

# Pflanzenfeindschaft — Pflanzenfreundschaft<sup>\*)</sup>

(Parasitismus und Symbiose.)

Von Dietrich von Denffer.

Als ich vor dem Kriege als Assistent von Richard Harder am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen tätig war, da stand nicht weit von dem Fenster meines Arbeitszimmers entfernt ein schöner alter Apfelbaum. Alljährlich schmückte er sich Ende April mit vielen tausend weißen, rosenrot überlaufenen Blüten; alljährlich trug er im Herbst hundertfache Frucht.

Kurz vor dem Ausbruch des zweiten Weltkrieges begann dieser Baum ohne äußerlich ersichtlichen Anlaß zu kränkeln. Das Laub vergilbte vorzeitig, der Blüten- und Fruchtansatz ging rasch zurück, und einzelne Zweige begannen zu vertrocknen. Bald zeigten sich darüber hinaus am Wurzelansatz verdächtige Risse und Spalten und stellenweise begann die Rinde sich abzulösen. Damit trat es klar zutage, daß der Baum ein Opfer des Hallimasch geworden war, jenes heimtückischen und unerbittlichen Baumwürgers, der nach einer groben Schätzung in Europa alljährlich mehr Bäume umbringt, als alle übrigen Baumkrankheiten zusammengenommen. — In den nächsten Jahren fanden sich denn auch am Stamm in immer größerer Zahl die honigbraunen, wohl-schmeckenden Fruchtkörper des Pilzes; sie lieferten den Praktikanten des Instituts an dem Tage, an dem der Baum den Gnadentod erleiden mußte, eine letzte wohl-schmeckende Mahlzeit.

Die Infektion der Opfer erfolgt beim Hallimasch auf dem Weg über das Wurzelwerk. Einzelne Stränge des Pilzmyzels, das den Erdboden viele Meter weit nach allen Richtungen hin durch-

<sup>\*)</sup> Festvortrag anlässlich der 346. Jahresfeier der Universität Gießen am 1. Juli 1953.

zieht, legen sich an die gesunden Wurzeln der Bäume an und dringen mit ihren Hyphen in ihr Inneres ein. Oftmals entspinnt sich in diesem Stadium ein erbitterter Kampf zwischen dem Angreifer und seinem Opfer, in dessen Verlauf der angefallene Baum versucht, den Eindringling durch die Ausbildung verkorkender Trennungsschichten abzuschütteln. Aber der Pilz unterstützt seinen heimtückischen Angriff durch die Ausscheidung giftiger Toxine, die das umgebende Gewebe des Baumes — weit über den lokalen Infekt hinaus — schwächen, und damit dem Zugriff immer weiterer nachstoßender Pilzhypen zugänglich machen: — Pflanzenfeindschaft!

Und nun das zweite Beispiel: Vom Winde vertrieben ist ein kleiner Kiefernkeimling weit vom Standort seiner Mutterpflanze entfernt auf kargem sandigen Erdreich zu Boden gefallen. Das Keimwürzelchen findet nur äußerst spärliche Nährstoffe. Man sieht es dem Keimling förmlich an, wie er mühsam um sein Leben kämpfen muß. Da nähern sich seiner Wurzel wiederum die Hyphen eines im Erdreich vegetierenden Pilzes und beginnen sie zu umschlingen. Diesmal handelt es sich um das Myzelium des goldgelben Butterpilzes, eines Porlings, den man häufig in Kiefernwaldungen antreffen kann.

Nach kurzer Zeit ist das gesamte Wurzelwerk unseres Kiefernkeimlings von dem weißen Hyphenflechtwerk des Pilzes umschlungen und wir sind auf das schlimmste gefaßt. — Aber da geschieht ein völlig unerwartetes Wunder: Der erst so kümmerliche kleine Kiefernkeimling beginnt zusehends sich zu erholen. Er reckt und streckt sich und wächst in wenigen Jahren zu einem kräftigen, kleinen Kiefernbaumchen heran, das im harten Lebenskampf seinen Mann steht: Der Pilz hat ihm zur Gesundheit verholfen. — Aber nicht genug damit: Auch der Pilz, der bis zu diesem Zeitpunkt vielleicht schon viele Jahre hindurch — ohne jemals Fruchtkörper hervorzubringen — im Boden vegetiert hat, empfängt in den folgenden Jahren reichen Lohn für seine Hilfe. Die Kiefer stellt ihm nämlich von jetzt ab Jahr für Jahr einen Teil ihrer überschüssigen Assimilate zur Verfügung. Sie trägt auf diese Weise Wesentliches zur kräftigen Entwicklung seines Myze-

liums bei und bald erscheinen alljährlich im Herbst in immer größerer Zahl die goldgelben Fruchtkörper über dem Erdboden: — Pflanzenfreundschaft!

In beiden Fällen sehen wir eine hochentwickelte Blütenpflanze mit einem auf wesentlich niedrigerer Entwicklungsstufe stehenden Pilz in innige wechselseitige Beziehung treten. Beide Male kommt der Pilz — chemisch angelockt — als ungebetener Gast. — Das eine Mal eröffnet er sich mit Hilfe giftiger Toxine einen gewaltsamen Weg in das Innere der Wurzel seines Partners; das andere Mal hält er sich im wesentlichen außerhalb desselben und hilft auf Grund seiner erheblich größeren Körperoberfläche dem Baum bei der Aufnahme der nur in geringer Menge im Boden zur Verfügung stehenden Nährstoffe; im ersten Falle kommt der Pilz als Feind, im zweiten Falle hingegen als Freund.

Feindschaft und Freundschaft! Sind wir wirklich berechtigt, diese Begriffe, die der Sphäre der zwischenmenschlichen Beziehungen entnommen sind, auf die Pflanzen zu übertragen? Diese Frage stellen heißt schon sie verneinen. Alle anderen Naturwesen — mit der einzigen Ausnahme des Menschen — handeln unpersönlich und unbewußt. Sie kennen daher weder Feind noch Freund. Jede unvorsichtige Übertragung derartiger Begriffe kann daher leicht zu Mißverständnissen Anlaß geben. Wenn ich dennoch ganz bewußt die angreifbare Formulierung für mein heutiges Thema gewählt habe, so ist es deshalb geschehen, weil diese Begriffe einerseits in der populären Literatur bereits ziemlich festen Fuß gefaßt haben, und weil ich andererseits im Sinne habe, die Schlußfolgerungen, welche sich aus den biologischen Tatsachen ergeben, die ich mit Ihnen gemeinsam zu sichten gedenke, auf die Sphäre der zwischenmenschlichen Beziehungen zu übertragen; und ich gehe wohl kaum fehl, daß mir das um so leichter gelingen wird, wenn ich den sonst mit Recht im Kreise der Naturwissenschaftler verpönten antropomorphistischen Gesichtspunkt ein wenig in den Vordergrund rücke. Da ich heute nicht ausschließlich zu Fachkollegen spreche, sondern mich an ein größeres Auditorium wende, mögen mir meine gestrengen Herren Fachgenossen diese kleine Freiheit bitte verzeihen.

Als exakter Naturforscher würde ich mich eigentlich darauf beschränken müssen, mit de Bary — ohne jedes Werturteil, wie es in den Worten Feindschaft und Freundschaft nun einmal enthalten ist — von den verschiedenen Formen des Zusammenlebens — der „Symbiose“ also, im weitesten Sinne dieses Wortes — zu sprechen. Mit Schaeede (1) würde ich etwa zur genaueren Kennzeichnung der Beobachtungen zwischen bösartigen oder Dyssymbiosen und gutartigen oder Eusymbiosen zu unterscheiden haben. Die bösartigen Dyssymbiosen sind allgemein unter der Bezeichnung des Parasitismus bekannt; der Nutzen aus dem Zusammenleben ist in derartigen Fällen streng einseitig. Als Beispiel haben wir den Parasitismus des Hallimasch auf dem Apfelbaum kennengelernt. Unser zweites Beispiel hingegen, das Zusammenleben von Kiefer und Goldröhrling, wäre in die Reihe der gutartigen oder Eusymbiosen einzuordnen; entweder üben in diesen Fällen die beiden Partner überhaupt keinen Einfluß aufeinander aus — dieser Fall der Parabiose ist jedoch äußerst selten — oder aber sie nützen sich einseitig oder wechselseitig.

Schon der sich hieraus ergebende Begriff des Mutualismus, der das Prinzip der wechselseitigen Förderung betont, erscheint vielen modernen Biologen verdächtig. Man spricht deshalb lieber von einem wechselseitigen oder Alleloparasitismus, wobei man den Nachdruck auf die Feststellung legt, daß beide Parteien in erster Linie darauf ausgehen, ihrem Partner etwas zu nehmen, und daß sie nur deshalb bereit sind, auch etwas dafür zu geben, weil sie über diese Gabe ohnehin im Überfluß verfügen.

