

73. B. Frank: Die Ernährung der Kiefer durch ihre Mykorrhiza-Pilze.

Hierzu Tafel XXX.

Eingegangen am 12. November 1892.

Mit der Rothbuche habe ich schon vor einigen Jahren Versuche angestellt¹⁾, um zu entscheiden, ob ihre constant in der Natur vorkommenden Wurzelpilze bei der Ernährung der Pflanze eine Bedeutung haben oder gleichgültig sind.

Diese Versuche hatten ergeben, dass die Buche, ausgesäet in einen ausgeglühten Sand, der also von organischen Verbindungen befreit, aber dann mit allen erforderlichen mineralischen Nährsalzen und auch mit einem Nitrat versetzt worden ist, keine Mykorrhizen bildet, aber auch nicht normal gedeiht, sondern bald zu Grunde geht, dass dagegen bei Topfculturen die Buche sich sehr gut entwickelt, wenn sie in einem natürlichen humusreichen Waldboden wurzelt, jedoch nur unter der Bedingung, dass dieser Boden vorher nicht im Wasserdampf von 100° sterilisirt war, und dass also die Wurzeln normal als Mykorrhizen ausgebildet sind, während in einem ganz gleichen, aber vorher sterilisirten Boden, wo die Wurzeln unverpilzt bleiben und nur Wurzelhaare entwickeln, die Pflanzen weniger gut wachsen und schon in den ersten Jahren eine nach der andern eingehen. Und wenn junge Buchen, die im Waldboden gekeimt und bereits mit Wurzelpilzen versehen sind, in einen humuslosen Sand übergepflanzt werden, so wachsen die Wurzelpilze nicht mit den Wurzeln weiter, sondern verlieren sich allmählich, so dass die Mykorrhizen nach und nach zu pilzfremen Wurzeln werden.

Es war dadurch bewiesen, dass die Mykorrhizenpilze der Buche nicht eigentlich von der Pflanzenwurzel ernährt werden, sondern aus dem Humus des Bodens ihre Nährstoffe entleihen und dass, während sie dies thun, sie aus derselben Nahrungsquelle auch der Pflanze, auf deren Wurzeln sie aufgewachsen sind, etwas mittheilen. Mit andern Worten: durch die Vermittlung der Mykorrhiza-Pilze müssen Bestandtheile des Humus für die Ernährung der Rothbuche verwerthet werden, die sie allein sich nicht anzueignen vermag.

Da ich nun gezeigt hatte, dass nicht bloss die Cupuliferen, sondern auch die baumartigen wälderbildenden Coniferen ganz constant ihre Saugwurzeln als Mykorrhizen ausbilden, so habe ich auch mit der ge-

1) Berichte der deutschen botan. Gesellschaft. 1888, p. 265 und Forstliche Blätter. 1889.

meinen Kiefer Versuche gemacht, um die Bedeutung ihrer Wurzelpilze für das Leben der Pflanze zu prüfen.

Es wurden Aussaat-Versuche in Töpfen gemacht. Die dazu bestimmten irdenen Töpfe liess ich besonders anfertigen, um Verluste aus dem Erdboden und auch Verunreinigungen möglichst auszuschliessen. Sie sind nämlich ohne Loch im Boden und inwendig ebenso wie auswendig mit Glasur versehen. Alle haben gleiche Grösse; jeder erhielt $1\frac{1}{4}$ Liter Erdboden, womit sie bis ungefähr zwei Finger breit unterhalb des Randes angefüllt wurden.

Als Erdboden benutzte ich einen echten Kiefernboden. Derselbe stammte aus einem Kiefernhochwaldbestand aus der Umgegend Berlins, der also sicher die Pilze enthielt, welche auf der gemeinen Kiefer die Mykorrhizen bilden. Denn in dem betreffenden Walde waren die Kiefernwurzeln ebenso allgemein verpilzt, wie es constant im Freien der Fall ist. Der Erdboden wurde nun gleich im frischen Zustande zur Anstellung der Versuche verwendet. Um ihn zunächst in einen ganz gleichförmigen Zustand zu versetzen, wurde er durch ein 1 *mm* Sieb gesiebt, die durch das Sieb gegangene Bodenmasse ordentlich durchgemischt und dann in gleichen Portionen in die Töpfe vertheilt.

