oder um einen generellen jahreszeitlichen Effekt der Flechtenproduktivität handelte. Auch deshalb können die Ergebnisse nur qualitativ auf die je-

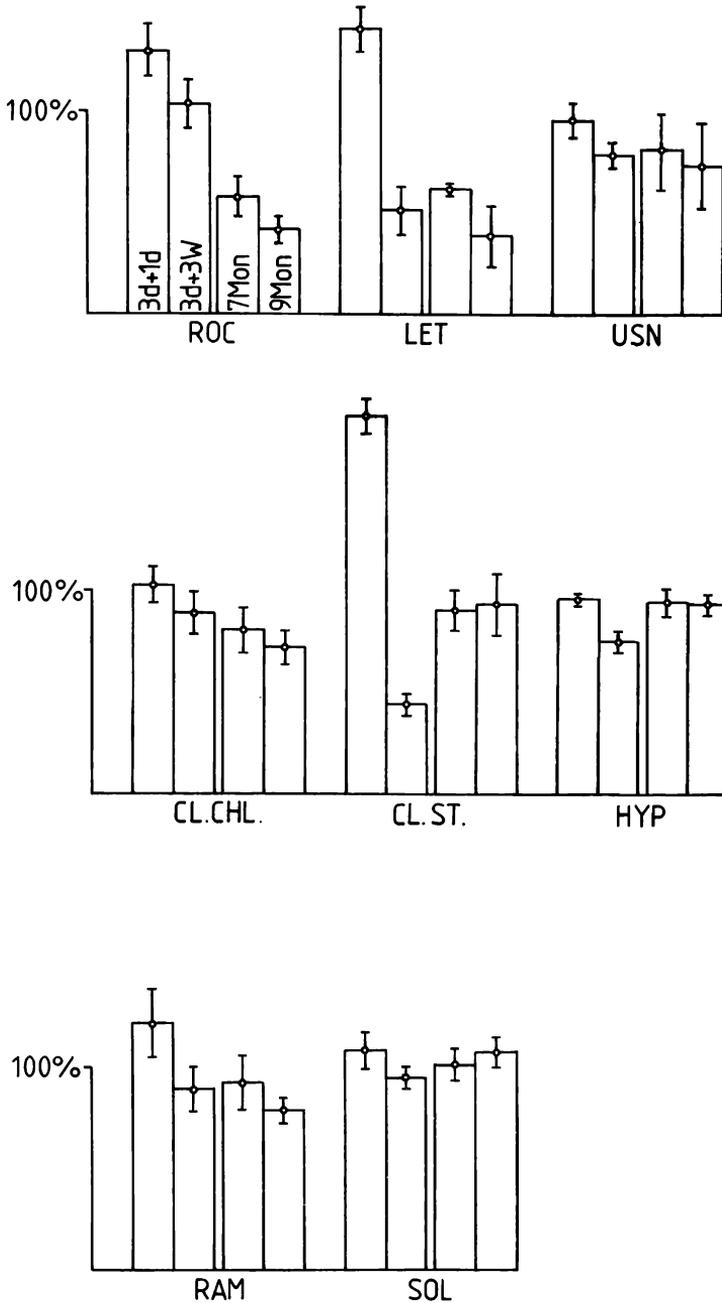


Abbildung 3. Aktivitäten Saurer Phosphatasen in *Hypogymnia physodes* nach eintägiger bzw. dreiwöchiger Liegezeit sowie nach sieben- und neunmonatiger Freilandexposition unter Flechtenstoff- oder Extraktbehandlung (in % der Kontrollen)

Figure 3. Activities of Acid Phosphatase in *Hypogymnia physodes* after seven or nine month exposition under lichen substance or lichen extract treatment in the field followed both by one day or three weeks resting (in % of each referring controls)

Tabelle 5. Saure Phosphataseaktivitäten von sechs Flechten des *Parmelietum acetabuli* nach fünfmonatiger Freilandbehandlung mit *Letharia vulpina*-Extrakt. Angaben in % der jeweiligen Kontrollbehandlung; je n = 4