Als dritte und letzte Gruppe der wechselseitigen Beziehungen, die sich zwischen den verschiedenen Organismen einer natürlichen Lebensgemeinschaft ergeben können, wäre schließlich noch auf die weit verbreitete Erscheinung der Antibiosen einzugehen, die in den letzten Jahren einen immer breiteren Raum in Forschung und Praxis einzunehmen beginnen. Wir verstehen darunter die wechselseitige chemische Beeinflussung über größere Räume hinweg. Im Gegensatz zu den bisher besprochenen Symbiosen setzt also eine Antibiose keinen unmittelbaren körperlichen

Kontakt der Partner voraus. Für die gutartigen Fernbeeinflussungen fehlt ein eigener Begriff, weil derartige Fälle, die sicher mindestens ebenso häufig vorkommen wie die bösartigen Antibiosen, stets über kurz oder lang in eine echte *Eusymbiose* übergehen, da beide Partner im Laufe der Zeit aufeinander zuzuwachsen pflegen und auf diese Weise bald in eine innige körperliche Beziehung zueinander treten.

Ernst Küster, dem hochverehrten Emeritus unserer naturwissenschaftlichen Fakultät und Inhaber des Gießener Lehrstuhls für Botanik bis zum Jahre 1951, gebührt das große Verdienst, schon im Jahre 1908, also vor fast einem halben Jahrhundert, alle bis dahin bekanntgewordenen wechselseitigen Beeinflussungen der Pflanzen erstmalig übersichtlich zusammengestellt zu haben (2). Seit jenen Tagen hat er diesen Fragen des pflanzlichen Zusammenlebens einen wesentlichen Teil seiner wissenschaftlichen und publizistischen Tätigkeit gewidmet. Ich habe vor zwei Jahren die Ehre und Freude gehabt, die Lehrkanzel dieses bedeutenden Forschers übernehmen zu dürfen. Es mag daher als ein kleines Zeichen der Dankbarkeit der jüngeren Generation für seine rastlose Forschertätigkeit gelten, wenn ich heute und an dieser Stelle den Gedankenfaden aufzunehmen und fortzuspinnen mich bemühe, dem er so viele Stunden geistiger und experimenteller Arbeit gewidmet hat.

Was die Symbioseforschung auch für den Nichtbiologen so anziehend macht, das sind die Parallelen und Vergleiche, die man zwischen dem Verhalten der unvernünftigen Organismen und dem Verhalten des vernunftbegabten Menschen zu ziehen vermag. „Zusammenleben“ müssen wir alle: Mit der Familie, mit dem Nachbarn, mit Kollegen und Vorgesetzten, mit den anderen Gliedern unseres Volkes; und unser Volk muß mit den anderen europäischen Nationen zusammen leben; die Völker Europas aber mit den anderen Völkern der Welt. Nun bedeutet jedes Leben Schmälerung des Lebensraumes für den Nachbarn. Es ist ein Grundgesetz der gesamten Natur: „Eng ist die Welt . . . und hart im Raume stoßen sich die Sachen; wo eines Platz nimmt, muß das andere rücken. Wer nicht vertrieben sein will, muß vertreiben. Da herrscht der Streit und nur der Starke siegt.“ Auch der Mensch

ist diesem Kampf ums Dasein, dem „struggle for life“ — wie ihn Charles Darwin genannt hat — unterworfen. „Vivere militare est“ sagt schon Seneca und Heraklit lehrt: „Der Kampf ist der Vater, der König aller Dinge.“

Es liegt deshalb nahe, und wir alle haben es persönlich miterlebt, daß Demagogen, die ihre Völker zu einem Eroberungskrieg gegen den Nachbarn aufrufen wollen, das „Naturgesetz“ vom Kampf ums Dasein zitieren. Wem klingt er nicht noch in den Ohren, der Satz, der unsern Kindern schon vom sechsten Lebensjahr an in den staatlich geleiteten Jugendorganisationen als der Weisheit letzter Schluß eingepflegt wurde: „Das Leben ist Kampf, und wer nicht kämpfen will in dieser Welt des ewigen Streits, verdient das Leben nicht.“ Die notwendigen Folgen einer solchen Erziehung sind uns allen nur zu gut bekannt. Alltäglich fällt auch heute noch — nahezu 10 Jahre nach Beendigung des zweiten Weltkrieges, der keinem der Teilnehmer einen Vorteil gebracht hat — das Auge auf die Trümmer unserer zu 80% zerstörten Stadt. Nur dem beispiellosen Fleiß ihrer Bürger ist es zu danken, wenn inzwischen ein Teil der schlimmsten Verwüstungen beseitigt werden konnte.

Wie steht es nun tatsächlich um dieses „biologische Grundgesetz“ vom Kampf ums Dasein, der nach Darwins Auffassung jedem biologischen und phylogenetischen Fortschritt zugrunde liegen soll? Wir wissen heute, daß der Darwinismus in seiner ursprünglichen, strengen Form nur die halbe Wahrheit trifft. Schon Darwin selbst hat in einem einzigen, knappen Satz, die Fundamente seiner Lehre unterminiert: „Könnte erwiesen werden, daß irgendein Strukturteil einer Art ausschließlich zum besten einer anderen Art gebildet sei, so würde dies meine Theorie vernichten.“ Wir kennen heute zahlreiche derartige Strukturen — morphologische und physiologische — die ausschließlich zum Besten einer anderen Art dienen, für diejenige aber, welche sie ausgebildet hat, indifferent oder in einigen Fällen sogar schädlich sind.

Ich brauche nur auf die berühmte „fremddienliche Zweckmäßigkeit“ der Gallen hinzuweisen, über die Sie ja gerade hier in Gießen reiche Gelegenheit gehabt haben, immer wieder so viel

Wunderbares zu hören (3). Man hat den Gedanken der fremd-dienlichen Zweckmäßigkeit dieser ganz offensichtlich nur zum Nutzen der Parasiten geschaffenen Anpassungserscheinung mit der sogenannten „Abkapselungstheorie“ zu widerlegen versucht. Aber Becher hat mit Recht auf diesen Einwurf entgegnet: „Wenn die Naturzüchtung so komplizierte Bildungen, wie sie manche Gallen darstellen, wegen der äußerst fragwürdigen selbst-dienlichen Nützlichkeit derselben entwickeln konnte, warum hat sie dann nicht die einfachere und für die Wirtspflanze viel wertvollere Leistung vollbracht, Vorrichtungen zur Vernichtung oder Ausstoßung der Schädlinge hervorzubringen? Wenn natürliche Zuchtwahl in ihrem Einfluß auf die Wirtspflanzen die Entwicklung der Gallen bewirkt hätte, so müßten diese — sollte man meinen — nicht auf die Förderung der schädlichen Parasiten, sondern auf ihre Entfernung und Vernichtung angelegt sein!“ (4).

Es liegt mir ferne, an dieser Stelle den „kyklopischen Ideenbau“ des Darwinismus — wie ihn Radl einmal genannt hat — zu verkleinern. Niemand wird bestreiten, daß er für immer den bedeutendsten Gedankensystemen, die menschlicher Geist hervorgebracht hat, einzureihen sein wird. Die von Darwin vollzogene kausale Begründung des Entwicklungsgedankens, die diesem zur endgültigen Durchsetzung verholfen hat, hat nicht nur auf die Naturwissenschaften selbst, sondern auch auf die Geisteswissenschaften in ungeahnter Weise befruchtend gewirkt.

Trotz alledem wissen wir aber heute, daß Darwins Lehre vom unerbittlichen Kampf ums Dasein in ihrer weit verbreiteten, primitiven Form des „Kampfes Aller gegen Alle“ falsch ist. Ich habe daher das Empfinden, daß wir Biologen in der augenblicklichen Situation, in der die Menschheit haltlos zwischen Krieg und Frieden schwankt, eine echte Mission zu erfüllen haben, indem wir immer wieder und bei jeder sich dazu bietenden Gelegenheit unser Wissen über die Möglichkeiten des friedlichen Zusammenlebens der Organismen mitteilen. Es gilt eine Irrlehre zu beseitigen, die in den hinter uns liegenden Jahren in unermüdlicher Propaganda durch Presse und Rundfunk in die Hirne der Völker gehämmert worden ist, und die — wie alles Halbwissen

und alle Halbbildung — nur sehr allmählich und mit großen Schwierigkeiten wieder auszurotten sein wird.