Von den zwölf in dieser Weise gefüllten Töpfen wurden vier unsterilisiert gelassen, die anderen acht wurden zunächst einige Stunden lang in den Dampfsterilisierungsapparat bei 100° gestellt. Dann wurden in jeden Topf am 29. Mai 1890 einige Kiefernnsamen eingesät. Ich hatte also auf diese Weise neben den Culturen, in denen der lebende Kiefernwurzelpilz vorhanden war, solche, die ganz genau den gleichen Boden und gleich viel Boden hatten, in welchem sich aber keine lebenden Keime von Mykorrhiza-Pilzen mehr befanden.

Die Culturen verblieben nun in den folgenden Jahren beständig im Kalthause meines Institutes und wurden in sorgfältigster Weise gepflegt. Das Begiessen geschah je nach Bedarf immer nur mit destillirtem Wasser, und immer blieben die Pflanzen alle auf einem und demselben Platze neben einander, so jedoch, dass nichts von dem Bodeninhalte des einen in den andern gelangen konnte. Durch diesen Aufenthalt und diese Behandlungsweise war hinreichend dafür gesorgt, dass Kiefernmykorrhiza-Pilze von ausserhalb nicht in die Culturen gebracht wurden. Selbstverständlich stellte ich jedoch die Bestätigung dieser Voraussetzung der späteren Untersuchung der Wurzeln anheim, die ja zeigen musste, wo sich Mykorrhizen gebildet hatten und wo die Wurzeln unverpilzt geblieben waren.

In dem ersten Sommer 1890 sah man an den kleinen Keimpflanzen noch keinen Unterschied. Aber im Jahre 1891 änderte sich das Bild schon wesentlich; während des ganzen Sommers sahen die Pflanzen in den vier unsterilisierten Töpfen viel besser aus, als die der sämtlichen

sterilisierten Culturen, und im September hatte dieser Unterschied einen sehr auffallenden Grad erreicht. Die Kiefer pflegt im zweiten Jahre kräftigere Sprosse mit Doppelnadeln zu machen. Diese waren jetzt zwar auch in allen meinen Culturen gebildet worden. Aber die Erstarkung, die damit für die Kiefern-pflanze verbunden ist, zeigte sich nur in den vier unsterilisierten Töpfen. Hier sahen alle Pflanzen gleichmässig so aus, wie im Freien die gleichalterigen in den Saatbeten: kräftige Stämmchen, schöne lange dunkelgrüne Nadeln und kräftige Knospenbildung für das nächste Jahr. Ebenfalls gleichmässig erschienen ohne eine einzige Ausnahme die Pflanzen in sämtlichen acht sterilisierten Culturen: kleine kranke Kümmerlinge mit dünnen schwächlichen Stämmchen, sehr kurzen Nadeln und dürftiger Knospenbildung.

Im Jahre 1892 setzten die Pflanzen ihre Vegetation fort, aber nun wurde der bisherige Unterschied noch weit grösser, wie die auf Tafel XXX dargestellte, am 20. September dieses Jahres gemachte photographische Aufnahme zeigt. Die unsterilisierten Culturen bestanden aus lauter schönen kräftigen Pflanzen von durchschnittlich 15 *cm* Höhe und meist mit einem kräftigen Zweigquirl, die Pflanzen der sterilisierten Culturen waren sämtlich viel niedriger, durchschnittlich 7 *cm* hoch und ohne oder nur mit schwacher Zweigbildung. Sehr auffallend war der Unterschied in den Nadeln. Nicht nur, dass deren Zahl bei den unsterilisierten Culturen wegen der höheren Stamm- und reicheren Zweigbildung viel grösser war, zeigte sich auch jede einzelne Nadel hier weitaus besser entwickelt. Die durchschnittliche Länge derselben betrug hier 8 *cm*, die Dicke 1 *mm*; an den sterilisierten Culturen waren die Nadeln durchschnittlich nur 3 *cm* lang, 0,7 *mm* dick. Auch die Farbe der Nadeln war ungleich: in den unsterilisierten Culturen ein schönes Grasgrün, in den sterilisierten ein weniger sattes, mehr in's Gelbliche oder Röthliche spielendes Grün; ja viele Nadeln waren hier überhaupt schon gebräunt und abgestorben. Der anatomische Bau der Nadeln zeigte zwar keine qualitativen, wohl aber graduelle Unterschiede. Die durchschnittliche Länge der Mesophyllzellen im Blattquerschnitt betrug bei den unsterilisierten Culturen 54 μ gegen 46 μ bei den sterilisierten. Dort waren sie sehr reich an Chlorophyll, hier weniger reich, und manche Mesophyllzellen hatten hier schon einen desorganisierten Inhalt. Der Durchmesser der Chlorophyllscheiben war in jenem Falle durchschnittlich 4 μ , in diesem 3,3 μ . Der Fibrovasalstrang zeigte auf dem Querschnitte eine grössere Zahl von Zellen bei den unsterilisierten Culturen, sein radialer Durchmesser betrug daher hier 67 μ gegen 48 μ im andern Falle. Die entsprechenden Zahlen für den Durchmesser der Oelgänge waren 40 μ gegen 32 μ . Nur das Hautgewebe zeigte sich absolut eher etwas stärker bei den sterilisierten als bei den anderen; bei den letzteren betrug die Dicke von Epidermis sammt der hypodermalen Hautschicht 24 μ , bei den sterilisierten aber 27 μ . In allen