Table 5. Activities of Acid Phosphatase in six lichen species of the *Parmelietum acetabuli* after five months' treatment with the extract of *Letharia vulpina* in the field. Values in % of each referring control treatment; each value n = 4

	% der Kontrolle	+/-s	Streuung d. Kontr.
<i>Pseudevernia furfuracea</i>	104,0	9,7	7,1
<i>Pleurosticta acetabulum</i>	53,5	17,2	5,6
<i>Pleurosticta acet.</i> (Ablaufkehle aus <i>Anaptychia ciliaris</i> )	30,7	9,2	8,4
<i>Evernia prunastri</i>	81,0	10,9	10,1
<i>Ramalina farinacea</i>	103,9	5,3	2,1
<i>Anaptychia ciliaris</i>	93,8	3,6	8,3
<i>Physcia stellaris</i>	67,8	13,3	4,9

weiligen Kontrollen als Vergleichswerte bezogen werden. Weitere Untersuchungen sollten die Methode derart standardisieren, daß auch die Konzentration der Behandlungslösungen bei Trockenperioden berücksichtigt werden und in welcher Weise sich die applizierten Substanzen verfolgen und quantifizieren lassen.

Die Abb. 3 faßt die Ergebnisse der vier Versuchsperioden von *H. physodes* zusammen. Schon nach sieben Monaten wiesen die Roc- und Let-Extrakte deutlich negative Abweichungen von den Kontrollen auf. Ebenso wie bei ihnen verstärkte sich auch bei Cl.chl. von sieben nach neun Monaten eine schädigende Tendenz; eventuell differierte noch die Behandlung mit Usn-Extrakt. Die Usn- und Cl.st.-Extrakte zeigten im Gegensatz zu den Einquellungsversuchen keine Abweichungen. Der Ram-Extrakt ließ nur nach neun Monaten eine Abweichung erkennen. Eine leichte Erhöhung der Sol-Saure Phosphataseaktivität war nicht signifikant.

Die Tab. 4 gibt die Ergebnisse der Einquellungsversuche an sieben ausgewählten Arten des *Parmelietum acetabuli* nach 3d+1d wieder. Die Aktivität der Saurer Phosphatase war durchwegs bei den Arten vorhanden und sie reagierten in der kurzen Zeitspanne nach der Einquellung unterschiedlich auf das vermutliche Agens (-)-Usninsäure. *Platismatia glauca* und *Parmelia sul-*

*cata* zeigten keinen kurzfristigen Effekt bei der Enzymaktivität. Während die Aktivität bei *Ramalina farinacea* signifikant erhöht wurde (s. zuvor bei *H. physodes* 3d+1d), wurden bei den übrigen vier Arten Minderungen der Saurer Phosphataseaktivität festgestellt (*Anaptychia ciliaris*, *Evernia prunastri*, *Pleurosticta acetabulum*, *Pseudevernia furfuracea*).

Aufgrund der reichhaltigen Verfügbarkeit von *Pleurosticta acetabulum* wurde diese Art exemplarisch im Freilandversuch am Baum des Entnahmestandortes mit Cl.st.-Extrakt behandelt. Nach fünf Monaten Behandlung nach der Methode wie bei *H. physodes* sank die Enzymaktivität auf 37,2% +/-11,5 der Kontrolle. Sechs Flechtenarten der Assoziation wurden ebenfalls mit Let-Extrakt für fünf Monate behandelt (Tab. 5). *Pleurosticta acetabulum* und *Physcia stellaris* wurden deutlich in ihrer Enzymaktivität herabgesetzt; die *Evernia prunastri*-Lager wiesen eine leichte, negative Abweichung zur Kontrolle auf. *Pseudevernia furfuracea*, *Ramalina farinacea* und *Anaptychia ciliaris* behielten etwa gleich hohe Aktivitäten, obwohl bei der letzteren Art – morphologisch sichtbar – nach der Extraktbehandlung größere Thalluspartien verfärbt waren. Unterhalb der behandelten Flächen mit *Anaptychia ciliaris* zeigten in einer Ablaufkehle *Pleurosticta*-Thalli unterseitig ein rotes

Pigment, welches auf letale Veränderungen der Individuen hinwies. Die Enzymaktivitäten dort lagen noch wesentlich tiefer als jene in den eigentlichen Behandlungsflächen.

