

2. B. Frank: Neue Mittheilungen über die Mycorhiza der Bäume und der *Monotropa hypopitys*.

Eingegangen am 8. September 1885.

Im 4. Hefte des diesjährigen Bandes der Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft habe ich ein bis dahin unbekanntes biologisches Verhältniss in der Ernährung gewisser Bäume, in erster Linie unserer einheimischen Cupuliferen aufgedeckt, indem ich zeigte, dass ihre Wurzeln allgemein nicht die Natur der Wurzeln anderer Pflanzen haben, sondern Doppelgebilde aus Wurzel und einem Pilz, Mycorhizen wie ich dieselben genannt habe, sind und zwar in einer Form, aus welcher nothwendig folgt, dass hier ein dem Baume fremdes Wesen, nämlich der Pilz, als der alleinige Zuführer alles für den Baum erforderlichen Wassers und Nährmaterials aus dem Boden erscheint.

Da diese unerwartete Thatsache sowohl in theoretischer als auch ganz besonders in praktischer, auf die grossen Fragen des Pflanzenbaues gerichteter Beziehung ein lebhaftes Interesse wachruft und von selbst nun zahlreiche weitere Fragen anregen muss, so habe ich die Untersuchung nach diesen Richtungen fortgesetzt und erlaube mir der geehrten Versammlung über den gegenwärtigen Stand der Forschung kurzen Bericht zu erstatten.

Was wir bis jetzt über die wahre physiologische Bedeutung, über die eigentliche Thätigkeit der Mycorhiza wissen, ist nur das, was aus der Constanz des Vorkommens und aus der anatomischen Beschaffenheit dieses Organes unmittelbar und nothwendig gefolgert werden muss; dass nämlich, wie ich schon in meiner ersten Mittheilung erörtert habe, sämmtliche von dem Baume aus dem Boden aufzunehmenden Stoffe, also das Wasser und die Nährstoffe nicht anders als durch den Pilz in die Wurzel gelangen können, weil dieser die ganze Oberfläche der Saugwurzeln einschliesst und die Epidermiszellen derselben umspinnt, dass mithin der Pilz das Organ der Nahrungsaufnahme für den Baum darstellt. Eine vollständige und befriedigende Erkenntniss, namentlich hinsichtlich der Qualität der Nahrung, die der Pilz dem Baume zuzuführen vermag, ist damit noch nicht erreicht, und ich habe schon damals angedeutet, dass vielleicht noch längere Reihen von Versuchen, die ich bereits vorbereitet oder in Angriff genommen habe, abgewartet werden müssen, ehe wir die Bedeutung dieses Verhältnisses nach allen Richtungen werden zu übersehen vermögen.

Worüber ich aber gegenwärtig schon zu weiteren Resultaten gelangt bin, die geeignet sind auch weitere Fingerzeige zu geben, das ist erstens die Frage nach der Verbreitung der Mycorrhiza im Pflanzenreiche. Aus meiner damaligen Mittheilung ging schon hervor, dass dieses biologische Verhältniss zwar in der systematischen Begrenzung der Cupuliferen zu seiner festesten Constanz sich entwickelt hat, aber doch nicht auf diese Familie beschränkt, sondern unter den Bäumen noch weiter verbreitet ist. Anderweite ähnliche Verhältnisse, über die ich aber damals noch keine bestimmte Ansicht gewonnen hatte, musste ich zu näherer Untersuchung reserviren. Zu diesen gehört namentlich das Verhältniss der *Monotropia hypopitys*.