diesen anatomischen Momenten haben wir die gewöhnlichen Unterschiede vor uns, die sich auch sonst bei Verzweigung in Folge mangelhafter Ernährung einstellen.

Ich füge hinzu, dass einige Pflanzen in den sterilisirten Culturen bereits ganz eingegangen waren, und bis zu dem Augenblick, wo ich dies schreibe, nahm das Braunwerden und Absterben der Nadeln in diesen Töpfen trotz der sorgsamten Pflege so zu, dass diese Pflanzen keine Hoffnung geben, sie noch länger am Leben zu erhalten, ganz im Gegensatz zu ihren unsterilisirten Altersgenossen, die alle das Bild kräftiger Gesundheit bieten.

Es war daher jetzt an der Zeit, den Versuch für abgeschlossen zu betrachten und nun eine Untersuchung der Wurzeln beider Culturen vorzunehmen. Der Befund war folgender. In den unsterilisirten Töpfen hatten sich die Wurzeln zu den schönsten Mykorrhizen entwickelt, der Pilzmantel derselben war in typischer Weise sehr kräftig und vollständig ausgebildet, und von demselben aus verbreiteten sich eine Menge Pilzfäden in den Humusboden hinein, dessen einzelne Theilchen, wie es gewöhnlich in stark verpilztem, humusreichem Sand aus Waldboden der Fall ist, von den zahlreichen Pilzfäden flockig zusammengehalten wurden.

In den sterilisirten Culturen fiel zunächst die im Ganzen überhaupt schwächere Entwicklung des Wurzelsystems auf, indem die langen Wurzeltriebe hier viel weniger, meist unverzweigte Saugwurzeln gebildet hatten. Die mikroskopische Prüfung der Wurzeln ergab aber keine Spur von Verpilzung, die Wurzeln hatten hier ziemlich zahlreiche, normale, sehr dicke, aber kurze Wurzelhaare gebildet, die ja bei Mykorrhizenbildung vollständig fehlen. Die Theilchen des Humusbodens waren hier nicht von Pilzfäden zusammengehalten; nur sehr spärlich war hier und da zwischen den Bodentheilchen ein anscheinend lebendes Pilzfädchen zu sehen, was offenbar im Laufe der Zeit von aussen hinein gekommen war, ohne dass dasselbe hätte eine Mykorrhizenbildung veranlassen können.

Dass die sterilisirten Culturen ohne besondere Absperrungsmassregeln, ausser der Sterilisirung des Bodens, sich so lange Zeit frei von mykorrhizenbildenden Pilzen erhielten, hängt offenbar damit zusammen, dass die letzteren aus Arten bestehen, deren Keime nicht so allgemein in der Luft verbreitet sind, wie etwa die der gewöhnlichen Schimmelpilze, und also in weiter Entfernung von Waldbeständen kaum vorkommen. In eine einzige meiner sterilisirten Culturen hatten sich aber doch zuletzt Mykorrhizapilze eingeschlichen, und die Veränderung, die in Folge dessen die Pflanze bot, ist für unsere Frage so lehrreich, dass der Fall erwähnt zu werden verdient. Auf unserem Bilde wird man bemerken, dass in dem sterilisirten Topfe, welcher in der vorderen Reihe an zweiter Stelle steht, die Pflanzen in dem letzten Jahre sich