Denn der erste oberflächliche Blick scheint ja den Verfechtern des Kampfgedankens hundertprozentig recht zu geben. Betrachten wir doch nur einmal eine Lebensgemeinschaft, wie sie sich tagtäglich vor unseren Augen auftut, wenn wir die Mauern unserer Stadt verlassen und auf das weite Wiesenland vor ihren Toren hinaustreten: Da liegen sie vor uns, die blühenden Wiesen am Schwanenteich und an der Lahn, vor dem Stadtwald und vor dem Schiffenberger Wald. Sie sind übersternt mit Margueriten und Tausendschönchen, mit den goldenen Sonnen der Ranunkeln und des Löwenzahns, mit Schaumkraut und Kuckucksnelken, mit Sauerampfer und Herbstzeitlosen. Das alles sieht so friedlich aus. Und dennoch wissen wir genau, daß sich in Wirklichkeit vor unseren Augen ein erbitterter Konkurrenzkampf abspielt: Konkurrenz um den besten Platz an der Sonne über der Erde; Konkurrenz um die Nährstoffe und Wasserquellen des Bodens unter der Erde. Wer in diesem Kampf schwächlich ist, wird erbarungslos verdrängt. Wer verspätet in die Gesellschaft hineingestellt wird — sei es, weil er als Ortsfremder verspätet zur Keimung und Entwicklung kommt, oder sei es, weil seine Keimung durch ungünstige Umstände verzögert wurde — ist dem Untergang geweiht; keine andere Pflanze wird dem Nachzügler freiwillig ihren Platz einräumen.

Nur dort, wo der Mensch mit unsäglicher Mühe in täglicher Arbeit durch Krauten und Jäten die wilde Konkurrenz in Schach hält — auf Äckern und in Gärten also — können sich auch standortfremde Arten erhalten. Sie zeigen alsdann oftmals durch kräftige Entwicklung an, daß die klimatischen und edaphischen Bedingungen ihnen durchaus entsprechen. In der sogenannten „systematischen Abteilung“ des botanischen Gartens können Sie sich leicht davon überzeugen, daß sogar seltene und empfindliche Arten, die an ihren natürlichen Standorten unter der Konkurrenz ihrer normalen Nachbarn zu leiden haben und sich daher nur schwach entwickeln können, bei Ausschaltung dieser Konkurrenz durch die Hand des Menschen zu mächtigen Individuen von nie geahnter Entfaltungspracht heranwachsen können.

Wenden wir jedoch unseren Blick wiederum den Wiesen-  
gesellschaften zu, so beobachten wir bei genauerem Hinsehen, daß  
der Lebenskampf in derartigen Gemeinschaften über den reinen  
Konkurrenzkampf hinaus zum Teil noch viel erbittertere For-  
men annehmen kann. Nur pflegen wir in der Regel nicht viel  
davon zu bemerken, weil sich dieser Kampf in erster Linie unter  
der Erde im Wurzelbereich abspielt. Hier sind nämlich manche  
Arten in so innige Brührung mit fremden Wurzeln des gleichen  
Lebensraumes getreten, daß es an den Berührungsstellen — viel-  
leicht zunächst rein zufällig, später jedoch in immer stärkerem  
Maße erblich fixiert — zu Verwachsungen und damit zur Um-  
und Überleitung des Nährstoffstromes kommt. So sind die Wur-  
zelschmarotzer entstanden, die als Klappertopf und Augentrost,  
als Läusekraut und Leinblatt, als Wachtelweizen und Sommer-  
wurzarten dem Botaniker besonders interessante ernährungs- und  
entwicklungsphysiologische Rätsel aufgeben. Der Bauer belegt die  
zumeist derben, schlechtes Heu liefernden Arten mit wenig  
schmeichelhaften Namen wie „Milchdieb“, „Kleeteufel“, „Hanf-  
tod“ oder „Schelmenkrut“. Aus der Parabiöse des indifferen-  
ten Wurzelkonkurrenten ist eine Dyssymbiose, ein echter  
Parasitismus geworden.

Das gleiche Phänomen des Übergangs von der Parabiöse zur  
Dyssymbiose — vom friedlichen Nebeneinander zum Parasitismus  
— kann sich auch über der Erde abspielen, wenn zarte und  
schwächliche Pflanzen mit der Kunst des Windens die Fähigkeit  
erwerben, andere, kräftigere Partner ihrer Lebensgemeinschaft  
als Stütze zu benutzen, um sich auf diese Weise einen besseren  
Platz an der Sonne zu erobern. Aus dem indifferenten „Raum-  
parasitismus“ — bei dem die Stützpflanze kaum in ihrer Ent-  
wicklung beeinträchtigt wird — kann auch in solchen Fällen  
leicht ein echter Ernährungsparasitismus werden, indem der sich  
anklammernde Angreifer mit eigens dazu entwickelten Saug-  
organen das Rindengewebe der Stützpflanze durchbohrt und mit  
seinem eigenen Leitbündelsystem den Anschluß an die Nährstoff-  
bahnen der Wirtspflanze sucht und findet. Im Gegensatz zu den  
bisher erwähnten Wurzelparasiten, die der Wirtspflanze im we-  
sentlichen nur das von ihr aufgenommene Bodenwasser mit den

darin enthaltenen Nährsalzen streitig machen, sind die zahlreichen *Cuscuta*-Arten, die zu den parasitierenden Windepflanzen gehören, zur völlig heterotrophen Lebensweise auf Kosten ihrer Wirtspflanzen übergegangen. Sie benötigen daher auch keinerlei Blätter, ja nicht einmal Blattgrün mehr, und weisen auch sonst in ihrem Verhalten manche geradezu tierisch anmutenden Züge auf. So kriecht der fadendünne, wurmförmige Keimling mit leicht erhobenem, kreisende Suchbewegungen ausführenden Vorderende im Laufe mehrerer Tage etliche Zentimeter über den Boden dahin, indem er sich an seinem hinteren Ende selbst aufzehrt, um das hier gewonnene Baumaterial am vorderen Ende zum weiteren Längenwachstum zu verwenden. Im Laufe der Entwicklung scheint sich eine Kette instinktähnlicher Reizreaktionen abzulösen, die interessante Analogien zu den einander ablösenden Verhaltensweisen der blutsaugenden Holzböcke aufweist. Interessant ist auch die Beobachtung, daß der Blühtermin der Wirtspflanze einen gesicherten Einfluß auf die Blütenbildung des Parasiten ausübt: Kommt der Wirt durch Variation der Kulturbedingungen verfrüht zur Blüte, so beeilt sich auch der Schmarotzer, um noch rechtzeitig vor dem Absterben der Wirtspflanze seinen Samen hervorzubringen. Wird dagegen die Blütenbildung des Wirtes durch blühhemmende Faktoren umgekehrt verzögert, so läßt sich auch der Schmarotzer reichlich Zeit, ehe er zur Reproduktion übergeht (5). Dieses äußerst „zweckmäßig“ anmutende Verhalten dürfte kausal dadurch zu erklären sein, daß der Schmarotzer von seinem Wirt nicht nur die Nährsalze und Assimilate, sondern auch dessen für die Auslösung der Blütenbildung verantwortlichen Hormone übernimmt.

Damit wird zum ersten Male ein Umstand deutlich, dem in den Beziehungen zwischen Parasit und Wirt eine entscheidende Bedeutung zukommt: Die Abhängigkeit des Parasiten von seinem Opfer. Je extremer der Parasitismus ausgebildet ist, je größer der Nutzen wird, den der Angreifer von seinem Opfer empfängt, desto größer wird gleichzeitig auch seine Abhängigkeit, desto stärker wird seine persönliche Freiheit eingeschränkt. Waren die zu eigener Photosynthese befähigten Halbschmarotzer noch relativ unabhängig von ihren Wirtspflanzen

und durchaus in der Lage, sich unter Umständen frei von jeder Bindung zu entwickeln, so sind die Vollparasiten oftmals in ihrer Wirtswahl streng spezialisiert. Die Sommerwurzelarten vermögen beispielsweise überhaupt nur noch im innigen Kontakt mit den Wurzeln ihrer Wirtspflanzen zu keimen; stirbt der Wirt aus irgendeinem Grunde vorzeitig ab, so ist es auch um das Leben des Schmarotzers geschehen.

Wird daher der Wirt durch allzu dichten Befall des Schmarotzers übermäßig geschädigt, so daß er vorzeitig zugrunde geht, so sägen sich die Schmarotzerpflanzen durch diese Schädigung im wahrsten Sinne des Wortes selber „den Ast ab“, auf dem sie sitzen und müssen — da sie ja auch in ihrer Blütenbildung vom Wirt abhängig sind — ohne Nachkommenschaft hervorgebracht zu haben, mit ihm gemeinsam zugrunde gehen. Viele Schmarotzerpflanzen — darunter auch unsere *Cuscuta* — versuchen, diesen Mangel durch besonders reichen Samenansatz wieder auszugleichen.