#### 4. Diskussion

Die Einquellungsversuche (3d+1d und 3d+3W) ergaben teilweise in der Tendenz entgegengesetzte Ergebnisse (Tab. 2). Hatten drei Extrakte zunächst eine Erhöhung der Enzymaktivität zur Folge (3d+1d), wiesen davon zwei nach drei Wochen die niedrigsten Werte auf (3d+3W). Die Ergebnisse der Einquellungsversuche zeigen, daß Flechtenstoffe unterschiedliche Wirkungsstärken und -weisen zu haben scheinen; Beispiele hierfür sind die Isomere (+)- und (-)-Usninsäure. Die Unterschiede der ermittelten Aktivitätsminderungen lassen annehmen, daß die zur Anwendung gekommenen Substanzen von der Artherkunft her verschieden auf die Ziel-*flechte H. physodes* wirken.

Die Behandlung von *H. physodes* mit dem Extrakt der eigenen Art senkte nach drei Wochen zunächst die eigene Enzymaktivität. Im Langzeitversuch gab es hingegen keine signifikanten Abweichungen mehr. Dies läßt einen Einfluß des Flechtenextraktes auf die Stoffwechselbalance des Symbionten vermuten. Einen Hinweis auf eine Deutungsmöglichkeit gibt auch die Konzentrations-Wirkungsbeziehung des Cl.st.-Extraktes (Abb. 2). Dabei wurde bei mehr als 10<sup>-3</sup> molarem Äquivalent des (-)-Usninsäurereichen Extraktes die Enzymaktivität bis auf ein Viertel des Kontrollwertes gehemmt. Bei zunehmender Verdünnung erreichte die Phosphataseaktivität mit 10<sup>-3</sup> bis 10<sup>-4</sup> M die der Kontrolle, um bei höherer Verdünnung aber wieder zurückzugehen. Die Steigerung der Enzymaktivität durch Behandlung läßt sich aus den Versuchen jedoch nicht eindeutig klären; vergleichbare Untersuchungen bei Pilzen oder gar Flechten liegen auch nicht vor. Eventuell könnte eine Aktivitätssteigerung der Phosphatasen über das extrazelluläre Vorhandensein von P<sub>i</sub> gesteuert werden, welches wiederum auf einer Veränderung der Membraneigenschaften des Photobionten durch Flechtenstoffe herangerufen sein könnte (vgl. FEIGE 1978, VAINSHTEIN & TAKHTADZHIAN 1981). Weitere Arbeiten seien damit angeregt, in der die Produktion und die Abgabe der Phyco-biontenkarbohydrate und der Zusammenhang mit den vom Mycobionten eingesetzten Flechtenstoffen untersucht werden können.

Nach sieben Monaten zeigten Extrakte aus *R. fuciformis*, *L. vulpina* und aus *Cl. chlorophaea* mindernde Enzymwirksamkeiten (Tab. 3); *Cl. stellaris* und *R. hueti* unterschieden sich noch ten-

denziell, eventuell war auch der Auszug aus *Usnea filipendula* noch wirksam. Keine Wirksamkeiten zeigten Extrakte aus *H. physodes* und die Solorinsäure. Tendenziell ist damit ein Vergleich der Wirksamkeiten der Flechtenextrakte und -substanzen untereinander bei *H. physodes* möglich.