erholt und längere Nadeln gebildet hatten, als ihre übrigen Genossen. Die Untersuchung der Wurzel ergab, dass hier wirklich Mykorrhizenbildung eingetreten war, und zwar liess sich deutlich erkennen, dass dies erst im letzten Jahre geschehen sein konnte, denn die Saugwurzeln waren in ihren älteren Partien völlig unverpilzt und wie die der andern homologen Pflanzen mit Wurzelhaaren ausgestattet; nur die jüngeren Enden derselben waren jetzt verpilzt und mit der Verpilzung auch sogleich in der für die Mykorrhizen charakteristischen Weise verdickt und kurz gabelförmig ein- oder mehrmals verzweigt. Diese Coincidenz der Mykorrhizenbildung und des besseren Wuchses der ganzen Pflanze ist so gravirend, dass ich nicht wüsste, wie man sprechender die normale Entwicklung der Kieferpflanze als eine Wirkung der Pilzsymbiose demonstrieren könnte.

Das Ergebniss dieses Versuches ist also, dass auf einem normalen guten Kiefernboden die Kiefer nicht zur Entwicklung kommt, wenn ihre natürlichen Wurzelpilze fehlen und dadurch die Bildung der Mykorrhizen verhindert ist, während sie auf demselben Boden und unter sonst ganz gleichen Verhältnissen kräftig ernährt wird, wenn ihre Wurzeln verpilzt sind.

Somit ist auch bei der Kiefer ganz dasselbe Ergebniss hinsichtlich der Bedeutung der Mykorrhizen-Pilze für die Ernährung gewonnen worden, wie ich es bereits für die Rothbuche festgestellt habe.

Andere Pflanzen, welche keine Mykorrhizen bilden, also in keiner Symbiose mit Pilzen leben, sondern sich selbstständig ernähren, wachsen in sterilisirtem Humusboden sehr gut, sogar besser, als wenn derselbe nicht sterilisirt ist, wie ich gezeigt habe¹⁾, weil durch die Behandlung mit heissem Wasserdampf ein Theil der Humusverbindungen aufgeschlossen, d. h. wasserlöslich und dadurch für die Pflanzenwurzel leichter aufnehmbar gemacht wird. Man sieht also, dass Cupuliferen und Coniferen an die Symbiose ihrer Wurzeln mit Pilzen so innig angepasst sind, dass die Wurzeln ohne Mithülfe des Pilzes nicht mehr so wie die Wurzeln anderer Pflanzen sich zu ernähren vermögen.

Die Frage, welche speciellen Nährstoffe es sind, zu deren Erwerbung es der Hülfe der Mykorrhizen-Pilze bedarf, ist bis jetzt nicht beantwortet. Dass es auf den Kohlenstoff des Humus, der ja allerdings von humusbewohnenden Pilzen assimilirt werden kann, ankommen sollte, ist zwar nicht widerlegt, aber nicht sehr wahrscheinlich, da die chlorophyllführende Kiefer ja aus der Kohlensäure der Luft dieses Element leicht und reichlich gewinnt. Eher könnte man an die organischen Stickstoffverbindungen des Humus denken, die wahrscheinlich durch Pilzfäden leichter assimilirt werden als durch die Wurzelhaare

1) Berichte der deutsch. bot. Ges. 1888. Generalversammlungsheft, p. XXXVII.

der Phanerogamen. Ja, es wäre vielleicht nicht undenkbar, dass der freie Stickstoff der Luft durch Vermittelung der Mykorrhizen-Pilze den Pflanzen ausgiebiger nutzbar gemacht würde, seitdem ich bewiesen habe, dass auch echte Pilzmycelien elementaren Luftstickstoff assimilieren können¹⁾, wiewohl im vorliegenden Falle nicht zu zweifeln ist, dass die organischen Stickstoffverbindungen des Humus die Hauptquelle des Stickstoffes für diese Pilze sein müssen, wie ja schon aus meinem früheren Versuche hervorgeht, wonach diese Pilze in einem ganz anorganischen humuslosen Boden sich nicht weiter entwickeln. Der Gesamteindruck, den die mykorrhizafreien Kiefernpflanzen machen, ist allerdings der des Stickstoffhungers. Indessen zeigen sich ähnliche Erscheinungen auch, wenn gewisse andere wichtige Nährstoffelemente fehlen. Und darum ist auch der Gedanke nicht ausgeschlossen, dass etwa Elemente wie Kalium und dergleichen im Humus hauptsächlich in Form von Humusverbindungen vorhanden sind, die vermuthlich besser von Pilzen als von Wurzeln aufgenommen und verarbeitet werden, und dass also unter diesen Umständen auch diese Elemente besser von der Mykorrhiza als von der unverpilzten Wurzel erworben werden. Jedenfalls wird man aber berechtigt sein, die Beziehungen der Mykorrhizen zur Ernährung der Pflanze vorläufig durch die schon früher von mir gebrauchte allgemeine Fassung auszudrücken, dass es dabei auf Verwerthung von Humusverbindungen für die Ernährung der Pflanze ankommt.