Besonders auffällig und verhängnisvoll für den Schmarotzer wird das Abhängigkeitsverhältnis gegenüber dem Wirt überall dort, wo dieser durch giftige Stoffwechselprodukte des Parasiten, die sogenannten *Toxine*, vorzeitig ums Leben gebracht wird. Diese Toxine sind es ja bekanntlich, die bei vielen bakteriellen Erkrankungen von Mensch, Tier und Pflanze schließlich den Tod herbeiführen. Es liegt auf der Hand, daß die Erzeugung derartiger Giftstoffe für die betreffenden Erreger im höchsten Maße *unzweckmäßig* ist. Denn mit dem jeweiligen Tod des Opfers geht ja auch die Masse der Erreger, die seinen Tod verursacht haben, mit zugrunde. In einem höheren Sinne nützlich können für den Parasiten nur solche Eigenschaften sein, die das Wachstum des Wirtes *fördern* und sein Leben *verlängern*. Wird der Wirt stattdessen umgebracht, so spielen dabei offenbar besondere, noch wenig erforschte Naturgesetze eine Rolle, die etwa in Richtung auf die Erhaltung eines harmonischen Gleichgewichtszustandes zu suchen sein dürften: Wenn sich ein Organismus über das für ihn vorgesehene Maß hinaus vermehrt, so stellt eine Epidemie alsbald das gestörte natürliche Gleichgewicht wieder her.

Es ist in diesem Zusammenhang von Interesse, daß nicht nur die Stoffwechselprodukte parasitischer Angreifer, sondern in

einigen Fällen unnatürlicher Massenvermehrung auch die eigenen Stoffwechselprodukte mancher Organismen zu einer automatischen Einschränkung der Überproduktion führen können. Ich habe solche Hemmstoffe als *Autotoxine* bezeichnet und ihr Auftreten eingehend bei der einzelligen Süßwasseralge *Nitzschia palea* studiert (6).

Teilt man eine überalterte Kultur dieser Alge, die auf Grund einer derartigen Selbstvergiftung mit Autotoxinen ihr Wachstum eingestellt hat, in zwei gleich große Teile, und verdünnt die so gewonnenen Teilkulturen mit destilliertem Wasser, so setzt infolge der Verdünnung der Autotoxine — die nur von einer bestimmten Schwellenkonzentration an entwicklungshemmend wirken — neues Wachstum ein. Der gleiche Versuch läßt sich nach abermaliger Selbstvergiftung der Kulturen noch ein zweites Mal wiederholen. Ohne den Zusatz neuer Nährstoffe konnte auf diese Weise in einem Versuch der Gesamtertrag der Kulturen auf 233% der selbstvergifteten Kontrollkultur erhöht werden.

Pratt hat ein ähnliches Phänomen bei der Grünalge *Chlorella* beschrieben (7). Man hat in Amerika sogar versucht, den verantwortlichen Entwicklungshemmstoff — das Chlorellin — zu therapeutischen Zwecken zu verwenden (8). Kürzlich hat auch ein junger Pariser Veterinärmediziner mit Namen Feller mitgeteilt, daß er mit einem „Grünalgenpuder“ gute Erfolge bei der Behandlung infizierter, bösartig eiternder Wunden erzielt habe: Die Vernarbung der Wunden wurde nach seinen Angaben erheblich beschleunigt (9). In jüngster Zeit haben auch Lefèvre, Jakob und Nisbet über das Auftreten von Autotoxinen bei den Süßwasseralgen *Scenedesmus* und *Pandorina* berichtet (10). Sie stellen die Erscheinung der Selbstvergiftung als *Autoantagonismus* der sehr viel besser bekannten Erscheinung des *Heteroantagonismus* gegenüber, die ich vorhin mit dem Begriff der *Antibiose* gekennzeichnet habe. Lefèvre glaubt, mit derartigen Autoantagonismen den Schlüssel für die Erklärung mancher bisher unverständlicher limnologischer Beobachtungen in der Hand zu haben. Sehr auffällig ist beispielsweise die bekannte Erscheinung sogenannter Wasserblüten, die auf die spontane Massenvermehrung bestimmter Algenarten zurückzuführen

sind. Erst unlängst konnten Sie eine derartige Wasserblüte der einzelligen Alge *Chromulina Rosanoffii* auf dem Teich des botanischen Gartens beobachten. Ebenso schnell und geheimnisvoll wie sie gekommen sind, pflegen solche Wasserblüten auch wieder zu verschwinden. Nur in Fließgewässern können sie sich unter Umständen über Wochen oder Monate erhalten. Man darf deshalb vielleicht mit Lefèvre in abgeschlossenen Gewässern an eine Selbstregulierung derartiger Störungen des natürlichen Gleichgewichts durch die Massenproduktion von Autotoxinen denken.

Sehr viel gründlicher untersucht und infolgedessen auch besser bekannt als die Autoantagonismen sind jedoch die verschiedenen Möglichkeiten des Heteroantagonismus oder der Antibiosen, denen wir uns nunmehr zuwenden wollen: Wenn es schon Stoffwechselprodukte gibt, welche die Vermehrung des gleichen Organismus, der sie hervorgebracht hat, zu unterbinden vermögen, um wieviel wahrscheinlicher ist es dann doch, daß zahlreiche Organismen Stoffe in ihre Umgebung aussondern, die auf fremde Organismen schädigend wirken. Dabei kann es sich sowohl um gasförmige, als auch um wasserlösliche Substanzen handeln.

Bleiben wir zunächst einmal bei der Betrachtung der zuletzt genannten stehen: Es ist eine jedem Aquaristenfreund bekannte Tatsache, daß sich zu seinem Kummer die pflanzliche Lebensgemeinschaft in einem solchen künstlich geschaffenen Biotop häufig in einer anderen Richtung entwickelt und einspielt, als ihm das lieb ist. Besonders häufig beobachtet man das massenhafte Auftreten schmieriger, dunkelblaugrün gefärbter Algen, die bald sämtliche teuer erworbenen Pflanzen sowie die Glasscheiben des Aquariums überziehen und einen wenig erfreulichen Anblick bieten. Nur Wenige wissen, daß man dieser Plage auf sehr einfache Weise durch das Einsetzen der zierlichen Armleuchteralgen Herr werden kann. Schon kurze Zeit darauf werden die Blaualgen braun und beginnen abzusterben. Wir sind zur Zeit dabei, die stofflichen Grundlagen dieser Antibiose einer genaueren Analyse zu unterziehen.

Derartige antibiotische Algenwirkungen scheinen sich nicht einmal ausschließlich gegen andere Algen zu wenden. Man

kann sich gut denken, daß auch tierische Organismen einer ähnlichen antibiotischen Wirkung ausgesetzt sind. So gibt Lefèvre an, daß der Fisch *Gardonus rutilus* in den Kanälen des Parks von Rambouillet eine deutliche Größenabhängigkeit von dem Massenauftreten der Alge *Aphanizomon* aufweist; wird er in sauberes, algenfreies Wasser übertragen, so treten an Stelle der verkleinerten Algenwasserform wieder normal große Individuen auf (11).

Daß auch gasförmige Pflanzenausscheidungen antibiotische Eigenschaften — sogar den Menschen gegenüber — entwickeln können, wird wohl jedem von Ihnen schon einmal deutlich geworden sein, wenn er des Abends vergessen hat, den Jasmin- oder Nelkenstrauß, der ihn während des Tages erfreut hat, aus dem Schlafraum zu entfernen: Kopfschmerz und schwere Träume sind bei empfindlichen Personen die sichere Folge. In Griechenland soll der Aufenthalt unter blühenden Oleanderbüschen in den heißen Mittagsstunden Schwindel und Erbrechen hervorrufen. In einer englischen Zusammenstellung über die verschiedenen Möglichkeiten des Selbstmordes fand ich jüngst sogar an letzter Stelle — als Kuriosum — den selbstgewählten Tod durch Blumendüfte angegeben.

Eine eingehende Studie hat Molisch in seinem Buch über die „Allelopathie“ den Wirkungen des Apfeligases gewidmet. Schon Schiller hat sich bekanntlich zur Steigerung seines Lebensgefühls und seiner Produktivität des Apfelduftes bedient (12). Molisch hat zeigen können, daß das Apfeligas (es handelt sich im wesentlichen um Aethylen) eine deutlich entwicklungshemmende Wirkung auf die Keimlinge zahlreicher Pflanzen ausübt. Für die Hausfrau ist es wichtig, zu wissen, daß frühreife Apfelsorten bei gemeinsamer Lagerung mit spät reifenden Sorten die letzteren zu beschleunigter Reifung anregen und auf diese Weise bei unsachgemäßer Einlagerung erheblichen wirtschaftlichen Schaden hervorrufen können.

Neben diesen gasförmigen Ausscheidungen hat man aber in den letzten Jahren auch den wasserlöslichen Exkreten der höheren Pflanzen — die teilweise unmittelbar aus den Wurzeln in den Boden übertreten, teilweise mit dem Regenwasser von Stengeln und Blättern abgewaschen werden und auf diese Weise in das

Erdreich gelangen — immer stärkere Beachtung geschenkt. Als einer der ersten hat **M a d a u s** auf die von derartigen Exkreten verursachten Fernwirkungen hingewiesen. Er untersuchte vor allen Dingen die gegenseitige Beeinflussung von Heil- und Wirkstoffpflanzen. **B o d e** hat in exakten Versuchen zeigen können, daß die Blattausscheidungen des Wermuts die Keimung des Fenchels hemmen und später zu einer Vereinfachung der Blattgestalt bei gleichzeitiger Steigerung der Sukkulenz führen (13).