Bemerkenswert ist die Steigerung der Enzymaktivität bei *Ramalina farinacea* aus dem Parmelietum acetabuli nach Einquellung mit Cl.st.-Extrakt (Tab. 4). *Evernia prunastri* und *Ramalina farinacea*, beides Parmeliaceen mit (+)-Usninsäure, reagierten auf die chirale (-)-Usninsäure in Cl.st. unterschiedlich, was zu weiteren physiologischen Untersuchungen auffordert. Die Enzymaktivität der dominanten Charakterart der Assoziation *Pleurosticta acetabulum* wurde in diesem kurzzeitigen Einquellungsversuch stark herabgesetzt.

Bei der fünfmonatigen Exposition unter Einfluß des Let -Extraktes wurden *Pseudevernia furfuracea* und *Anaptychia ciliaris* nicht und *Evernia prunastri* nur schwach negativ beeinflusst (Tab. 5). Wiederum wurde die dominante *Pleurosticta acetabulum* und die aus der benachbarten Gesellschaft des Stamgrundes hineinreichende *Physcia stellaris* stark herabgesetzt. Es fällt die überproportionale Aktivitätsminderung der häufigen und charakteristischen Arten des Parmelietum acetabuli auf. Hingegen wurden – relativ gesehen – Arten mit breiterer ökologischer Amplitude und dem weiteren Vorkommen in anderen Assoziationen weniger beeinflusst. Dies läßt die Vermutung zu, daß die fremden Flechtenstoffe die schwächeren Mitglieder im Zusammenleben schädigen. Diese könnten als erste auskonkurriert werden, da sie eine engere ökologischer Amplitude haben, und obwohl sie lokal einen hohen Anteil einnehmen können und dort durchaus konkurrenzkräftig sind.

Die vorliegenden experimentellen Untersuchungen unterstützen die Vermutung über die allelopathische Wirkung von Flechtenstoffen von WHITON & LAWREY (1984) und können Hinweise auf ihre allelopathische Funktion in der Zusammensetzung von Gesellschaften geben. Weitere Untersuchungen sollten qualitativ und quantitativ klären, wie sich experimentell die stofflichen Einwirkungen oder die Allelopathie am Flechtenstandort ergründen und messen lassen. Empirisch könnten zunächst sowohl typische Flechtengesellschaften auf gemeinsame Flechtenstoffe und als auch experimentell die Reaktion der Arten auf die Substanzen von Fremdarten untersucht werden. Die insgesamt kursorischen und manchmal noch schwach signifikanten Aussagen dieser Arbeit müßten durch

breitere statistische Basis in verschiedenen Flechtenarten und -gesellschaften abgesichert werden. Dazu bieten physiologische Parameter wie die hier untersuchte Enzymaktivität ein abgestuftes Instrumentarium.

### Danksagung

Die Arbeit ist Herrn Prof. Dr. GUIDO-BENNO FEIGE anlässlich seiner Emeritierung an der Universität Essen gewidmet. Gedankt sei den Herren Priv.-Doz. H. T. LUMBSCH und Dr. C. PRINTZEN für die Diskussionen und besonders Prof. Dr. O. L. LANGE für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