Welchen Species die Mykorrhiza-Pilze der Kiefer angehören, bedarf wohl auch noch näherer Feststellung. Jedenfalls sind es Mycelien von Pilzen, die allgemein im Waldboden leben. Sie gehören also wahrscheinlich sehr verschiedenen Species an. Durch REESS²⁾ wissen wir positiv, dass *Elaphomyces granulatus* eine dieser Arten ist. Dagegen ist *Agaricus melleus* nicht zu den mykorrhizenbildenden Pilzen zu rechnen. Wenn dieser Parasit auf stärkeren Kiefernwurzeln auftritt, so bewirkt er, wie bekannt, bestimmte pathologische Veränderungen, und ich habe mich durch eigens in dieser Richtung angestellte Untersuchungen, auf die ich hier nicht näher eingehen will, überzeugt, dass dieser Pilz an der Mykorrhizenbildung unbetheiligt ist, was ja auch bei dem ganz anderen Charakter seines biologischen Verhältnisses zur Coniferenpflanze nicht anders zu erwarten ist.

Nicht näher will ich hier die Fragen verfolgen, die sich aus dem Vorstehenden für die Forstcultur ergeben. Versuche, wie die eben beschriebenen, lassen sich natürlich nur mit Pflanzen in den ersten Lebensjahren vornehmen. Für solche Pflanzen haben die Versuche die Unentbehrlichkeit der Mykorrhiza-Pilze im gewöhnlichen Kiefern-

1) Landwirthschaftliche Jahrbücher XXI. 1891.

2) Sitzungsber. d. physik-med. Soc. zu Erlangen, 10. Mai 1880.

boden nachgewiesen. Da nun aber auch die ältere Kiefer in ihren sämtlichen, so reichlich in der oberen Bodenschicht angelegten Wurzeln regelmässig dieselbe Verpilzung zeigt, so ist der Schluss durchaus gerechtfertigt, dass auch die ältere Kiefer für ihre normale Ernährung nothwendig der Wurzelpilze bedarf. Sind nun auf jedem Boden, wo die Kiefer angepflanzt wird, auch ihre Mykorrhiza-Pilze in genügender Weise vorhanden? Giebt es vielleicht unter den vermuthlich zahlreichen Mykorrhiza-Pilzen, die auf den verschiedenen Localitäten ungleich vertreten sein mögen, gewisse Arten, die auf die Pflanze eine bessere Wirkung haben, als andere? Diese und ähnliche Fragen sind im Augenblicke leichter zu stellen als zu beantworten. Aber soviel geht aus dem Vorstehenden hervor, dass die Symbiose mit den Wurzelpilzen auch für die Kiefer ein wichtiges Moment unter den Lebens- und Culturbedingungen ausmacht.

Pflanzenphysiologisches Institut der Königl. landwirthschaftlichen Hochschule in Berlin.

Erklärung der Abbildungen.

Die Tafel stellt eine verkleinerte photographische Aufnahme von Kiefernculturen in sterilisirtem und unsterilisirtem Boden dar, die vom Mai 1890 bis October 1892 gedauert haben.