Wenn ich hier die Bemerkungen des Herrn Woronin im 6. diesjährigen Hefte der Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft berühre, mit denen er die Priorität der in meiner ersten Arbeit publicirten Entdeckungen über die pilzliche Ernährung der Bäume einer Arbeit Kamienski's über *Monotropia hypopitys* zuschreibt, so geschieht dies, weil die betreffende Abhandlung dieses Forschers in Deutschland sehr wenig verbreitet ist, und weil ich finde, dass Jeder, der sie wirklich kennt, die Bemerkungen des Herrn Woronin für unzutreffend halten muss. Kamienski's Untersuchungen über *Monotropu* sind in Deutschland schon vorher aus einer kurzen vorläufigen Mittheilung desselben in der Botanischen Zeitung 1881 p. 457 bekannt geworden. Dasselbst ist allerdings gesagt, dass die Wurzeln dieser chlorophylllosen Pflanze regelmässig von einem Pilzmycelium umkleidet sind; allein die nähere Beschreibung, die davon gegeben wird, verbot eine Identificirung mit der Mycorrhiza der Bäume, denn gerade das für letztere Charakteristische, die organische Verschmelzung zwischen Wurzel und Pilz, wie sie sich durch das Eindringen des letzteren in die Wurzel und durch seine allseitige Umspinnung der Epidermiszellen ausprägt, wird von Kamienski an der *Monotropia*-Wurzel geleugnet, es wird ausdrücklich nur von einer äusserlichen Auflagerung des Pilzmycels auf die Oberfläche der Wurzel gesprochen¹⁾. Die ausführliche Arbeit

1) Diese Beschreibung musste mich vielmehr zu einem anderen Vergleiche veranlassen, denn ich kannte bereits thatsächlich an *Andromeda polifolia* von einem Standorte aus der Nähe Berlins eine wirklich nur oberflächliche Umspinnung der Wurzeln mit einem Pilzmycelium, welche also der Kamienski'schen Beschreibung von *Monotropia* entsprechen würde. Die systematisch nahe Stellung beider Pflanzen liess mich daher vermuthen, dass in diesem Verwandtschaftskreise vielleicht ein dem der Cupuliferen etc. ähnliches, aber jedenfalls nicht damit übereinstimmendes Verhältniss bestehen möchte; nur musste ich die Sache, da sie noch zu ungenügend verfolgt war, zunächst unberührt lassen. Inzwischen habe ich Gelegenheit gehabt, *Monotropia* selbst zu untersuchen, und es hat sich dabei ergeben, dass, wie oben gezeigt werden wird, die von Kamienski angenommene oberflächliche Verpilzung der *Monotropia*-Wurzel unzutreffend ist. Die wirklich oberflächliche Verpilzung in dem erwähnten Falle von *Andromeda* bleibt als eine entschieden abweichende Er-

Kamienski's ist im 24. Bande der Mémoires de la société nationale des sciences naturelles de Cherbourg erschienen. Da dieser Band in den hiesigen Bibliotheken noch nicht vorhanden ist, so bin ich dem Autor für die freundliche Uebersendung eines Exemplars seiner Abhandlung ganz besonders verbunden, denn die Kenntnissnahme derselben ermöglicht nun sehr genau zu sagen, welche Stellung derselbe in Wahrheit in der von Herrn Woronin berührten Frage einnimmt. Die Zeilen, mit welchen der Letztere in den Berichten der deutschen botanischen Gesellschaft die Prioritätsfrage zur Discussion gebracht hat, schliessen mit den Worten: „alle Prioritätsrechte in der Frage über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze müssen demnach nicht Herrn B. Frank, sondern Herrn F. Kamienski zugeschrieben werden.“ Da diese kategorische Erklärung ziemlich gleichbedeutend ist mit der Behauptung, dass meine ganze Publication über die Mycorhiza der Bäume als etwas schon in der Wissenschaft Bekanntes überflüssig war, so bin ich namentlich denjenigen Kreisen, welche der botanischen Literatur ferner stehen, die Aufklärung schuldig, dass die Woronin'schen Bemerkungen doch eigentlich gänzlich von der Wahrheit abweichen.