### Literatur

- ARCHER, A. W. (1981): Quantitative distribution of lichen products in Australian scyphose *Cladonia* species. – *Lichenologist* **13**, 259–263
- BARKMAN, J. J. (1958): Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. – N.V. Assen (Koninkl. von Gorcum & Comp.), 720 p.
- BAUER, E. & KREEB, K. (1974): Flechtenkartierung und Enzymaktivität als Indikation der Luftverunreinigung in Esslingen. – *Verh. Ges. Ökol. (Saarbrücken)* 1974, 273–281
- BESCHEL, R. E. (1961): Dating rock surfaces by lichen growth and its application to glaciology and physiography, in: Rasch, G.O. (ed.): *Geology of the Arctic*. – Toronto, 1044–1062
- BESCHEL, R. E. & WEIDECK, A. (1973): Geobotanical and geomorphological reconnaissance in West Greenland 1961. – *Arct. Alp. Res.* **5**, 311–319
- CULBERSON, C. F. (1969): *Chemical and botanical guide to lichen products*. – Chapel Hill (Univ. of North Carol. Press), 628 p.
- DEGELIUS, G. (1940): Studien über die Konkurrenzverhältnisse der Laubflechten auf nacktem Fels. – *Acta Horti Gothoburg.* **14**, 195–219
- DUFF, S. M. G., SARATH, G. & PLAXTON, W. C. (1994): The role of acid phosphatases in plant phosphorus metabolism. – *Physiol. Plant.* **90**, 791–800
- ESTEVEZ, M. P., LEGAZ, E., OLMEDA, L., PEREZ, F. J. & VICENTE, C. (1981): Purification and properties of a new enzyme from *Evernia prunastri* which reduces L-uscnic acid. – *Z. Naturforsch. C*, **36**, 35–39
- FAHSELT, D. (1981): Lichen products of *Cladonia stellaris* and *C. rangiferina* maintained under artificial conditions. – *Lichenologist* **13**, 87–91
- FEIGE, G. B. (1970): Untersuchungen zur Stoffwechselfysiologie der Flechten unter Verwendung radioaktiver Isotope. – *Ber. Deut. Bot. Ges., Vortr. Gesamtgeb. Bot. N.F.* **4**, 35–44
- FEIGE, G. B. (1978): Probleme der Flechtenphysiologie. – *Nova Hedwigia* **30**, 725–773
- GOEBEL, K. (1926): Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. – *Ann. Jard. Bot. Buitenzorg* **36**, 1–73
- GREEN, T. G. A. (1970): *The biology of the lichen symbionts*. – Thesis, Oxford (University of Oxford), 230 p.
- HUNECK, S. & YOSHIMURA, I. (1996): *Identification of lichen substances*. – Berlin (Springer-Verlag), 493 p.
- ISKANDAR, I. K. & SYERS, J. K. (1971): Solubility of lichen compounds in water: pedogenetic implications. – *Lichenologist* **5**, 45–50
- ISKANDAR, I. K. & SYERS, J. K. (1972): Metal complex formation by lichen compound. – *J. Soil Sci.* **23**, 255–265
- KREEB, K., BAUER, E., DJALALI, B., EHMKE W. & SCHMID, R. (1973): Biologisch-ökologische Indikation der Umweltbelastung im Raum Stuttgart-Esslingen. – Stuttgart
- LANE, I. & PUCKETT, K. J. (1979): Responses of the phosphatase activity of the lichen *Cladonia rangiferina* to various environmental factors including metals. – *Canad. J. Bot.* **57**, 1534–1540
- LEE, T.-M. (2000): Phosphate starvation of acid phosphatase in *Ulva lactuca* L. (Ulvales, Chlorophyta). – *Bot. Bull. Acad. Sin.* **41**, 19–25
- LEIBUNDGUT, H. (1952): Flechtenrasen als Hindernis für die Ansamung. – *Z. Forstwirtschaft.* **103**, 162–168
- MALICKI, J. (1965): The effect of lichen acids on the soil microorganisms. The washing down of the acids into the soil. – *Ann. Univ. Mariae Curie Skłodowska C*, **20**, 239–248
- MATTHES-SEARS, U. & FEIGE, G. (1983): Ecophysiology of lichen symbionts, in: LANGE, O. L., NOBEL, P. S., OSMOND, C. B. & ZIEGLER, H. (eds.): *Encycl. Plant Physiol.*, N.S. XII, C, 3. – Berlin (Springer), 423–467
- MIES, B. A. (1985, unveröff.): Untersuchungen über den Einfluß von Flechtenstoffen auf Flechtenlager und Flechtengesellschaften. – Staatsexamensarbeit, Köln (Univ. Köln), 219 S.
- MIES, B. A. & FOLLMANN, G. (1988): Wachstumseinflussung der Blaualgenflechte *Peltigera rufescens* (WEISS) HUMB. (Lichenophyta) durch Flechtenstoffbehandlung, in: GROOTEN, W. & WOELM, E. (Hrsg.): *Beiträge zur Flechtenkunde in Nordwestdeutschland, Arbeitsber. d. Arbeitsgem. Angew. Geogr. Münster* 13. – Münster (Landschaftsverband Westfalen), 65–70
- MOSBACH, K. (1973): Biosynthesis of lichen substances, in: AHMADJIAN, V., & HALE, M.E. (eds.): *The lichens*. – New York (Academic Press), 523–546
- PLITT, C. C. (1927): Succession in lichens. – *Bryologist* **30**, 1–4
- PROKSCH, P. & HESBACHER, S. (1997): Lichen products in lichen herbivore interactions. – *Bibl. Lichenol.* **67**, 91–102
- PYATT, F. B. (1973): Lichen propagules, in: AHMADJIAN, V., & HALE, M.E. (eds.): *The lichens*. – New York (Academic Press), 117–145
- RUNDEL, P. W. (1978): The ecological role of secondary lichen substances. – *Biochem. Syst. Ecol.* **6**, 157–170