Neuerdings hat sich vor allen Dingen **W i n t e r** (14) mit seinen Mitarbeitern eingehend mit derartigen Untersuchungen beschäftigt. Er hat unter anderem zeigen können, daß die Kaltwasserauszüge aus Hafer-, Gersten-, Weizen- und Roggenstroh nicht nur die Bodenmikroflora beeinflussen, sondern darüber hinaus eine unmittelbare Wirkung auf die Entwicklung verschiedener anderer landwirtschaftlicher Kulturpflanzen ausüben vermögen. So wird beispielsweise die Entwicklung von Weizenkeimlingen durch Haferstrohauszüge beeinträchtigt, während im Gegensatz dazu die Luzerne durch die meisten Stroh-Auszüge eine Förderung erfährt. „Stroh ist also durchaus nicht so indifferent, wie der Landwirt leicht anzunehmen geneigt sein wird“ (15). Auch im Fichtenrohhumus sind offensichtlich wasserlösliche Substanzen angereichert, welche die Keimung von Fichten- und Kiefern Samen deutlich beeinträchtigen (16).

Hier scheint sich der modernen Pflanzensoziologie, die nach den Ursachen der natürlichen Vergesellschaftungen fragt, noch ein weites Arbeitsfeld aufzutun. In vielen Fällen gelingt es nämlich nur sehr unvollkommen, die Gesellschaftstreue bestimmter Arten auf oekologische Faktoren zurückzuführen: „Wo der Förster hat gefichtet, da ist die Natur vernichtet“ lautet ein bekannter Spruch. Praktische Land- und Forstwirte sind daher nicht minder als Botaniker und Phytopathologen an den Ergebnissen der Symbiosforschung interessiert. Wer würde nicht aufhören, wenn er hört, daß gegen den Erreger der Kohlhernie — einen niederen, schwer ausrottbaren Wurzelpilz, der jahrelang im Boden überdauern kann — eigentlich nur der mehrjährige Zwischenbau von Knoblauch oder Zwiebeln wirksam hilft.

Wir kommen damit zu einem modernen Anwendungsgebiet der Antibioseforschung, das in den letzten Jahrzehnten einen immer breiteren Raum einzunehmen beginnt: Zu der Suche nach spezifischen Antibioticis gegen human- und tierpathogene Bakterien. Der Aufstieg dieser Forschungsrichtung, die in der industriellen Massenproduktion der heute allgemein verbreiteten Heilmittel Penicillin, Streptomycin und Aureomycin ihren vorläufigen Gipfel gefunden hat, begann 1929 mit der Entdeckung des Engländers Alexander Fleming, daß *Penicillium notatum* — eine unbeabsichtigte Verunreinigung auf seinen Bakterienkulturen — die Entwicklung von Staphylokokken zu hemmen vermag. Wir wissen jedoch, daß John Parkington schon im Jahre 1612 in seinem Arzneimittelbuch empfohlen hat, Pilze als Antisepticum auf Wunden zu legen; schon vor 300 Jahren sind also — wenn auch ohne genaueres Wissen um die Zusammenhänge — Antibiotica als Arzneimittel verwendet worden (17).

In jüngster Zeit gewinnen die Antibiotica verschiedener Strahlenpilze oder Aktinomyceten immer mehr an Bedeutung. Diese Organismen kommen in jedem Erdboden vor. Auch die Komposte von Stallmist und anderen pflanzlichen Resten stellen eine wahre Fundgrube für Aktinomyceten dar. Parasitisch treten sie auf Pflanzen als Erreger des Kartoffel- und Rübenschorfs, auf Tier und Mensch als Erreger von Kiefer-, Hirn- und Lungenerkrankungen auf. Dieser Schaden steht jedoch in keinerlei Verhältnis zu dem Nutzen, den der Mensch den Antibioticis Streptomycin und Aureomycin verdankt. Zahlreiche Bakterienseuchen haben durch sie ihre Schrecken verloren.

Da es sich bei diesen Aktinomyceten — wie wir gehört haben — um ausgesprochene Bodenorganismen handelt, und auch die Schimmelpilze in Böden weit verbreitet sind, nimmt es uns nicht wunder, daß diese Organismen auch in den natürlichen Böden ihre antibiotischen Wirkungen entfalten. Rippel gibt an, daß ein einziges Gramm gesunder Ackererde mindestens 100 Millionen Mikroorganismen verschiedenster Art enthält. Erst in den letzten Jahren hat man sich tastend an die schier übermenschlich anmutende Aufgabe herangemacht, etwas Licht in die sich hieraus

ergebenden Beziehungen und Wechselwirkungen hineinzutragen, die jeder exakten Analyse zu spotten scheinen. Löst man nämlich einen einzelnen Organismus aus der natürlichen komplexen Vielfalt der Beziehungen heraus, um ihn nach bewährten Methoden im Laboratorium isoliert zu betrachten, so erhält man vielfach völlig andere Ergebnisse, als unter den natürlichen Bedingungen im Freiland. Diese Komplexität des Bodenlebens ist es, welche sein Studium auf der einen Seite so ungeheuer schwierig, auf der anderen Seite aber auch gerade wieder so reizvoll macht. Einige Beispiele mögen Ihnen diese Zusammenhänge ein wenig genauer erläutern:

Der Erreger der Wurzelfäule *Ophiobolus graminis* kann dem Weizen erfahrungsgemäß nur auf leichten sandigen Böden gefährlich werden; auf schweren Schwarzerdböden tritt die Krankheit dagegen niemals auf. Das ist nach den Untersuchungen von Winter darauf zurückzuführen, daß in den schweren Böden zahlreiche Mikroorganismen vorkommen, die in den leichten Böden fehlen und in den schweren Böden um die Weizenwurzeln eine Art Schutzschicht bilden, welche den Angriff des Parasiten *Ophiobolus* auf antibiotischem Wege abstoppt (18).

Was aber veranlaßt diese Schutzorganismen, freiwillig den Schutz der Weizenwurzeln zu übernehmen? Mit dieser Frage rühren wir an die Kernfrage des ganzen Symbioseproblems. — Die Antwort ist überaus einfach und leicht verständlich: Natürlich scheiden die Organismen nicht nur schädliche und giftige Stoffe in das umgebende Medium aus, sondern zur gleichen Zeit treten ununterbrochen auch wertvolle und nützliche Stoffwechselprodukte — wie Zucker und Eiweißbausteine — durch ihre Oberfläche ins Freie. So hat man z. B. nachgewiesen, daß einzellige Grünalgen mehr als 40% ihrer Photosyntheseprodukte auf diesem Wege in das Wasser ausscheiden. Es ist daher kein Wunder, wenn wir Süßwasser und Meeresalgen vielfach von einer dichten Kruste epiphytischer „Mitesser“ besetzt finden, die den reich gedeckten Tisch dazu benutzen, um sich selbst die Energie fordernde photosynthetische Leistung zu ersparen.

Fast ist es überflüssig, zu betonen, daß selbstverständlich auch die höheren Pflanzen während ihres ganzen Lebens nützliche

Stoffwechselprodukte an ihre Umwelt absondern. Uns interessieren in diesem Zusammenhang weder die gasförmigen Endprodukte der Photosynthese, noch jene der Atmung; daß diese durch Epidermis und Spaltöffnungen in die umgebende Luft hinein abgegeben werden, ist eine Binsenweisheit. Aber vielleicht ist es weniger bekannt, daß selbst komplizierte organische Moleküle sowohl durch die Wurzeln, als auch durch Sprosse und Blätter in die Freiheit gelangen können, wo sie alsbald anziehende oder abstoßende Kräftefelder um die ausscheidende Pflanze herum aufbauen, welche letztlich für Anziehung und Abstoßung, Freundschaft und Feindschaft gegenüber den Nachbargliedern der gleichen Biocönose verantwortlich zu machen sind. So ist es denn keineswegs verwunderlich, daß sich zahlreiche heterotrophe Bodenbewohner — also vorzüglich Pilze und Bakterien — um die Wurzeln der höheren Pflanzen versammeln, wodurch der Wurzelraum — die sogenannte *Rhizosphäre* — zu einem Lebensraum ganz besonderer Art erhoben wird, in dem das symbiotische und antibiotische Kräftespiel wahre Triumphe feiert.