Der Hauptpunkt meiner Mittheilung war also der, dass gewisse Bäume regelmässig ihre gesammte Nahrung aus dem Boden durch einen Pilz zugeführt erhalten. Zunächst kann ich versichern, dass von dieser Thatsache keines der botanischen und pflanzenphysiologischen Hand- und Lehrbücher, bis zu den allerneuesten, irgend etwas weiss, wie denn auch unter den Botanikern in weiten Kreisen diese Ernährung der Bäume durch Pilze als etwas Neues aufgenommen wurde. Was steht nun in der Kamienski'schen Abhandlung hierauf bezügliches? Da dieselbe die *Monotropa hypopitys*, also eine eigenthümliche chlorophylllose kleine Pflanze, mit der die Bäume nichts zu thun haben, behandelt, so muss das, was dort gelegentlich auch über die Bäume gesagt ist, sorgfältig herausgelesen werden. Man muss hier Anatomisches und Physiologisches unterscheiden. Was erstens die anatomischen Verhältnisse der Wurzeln von *Monotropa* und der betreffenden Bäume anlangt, so werden beide Pflanzen hier in einen scharfen Gegensatz zu einander gestellt. Denn auch in dieser Arbeit spricht Kamienski auf p. 13 ganz bestimmt von einer nur oberflächlichen Bedeckung der *Monotropa*-Wurzeln mit einem Pilzmycelium, welches sich auf denselben nur wie auf einer für seine Entwicklung günstigen Unterlage festsetze. Dagegen betont er auf p. 31–32, dass an Buchen durch einen Pilz deformirte, nämlich kurz- und dickzweigige Wurzeln vorkommen, die sich anders verhalten, indem sie zwar

scheinung zunächst ausgeschlossen, zumal da mich neuere Beobachtungen gelehrt haben, dass die Wurzeln dieser Pflanze an anderen Standorten, sowie auch diejenigen anderen Ericaceen, völlig unverpilzt sind.

auch von einem Pilzmycelium umspinnen sind, die Fäden desselben aber zwischen die Wurzelzellen eindringen, was bei der *Monotropia* nicht der Fall sei. Kamienski selbst ist aber weit entfernt, die Priorität dieser Beobachtung zu beanspruchen; er sagt sehr richtig, dass dies schon früher bemerkt worden ist, wie ich denn auch in meiner Mittheilung über diese zum Theil sehr genauen anatomischen Beobachtungen früherer Forscher eingehend berichtet habe. Herr Woronin ist also erstens in Bezug auf die anatomische Seite der Frage über die Mycorhiza der Bäume im Unrecht, die Priorität Kamienski zuzuschreiben. Ich komme nun zu dem wichtigeren Punkte der physiologischen Deutung des in Rede stehenden Verhältnisses. Hier muss ich aufrecht halten, dass erst nachdem ich die regelmässige allgemeine Verbreitung der Mycorhiza in allen Gegenden, an jedem Individuum und zwar in allen Lebensaltern und am ganzen Wurzelsysteme des Baumes nachgewiesen habe, die Vorstellung von der regelmässigen Ernährung der Bäume durch Pilze gewonnen worden ist, während alle früheren Autoren die Wurzelverpilzung der Bäume für etwas zufälliges und für eins der gewöhnlichen parasitischen Verhältnisse hielten, bei welchem umgekehrt der Pilz als von dem Baume ernährt gedacht wird. Genau auf dem nämlichen, dem meinigen also gerade entgegengesetzten Standpunkte aller früheren Forscher steht, wie ich hier nachweisen werde, auch Kamienski hinsichtlich der Verpilzung von Baumwurzeln. Für *Monotropia hypopitys* hat nämlich Kamienski allerdings den Gedanken eines symbiotischen Verhältnisses zwischen Wurzel und Pilz, sowie der Ernährung der Pflanze durch Pilze bestimmt ausgesprochen; aber er beschränkt dies ausdrücklich auf diese chlorophylllose, nicht assimilirende, daher früher bald für einen Schmarotzer, bald für einen Humusbewohner gehaltene Pflanze, und sieht darin ein für sich isolirt dastehendes, der Ernährung aller grünen Pflanzen direct entgegengesetztes Verhältniss, zu welchem auch die Verpilzung von Baumwurzeln in einen scharfen biologischen Gegensatz gestellt wird. Auf p. 33—34 seiner Abhandlung hat Kamienski diese Anschauung für *Monotropia* auseinandergesetzt. Wie die Ernährung dieser Pflanze eigentlich aufzufassen ist, lässt er dahingestellt; nur werden die beiden Möglichkeiten angedeutet. Entweder werde die Nahrung aus dem Humus des Waldbodens genommen, in welchem Falle *Monotropia* ein saprophyter Humusbewohner sein würde, oder die Pflanze könnte ein indirecter Parasit der Baumwurzeln sein, in deren Nähe sie immer wächst; denn da Kamienski die neben der *Monotropia* vorhandenen Baumwurzeln verpilzt fand, so vermuthet er, dass das Pilzmycelium der *Monotropia*-Wurzeln sich als Parasit auf die Baumwurzeln setzt, um den letzteren die für die *Monotropia* erforderliche Nahrung zu entziehen (p. 34). Schon dies könnte genügen, um die ganz andere Vorstellung zu kennzeichnen, welche Kamienski von der Bedeutung der