- SCHMID, M. L. & KREEB, K. (1975): Enzymatische Indikation gasgeschädigter Flechten. – *Angew. Bot.* **49**, 141–154
- SERNANDER, R. (1912): Studier ofver lafvarnes biologi. I. Nitrofila lafvor. – *Svensk Bot. Tidskr.* **6**, 801–825
- SYERS, J. K. (1969): Chelating ability of fumarprotocetraric acid and *Parmelia conspersa*. – *Plant Soil* **31**, 205–208
- TOPHAM, P. (1977): Colonization, growth, succession and competition, in: SEAWARD, M.R. (ed.): *Lichen Ecology*. – London (Academic Press), 31–68
- VAINSHTEIN, E. A. & TAKHTADZHIAN, E. A. (1981): Physiological changes in the lichen alga *Trebouxia* during cultivation. – *Fiziol. Rast.* **28**, 1037–1044
- VAINSHTEIN, E. A. & TOLPYSEVA, T. (1975): On the influence of lichen extracts on higher plants. – *Bot. Zurn.* [Engl. transl.] **60**, 104–1011
- VARTIA, K.O. (1973): Antibiotics in lichens, in: AHMADJIAN, V., & HALE, M. E. (eds.) *The lichens*. – New York (Academic Press), 547–561
- VICENTE, C. & XAVIER FILHO, L. (1979): Urease regulation in *Cladonia verticillaris*. – *Phyton* (Buenos Aires) **37**, 137–144
- WHITON, J.C. & LAWREY, J.D. (1982): Inhibition of *Cladonia cristatella* and *Sordaria fimicola* ascospore germination by lichen acids. – *Bryologist* **85**, 222–226
- WHITON, J. C. & LAWREY, J. D. (1984): Inhibition of crustose lichen spore germination by lichen acids. – *Bryologist* **87**, 42–43
- WILLIAMS, M. E. & RUDOLPH, E. D. (1974): The role of lichens and associated fungi in the chemical weathering of rock. – *Mycologia* **66**, 648–660

Anschrift des Autors:  
Priv.-Doz. Dr. BRUNO A. MIES, Linnicher Str.  
60, D-50933 Köln,  
e-mail [bruno.mies@uni-essen.de](mailto:bruno.mies@uni-essen.de)

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Decheniana](#)

Jahr/Year: 2004

Band/Volume: [157](#)

Autor(en)/Author(s): Mies Bruno A.

Artikel/Article: [Aktivität Saurer Phosphatasen in Hypogymnia physodes \(L.\) Ny I. und anderen Flechten nach Behandlung mit Flechtenextrakten Activities of Acid Phosphatases in Hypogymnia physodes \(L.\) Ny I. and Further Lichens after Treatments with Lichen Extracts 103-114](#)