Die Erscheinung der *Mykorrhiza* — der sogenannten Pilzwurzel — ist bereits seit langem bekannt. Der Grad der Wurzelverpilzung kann dabei in weiten Grenzen schwanken. Wir können jedoch heute ohne Übertreibung behaupten, daß es kaum eine höhere Pflanze geben dürfte, welche die Erscheinung der Wurzelverpilzung völlig vermissen ließe. Die beiden eingangs von mir zitierten Beispiele — der Parasitismus des Hallimasch auf dem Apfelbaum und die freundschaftliche Vereinigung von Kiefer und Goldröhrling — sind lediglich als zwei extreme Spezialfälle derartiger Wurzelverpilzungen aufzufassen. Sie unterscheiden sich nur darin, daß in dem einen Fall das Zusammenleben infolge der Ausscheidung giftiger Toxine von seiten des Pilzes einen unglücklichen Verlauf nimmt, während im zweiten Falle die neu gegründete Lebensgemeinschaft für beide Teile nur Nutzen bringt: die Kiefer liefert dem Pilz einen Teil ihrer Assimilate, die ihr höchstwahrscheinlich ohnehin verloren gegangen sein dürften, und der Goldröhrling bietet als Gegengabe — soweit wir das heute zu übersehen vermögen — Stickstoffverbindungen des Bodens an, die im Humus in einer Art und Weise festgelegt sind,

daß sie wohl dem Pilzmycelium, nicht aber den Wurzeln der Kiefer zugänglich sind. Neue amerikanische Untersuchungen mit radioaktiv markierten Phosphorverbindungen haben darüber hinaus gezeigt, daß mykorrhiza-infizierte Wurzelspitzen der Buche auch Phosphor stärker zu absorbieren vermögen, als unverpilzte Wurzeln (19). Die Mykorrhiza-Gemeinschaft bringt somit beiden an ihr beteiligten Partnern ausschließlich Nutzen. — Sollte daneben eine kleine antibiotische Schädigung auftreten, so fällt sie auf jeden Fall gegenüber diesem ernährungsphysiologischen Nutzen in keiner Weise ins Gewicht.

Man kann das am klarsten demonstrieren, wenn man die Gemeinschaft künstlich auflöst. Seit langem war es aufgefallen, daß die Ausbildung der Pilzfruchtkörper vielfach mit der Hauptassimilationsperiode der Bäume zusammenfällt. Sticht man mit Hilfe eines Blechringes einen Teil des Pilzmyceliums aus dem Verband mit den Kiefernwurzeln heraus, so werden innerhalb dieses Ringes, der von den Baumwurzeln isoliert ist, keine Pilzfruchtkörper ausgebildet. Was wir im Herbst an Speisepilzen essen, sind also in Wirklichkeit Baumassimilate in veränderter Form (20). Umgekehrt hat Melin in zahlreichen exakten Versuchen zeigen können, daß die Entwicklung der mykotrophen Bäume, wenn die Pilzinfektion künstlich verhindert wird, in hohem Maße leidet (21). Man erhält unter diesen Umständen lediglich Krüppel, die oftmals schon nach wenigen Jahren wieder eingehen.

Nicht minder interessant, als die Symbiosen der Bäume und Sträucher unserer Wälder mit den unter ihnen wachsenden Gift- und Speisepilzen, sind die Symbiosen der Schmetterlingsblütler mit dem luftstickstoffbindenden *Rhizobium radicola*. Es wäre müßig, in einer landwirtschaftlichen Hochschule wie Gießen im einzelnen auf diese hochinteressante Erscheinung einzugehen. Ich will mich deshalb darauf beschränken, lediglich einige charakteristische Züge dieser Gemeinschaft — die eine echte Gemeinschaft auf Gegenseitigkeit darstellt — besonders hervorzuheben. Schaeede hat mit Recht betont, daß auch diese Gemeinschaft mit einem parasitischen Angriff des Bakteriums ihren Anfang nimmt (22). Die Infektion durch die frei im Boden lebenden Bakterien erfolgt an den ganz jungen Wurzelhaaren. Der deutlich

bemerkbare Versuch der Wirtspflanzen, die Infektionsschläuche der Bakterien abzuriegeln, darf sicherlich als Abwehrreaktion aufgefaßt werden. Auch die Gestellung eines besonderen Wohnraumes in den Knöllchengallen ist primär gewiß nicht als „fremdienliche Zweckmäßigkeit“ aufzufassen. Sie wird vielmehr durch die Produktion spezifischer zellteilungsauslösender Wuchsstoffe durch das Bakterium kausal bedingt.

Wenn aber Schaeede im weiteren Verlauf der Lebensgemeinschaft eine totale Umkehrung des parasitären Verhältnisses sehen möchte, weil sich die Wirtspflanze zum Schluß einen Teil des von den Bakterien gebundenen Luftstickstoffs durch intrazelluläre Verdauung entsprechender Bakterienmengen aneignet, so wird man dieser Anschauung mit Rippe entgegenhalten dürfen, daß sie völlig an der Tatsache vorbeisieht, daß trotz dieser Vernichtung eines Teiles der Bakterien durch die Wirtspflanze deren Gesamtzahl infolge des Zusammenlebens gewaltig zunimmt. Es ist eine erwiesene Tatsache, daß in allen Kulturböden, die eine bestimmte Leguminosenart getragen haben, die entsprechenden Knöllchenbakterien auf Jahre hinaus stark angereichert werden. Ferner ist nachgewiesen worden, daß der frei lebende Stickstoffbinder *Azotobacter chroococcum* zur Bindung von 20 Milligramm Luftstickstoff etwa 1 Gramm Kohlenstoffquelle verbraucht. Legt man dieses Verhältnis — das einer recht guten ökonomischen Energieverwertung entspricht — auch bei der Leguminosen-Symbiose zugrunde, so würde das bedeuten, daß Pflanzen, die bei der Ernte 3% Stickstoff enthalten, je 100 Gramm Pflanzenmasse alleine zur Bindung dieses Stickstoffs 150 Gramm Kohlenstoffquelle aufwenden mußten, also 50% mehr als der tatsächlichen Produktion an Kohlenstoffverbindungen in Wurzeln, Sprossen und Blättern entspricht (23). Wir sehen also, daß der Gewinn der Stickstoffunabhängigkeit, der es den Leguminosen ermöglicht, selbst ärmste Böden erfolgreich zu besiedeln, nur durch ein erhebliches Opfer an Assimilaten gewonnen werden konnte: Wer nicht bereit ist etwas aufzugeben, der darf auch nicht erwarten, etwas zu empfangen.

Als weiterer bemerkenswerter Zug an der Leguminosen-Symbiose sei endlich noch die Ausbildung des roten Leguminosen-

Hämoglobins erwähnt, einer Substanz, die weder von den Bakterien, noch von der Wirtspflanze alleine hervorgebracht wird, wenn sie voneinander isoliert sind. Die Symbiose bedingt also, wie Virtanen hervorhebt, eine völlig neuartige physiologische Leistung, die nur der Gemeinschaft, nicht aber den isolierten Partnern eignet (26). Über die Aufgaben des Leguminosen-Hämoglobins in den Wurzelknöllchen sind wir noch unvollkommen unterrichtet. Als Aufnehmer und Überträger von Sauerstoff mag es für die Sauerstoffversorgung der Bakterien, sowie für die Aufrechterhaltung der oxydativen Prozesse eine Rolle spielen.

Die hohe landwirtschaftliche Bedeutung der Leguminosen-Symbiosen liegt bekanntlich darin begründet, daß nur wenige Prozent des in der jährlichen Weltermte enthaltenen Stickstoffs aus künstlichen Düngemitteln ersetzt werden können. Auf großen Teilen der Erdoberfläche herrscht daher auch heute noch ausgesprochene Stickstoffraubkultur, die nur durch die Intensivierung des Anbaues stickstoffbindender Leguminosen gestoppt werden kann. Da schon heute mindestens die Hälfte der Menschheit unterernährt ist, wird es allerhöchste Zeit, daß sich die Völker der Welt zu weitschauender gemeinsamer Planung an einen Tisch setzen, anstatt zu versuchen, sich mit mittelalterlichen Methoden die immer schmalere werdende Ernährungsdecke gegenseitig wegzuziehen.

Sehr wichtig für unser Thema: Pflanzenfeindschaft — Pflanzenfreundschaft ist die Beobachtung, daß der von der Leguminosen-Symbiose festgelegte Luftstickstoff nicht nur für die Partner dieser Symbiose selbst nützlich ist, sondern daß ein Teil davon auch den anderen Gliedern der Lebensgemeinschaft zugute kommt, in welche diese Eusymbiose eingebaut ist. So hat man festgestellt, daß im Leguminosen-Hafer-Gemenge auch der Hafer eine merkliche Entwicklungsförderung erfährt, — eine Beobachtung, die sich so mancher Praktiker schon seit langem rein empirisch zunutze macht. Etwas Ähnliches gilt für das dreiteilige Wirkungssystem Erle nebst stickstoffbindendem Wurzelsymbiont und Fichte, in welchem die Fichte als sekundärer Nutznießer der in den Erlenknöllchen produzierten Stickstoffverbindungen auf-

tritt. Solche mehrteiligen Freundschaftssysteme, auf die schon Boas in seiner „Dynamischen Botanik“ hingewiesen hat (25), sind neuerlich von Virtanen exakt überprüft und experimentell belegt worden. Es liegt nahe, derartige Gemeinschaften in Zukunft mehr als bisher zur Ertragssteigerung der Ackerböden, sowie zur Förderung des Waldwuchses auf stickstoffarmen Böden heranzuziehen.