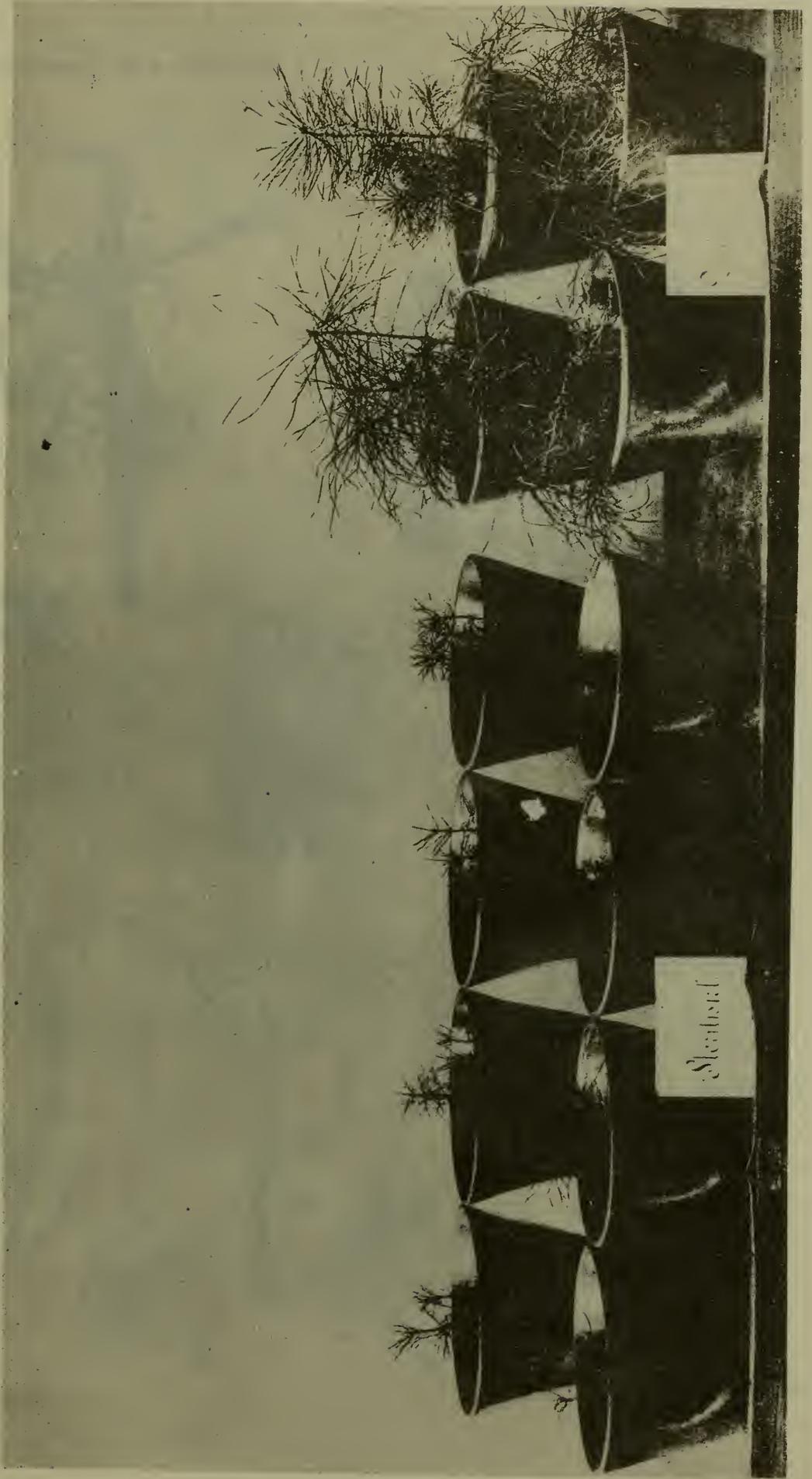
74. Karl Friedr. Jordan: Der Blütenbau und die Bestäubungseinrichtung von *Echium vulgare*.

Eingegangen am 20. November 1892.

In meiner Abhandlung über „Die Stellung der Honigbehälter und der Befruchtungswerkzeuge in den Blumen“¹⁾ hatte ich bei der Besprechung von *Echium vulgare* (L.) angegeben, dass der Honigbehälter an der zweiseitig symmetrischen (oder zygomorphen) Beschaffenheit der Blume theilnimmt. Es heisst daselbst:²⁾ „er (der Honigbehälter) ist vierfach gelappt, die Lappen wechseln mit den Theilen des Fruchtknotens ab. Die seitlichen Lappen sind etwas grösser als der hintere, aber kleiner als der vordere; dieser ist also der grösste. Die Zunahme

1) Die Stellung der Honigbehälter und der Befruchtungswerkzeuge in den Blumen. Organographisch-physiologische Untersuchungen. Inaugural-Dissertation. 1886.

2) A. a. O., S. 30.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Frank B.

Artikel/Article: [Die Ernährung der Kiefer durch ihre Mykorrhiza-Pilze 577-583](#)