Wenden wir unseren Blick zum Abschluß einer Gruppe von Lebensgemeinschaften zu, die seit altersher als die Paradebeispiele gegenseitiger Hilfe und Förderung in der Natur gedient haben: den Flechten. Ich kann mich auch hier kurz fassen und brauche Ihnen nur einige Tatsachen in das Gedächtnis zurückzurufen, die einem großen Teil von Ihnen seit langem geläufig sein dürften. Es handelt sich bei den Flechten bekanntlich um die Lebensgemeinschaft von Pilzen mit Algen: Die Alge liefert dem Pilz von ihrem Assimilateüberschuß; sie empfängt dafür als Gegengabe einen gewissen Austrocknungsschutz, sowie vor allen Dingen Schutz gegen zu starke und deshalb für den empfindlichen Algenhallus tödliche Sonneneinstrahlung. Das scheint aber noch nicht alles zu sein, denn dieser rein physikalische Schutz dürfte kaum ausreichen, um das völlige Unvermögen mancher Flechtenalgen zu selbständiger Lebensweise zu erklären. Zwar ist es gelungen, verschiedene Flechtenalgen isoliert von ihren natürlichen Partnern in künstlicher Kultur zu halten, aber etliche Arten widerstehen auch heute noch jedem Versuch, sie völlig rein und bakterienfrei zur Vermehrung zu bringen. Es muß ihnen in der absoluten Reinkultur irgendein noch unbekannter Faktor fehlen, der in der natürlichen Lebensgemeinschaft von seiten des Pilzes geliefert wird. Andererseits hat Töbeler nachgewiesen, daß auch die Sporen mancher Flechtenpilze bei Anwesenheit von Bakterien besser zu keimen vermögen, als in einem absolut keimfreien Medium. Auch sie benötigen also offensichtlich bestimmte Stoffe, die nicht mehr dem rein anorganischen Bereich anzugehören scheinen, sondern Produkte der Lebens-tätigkeit darstellen; es handelt sich also nicht — wie man vermuten könnte — um bestimmte, bislang nur übersehene Spurenelemente, sondern um Lebenstoffe „Vitamine“.

Über die mögliche Natur solcher Wechselbeziehungen sind wir durch die stoffwechselphysiologischen Untersuchungen Schopfers an gewissen niederen Pilzen recht gut unterrichtet. Schopfer ist es nämlich zum ersten Male gelungen, aus einem Schimmelpilz und einer Hefe eine künstliche Symbiose aufzubauen, indem beide Partner je einen Wirkstoff produzieren, den der andere Teilhaber nicht herzustellen vermag, der aber für die Aufrechterhaltung der Lebensfunktionen unbedingt notwendig ist. Es handelt sich um die beiden Bausteine des lebenswichtigen Vitamins Aneurin, das Pyrimidin und das Thiazol (27). Erst kürzlich haben Mariat und Magrou eine auf der gleichen Basis beruhende künstliche Symbiose zwischen den Pilzen *Sphaerocybe concentrica* und *Sordaria fimificola* im Reagenzglas zusammengestellt (28). *Sphaerocybe* benötigt Aneurin oder Thiazol zur Ausbildung ihrer Fruchtkörper, *Sordaria fimificola* Aneurin oder Pyrimidin. Bei gemeinsamer Kultur können beide Arten ihre Fruchtkörper auch ohne den künstlichen Zusatz des Vitamins oder einer seiner beiden Komponenten ausbilden. Wir dürfen sicher sein, daß ähnliche Wechselbeziehungen zwischen den Partnern aller echten Eusymbiosen bestehen.

Achten Sie bitte darauf, daß derartige Gemeinschaften, die sich gegenseitig mit ihren Überschüssen aushelfen, daraus einen echten Nutzen ziehen, der weit über den Nutzen des Parasiten an seinem Opfer hinausgeht. Während der Parasit — wie wir gesehen haben — naturnotwendig sein Opfer vernichtet, und sich damit die eigene Lebensgrundlage zerstört, fördern alle jene Formen, die ihrem Partner selbst etwas zu bieten haben und ihn auf diese Weise kräftigen, indirekt zugleich sich selbst. Es ist deshalb nicht weiter verwunderlich, wenn wir die Partner eusymbiontischer Lebensgemeinschaften in dieser Gemeinschaft Lebensfunktionen ausführen sehen, die für sie selbst primär absolut überflüssig und sinnlos wären, in der Symbiose hingegen für den anderen Teilhaber von entscheidender Bedeutung sein können. So hat Tobler nachgewiesen, daß verschiedene Flechtenthalli in ihren aufrechten Teilen positiv phototropisch reagieren, das heißt mit anderen Worten, daß der an und für sich eher lichtscheue Pilz sich unter dem Zwang der Gemeinschaft mit der

Flechtenalge „der Alge zuliebe“ gerade dem Licht zuwendet. Es werden also nicht nur neue morphologische und ernährungsphysiologische, sondern darüber hinaus auch neue reizphysiologische Eigenschaften von der Gemeinschaft entwickelt. Kausal dürfte der erwähnte Phototropismus auf von den Flechtenalgen erzeugte lichtempfindliche Wachstumshormone zurückzuführen sein.

Auf Grund der verschiedenen neuen Fähigkeiten, welche die Gemeinschaft den isoliert lebenden Partnern gegenüber auszeichnet, besitzt diese die Fähigkeit, neue Lebensräume zu erobern, die bis dahin von beiden Partnern gemieden werden mußten. Das gilt für die Flechtengemeinschaften in noch erheblich stärkerem Maße, als für die Leguminosensymbiose, bei der ich schon einmal auf diese wichtige Tatsache hingewiesen habe: Wir finden die Flechten als Erstbesiedler auf Steindämmen, Mauern und Dächern, auf Baumrinden und in Trockenrasen, in den Tundren Lapplands und Sibiriens, ja selbst auf den alljährlich nur wenige Tage schneefreien Felspartien Feuerlands und der Antarktis, wo es kein anderer Organismus aushält. Auf der anderen Seite dringen die Flechten bis in Wüstengebiete vor, wo sie Strahlungstemperaturen von über 50 Grad Celsius ausgesetzt sind. Auf dem 5,9 km hohen Gipfel des Kilimandscharo stellen Flechten die letzten Lebensspuren dar.

Es ist wichtig, dabei im Auge zu behalten, daß auch die Flechtengemeinschaft als Kampfgemeinschaft begonnen hat und dem Kundigen auch heute noch gewisse parasitische Züge nicht zu verbergen vermag. So kann man vielfach im Mikroskop recht deutlich erkennen, wie der Pilz mit eigens zu diesem Zweck entwickelten Haustorien die Algenzellen „anzapft“, um desto schneller und sicherer an die begehrten Austauschstoffe heranzukommen. Aber dieses primäre Kampfstadium wird durch die wechselseitige Förderung nicht nur kompensiert, sondern im positiven Sinne überwunden: „Sieh, da entbrennen im feurigen Kampf die eifernden Kräfte. Großes wirkt ihr Streit, Größeres wirkt ihr Bund.“

Ziehen wir das Fazit aus unserer Betrachtung der natürlichen Lebensgemeinschaften, so müssen wir feststellen, daß Heraklit

zweifelsohne völlig recht gehabt hat, wenn er den Kampf und den Widerstreit als den Vater und König aller Dinge bezeichnete. Aber die Natur denkt gar nicht daran, bei diesem ewigen und unerbittlichen „struggle for life“ stehen zu bleiben. Vielmehr beobachten wir überall eine starke Tendenz, über diesen primären Widerstreit hinaus zu wachsen und an seine Stelle die höhere Ordnung gemeinschaftlichen Strebens nach für den Einzelnen unerreichbaren Zielen treten zu lassen. Diese Tendenz wird überall dort besonders deutlich, wo es gilt, in gemeinsamer Anstrengung widrige Naturumstände zu überwinden. Die Flechtengemeinschaften als Pioniere der Eroberung in der Arktis und auf den höchsten Gipfeln der Erde bieten hierfür eindrucksvolle Beispiele. Heraklit hat übrigens auch das bereits seherisch erfaßt und ausgesprochen; es wird nur in der Regel vergessen, sein Zitat in der richtigen Weise zu vollenden: „Das Auseinanderstrebende vereinigt sich. Aus den verschiedenen Tönen entsteht die schönste Harmonie. Und alles geschieht durch den Streit.“

Daß die Nahrungsdecke für die Menschheit — trotz Justus von Liebig und trotz aller Anstrengung der Tier- und Pflanzenzüchtung — schon heute kaum noch ausreicht, ist eine allgemein bekannte Tatsache. Unter diesen Umständen auch weiterhin die Schwierigkeiten der Menschheit durch Kriege aus dem Wege räumen zu wollen, ist einfach absurd. Der zweijährige Koreakrieg, der ohne jedes praktische Ergebnis für eine der beiden kriegführenden Parteien sang- und klanglos im Sande zu verlaufen scheint, zeigt uns das auf das deutlichste. Auch seine Million Todesopfer bringt — auf das Ganze gesehen — keine wirkliche Entlastung für die Menschheit. Denn die moderne Massenvernichtung hält mit der rapiden Massenvermehrung um mehr als 25 Millionen Köpfe jährlich keinen Schritt.

Die Zeiten, in denen es für ein Volk noch möglich war, seinen Lebensraum auf kriegerischem Wege wirksam zu erweitern, sind unwiederbringlich dahin. Das ist eine Tatsache, welche die Politiker unserer Tage nur schwer einzusehen scheinen. Daher gerät die Menschheit immer tiefer in einen ähnlichen Notstand, wie der auf den blanken Fels verschlagene Flechtenpilz, dem an dieser Stelle gleichfalls nicht genügend Nahrung zur Verfügung steht.

Wie der Pilz dennoch und trotz alledem das Leben zu meistern versteht, indem er seine „Notgemeinschaft“ mit der Alge gründet, haben wir gesehen. Der Menschheit wird gar nichts anderes übrig bleiben, als einen ähnlichen Weg zu beschreiten, wenn sie nicht von einem Chaos in das nächste stürzen will. Auch wir werden uns — nachdem die natürlichen Lebensräume unserer Erde aufgeteilt sind — entschließen müssen, an die Stelle des bisher herrschenden Kampfgedankens den Gedanken der internationalen Zusammenarbeit zu setzen, um auf diese Weise die noch vorhandenen Energiequellen unserer Welt in gemeinsamer Anstrengung zu erschließen. In diesem Sinne zu wirken und zu handeln sollte die Aufgabe eines jeden sein, dem es vergönnt war, einen Einblick in die Ergebnisse der Symbioserforschung zu tun. „Wenn auch das Wissen nicht alles Gute schafft“, sagt Anatole France, „so gebiert doch die Unwissenheit alles Übel.“ Und Compté definiert das Wesen jeder wissenschaftlichen Betrachtung mit den Worten: „Voir pour prévoir et agir.“ „Von dem, was wir heute denken, hängt das ab, was morgen auf Plätzen und Straßen gelebt wird“ (29). Nehmen Sie deshalb als letztes Bild unserer heutigen Betrachtung einen Blick mit, den wir auf die gemeinsamen Bezwinger des höchsten Gipfels der Welt, den Neuseeländer Hillary und den Nepalesen Tensing werfen wollen. Auch der 8. 8 km hohe Gipfel des Mount Everest ist durch eine Art geistiger Symbiose bezwungen worden: durch die gemeinschaftliche Anstrengung eines Angehörigen der weißen Rasse und eines Asiaten. Der eine der beiden — Hillary — brachte die notwendige Klarheit des Verstandes und den seiner Rasse eigenen unerschütterlichen Willen zum Durchhalten mit, der andere — Tensing — wiederum die notwendige Orts- erfahrung und den der asiatischen Rasse eigenen Instinkt für die Unwägbarkeiten. Deutlicher als viele Worte beweist uns diese symbolhafte gemeinsame Leistung eines Weißen und eines Asiaten die Wahrheit des mit Recht so oft zitierten Wortes, das gerade uns Deutsche in unserer augenblicklichen Situation in ganz besonderer Weise anzusprechen geeignet ist, — des Wortes: „Einigkeit macht stark.“

## Literatur.

1. Schaeede, R.: Die pflanzlichen Symbiosen. 2. Aufl. Jena 1948.
2. Küster, E.: Über chemische Beeinflussungen der Organismen durcheinander. Vorträge u. Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, H. VI. Lpzg. 1909. S. 1—25.
3. Küster, E.: Die Gallen der Pflanzen. Lpzg. 1911.  
Küster, E.: Die Gallenprobleme im Lichte neuer Forschung. Gießen 1949.
4. Becher, R.: Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen. Lpzg. 1917. S. 98/99.
5. v. Denffer, D.: Über die Bedeutung des Blühtermins der Wirtspflanzen von *Cuscuta Gronovii* Willd. für die Blütenbildung des Schmarotzers. Biol. Zbl. 67, 175 (1948).
6. v. Denffer, D.: Über einen Wachstumshemmstoff in alternden Diatomenkulturen. Biol. Zbl. 67, 7 (1948).
7. Pratt, R.: Studies on *Chlorella vulgaris* I—X. Am. J. Bot. 25 bis 32 (1940—1945).
8. Pratt, R., u. Mitarbeiter: Chlorellin, an antibacterial substance from *Chlorella*. Science 99, 351 (1948).
9. Feller, B.: Contribution a l'étude des plaies traitées par un antibiotique dérivé des algues. Thèse vétérinaire, Paris 1948.
10. Lefèvre, M., Jacob, H. und Nisbet, M.: Auto- et Hétéroantagonisme chez les algues d'eau douce. Ann. Station Centr. Hydrobiol. appl. 4, 6 (1952).
11. Lefèvre und Mitarbeiter, a. a. O. S. 180.
12. Molisch, H.: Der Einfluß einer Pflanze auf die andere. Allelopathie. Jena 1937.
13. Bode, H. R.: Über die Blattausscheidungen des Wermuts und ihre Wirkungen auf andere Pflanzen. Planta 30, 566 (1940).
14. Winter, A. G., und Willike, L.: Untersuchungen über Antibiotica aus höheren Pflanzen und ihre Bedeutung für die Bodenmikrobiologie und Pflanzensoziologie. Naturw. 38, 262 u. 354 (1951).  
ders. und Willike, L.: Hemmstoffe in Blättern und Blattstreu der Gramineen, Naturw. 39, 190 (1952).  
ders. und Sievers, E.: Untersuchungen über die Beeinflussung der Samenkeimung durch Kaltwasserextrakte aus der Blattstreu verschiedener Gramineen. Naturw. 39, 191 (1952).  
ders. und Schönbeck, F.: Untersuchungen über die Beeinflussung der Keimung und Entwicklung von Getreidesamen durch Kaltwasserauszüge aus Getreidestroh. Naturw. 40, 168 (1953).  
ders. und Willike, L.: Hemmstoffe im herbstlichen Laub. Naturw. 39, 45 (1952).

15. Winter, A.: Antibiotika und Landwirtschaft. Deutsche Landwirtschaftliche Presse 76, 87 (1953).
16. Winter, A., und Bublitz, W.: Über die keimhemmende Wirkung der Fichtenstreu. Naturw. 40, 275 (1953), und 40, 345 (1953).
17. Jensen, J.: Die Antibiotica im Rahmen allgemeiner Symbiose und Antibiose. Naturw. Rundschau 2, 167 (1949).
18. Winter, A. G.: Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Ophiobolus graminis und anderen Organismen mit Hilfe der Aufwuchsplattenmethode. Arch. Mikrobiol. 14, 240 (1950).  
ders.: Antibiose und Symbiose als Elemente der Mikrobenentwicklung im Boden und Wurzelbereich. Naturw. Rundschau 4, 116 (1951).
19. Harley, J. L., und Mc. Cready, C. C.: The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beach. New Phytol. 49, 388 (1950).
20. Burgeff, H.: Probleme der Mykorrhiza, Naturw. 31, 558 (1943).
21. Melin, E.: Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. Jena 1925.
22. Schaede, R.: a. a. O. S. 26.
23. Rippel-Baldes, A.: Parasitismus, Symbiose, Domestikation. Naturw. 33, 305 (1946).
24. Virtanen, A.: Atmosphärischer Stickstoff als Aufrechterhalter des Lebens auf der Erde. Angew. Chemie 65, 1 (1953).
25. Boas, F.: Dynamische Botanik. 3. Aufl. München 1949.
26. Virtanen, A.: a. a. O. S. 11.
27. Schopfer, W. H.: Ergebnisse der Biologie, 16, 1 (1939).
28. Mariat, F.: Symbiose entre deux champignons et son influence sur leur croissance et leur fructification. C. r. Acad. Sci. 229, 68 (1948).  
Mariat, F., und Magrou, I.: Symbiose morphogène entre deux champignons. C. r. Acad. Sci. 226, 961 (1948).
29. Ortega y Gasset.