Verpilzung von Baumwurzeln meiner Auffassung gegenüber hat. Zum Gegenstande einer methodischen Behandlung ist aber die Verpilzung von Baumwurzeln bei Kamienski überhaupt nicht gemacht, und man kann darum nur die eingestreuten Sätze aus seiner Abhandlung aufsuchen, welche sich darauf beziehen. Indem ich dieselben hierher stelle, wird sich am besten ergeben, in welchen strengen Gegensatz Kamienski die Wurzelverpilzung bei Bäumen zu dem Verhältniss der *Monotropa* stellt. Während das letztere z. B. durch die Worte charakterisirt wird: „car je crois avoir assez démontré que ce champignon n'est pas un parasite sur le *Monotropa*“ (p. 34), bezieht sich auf die Baumwurzelpilze erstens die Stelle auf p. 10: „il m'est arrivé de rencontrer des radicelles d'arbres déformées par un champignon parasite“, ferner namentlich die gegensätzlichen Nebeneinanderstellungen auf p. 13: „Je n'ai jamais remarqué que les filaments s'enfonçassent plus profondément dans le tissu de la racine (du *Monotropa*), comme cela a lieu chez les autres plantes lorsqu'un champignon vit en parasite sur leur racines. Je conclus de ce fait que le champignon en question ne tire pas sa nourriture du *Monotropa* et ne lui est pas nuisible,“ dann auf p. 37: „Le champignon n'est pas un parasite du *Monotropa*, puisqu'il peut être parasite sur les racines des arbres,“ und endlich ganz besonders auf p. 34, wo der Ernährungsmodus der *Monotropa* erörtert wird: „La nature du champignon en question nous présente plus de toute. Il peut être humicole et se nourrir comme toutes les autres plantes humicoles, sans excepter le *Monotropa*, des products de la putréfaction d'organismes dans la terre. Mais il peut être aussi un parasite, dont une certaine partie du mycelium vit aux dépens des racines des arbres voisins, des pins et des hêtres, et devient identique avec le parasite ci-devant mentionné et qui vit sur les racines de ces arbres.“ Weiteres auf die Bäume Bezügliches ist in der Kamienski'schen Abhandlung nicht enthalten. Man ersieht aber daraus, das ihm das von mir nachgewiesene allgemeine und regelmässige Vorhandensein der Mycorhiza der Cupuliferen etc. ebenso wie die von mir daraus erst abgeleitete Theorie der Ernährung dieser grünen Bäume durch Pilze völlig fremd war, indem er bezüglich der Verpilzung von Baumwurzeln genau auf dem Standpunkte seiner Vorgänger steht, den ich in meiner ersten Mittheilung bereits eingehend charakterisirt und im geraden Gegensatz zu meiner Auffassung als irrig bezeichnet habe. So stellt sich also auch was die physiologische Deutung der Mycorhiza der Bäume anlangt, die Behauptung, dass die Priorität Kamienski zuzuschreiben sei, erst recht als eine gänzlich aus der Luft gegriffene heraus.

Kamienski's Annahme der anatomischen und physiologischen Verschiedenheit der Pilzwurzel der *Monotropa* und der Bäume veranlasste mich die Verhältnisse bei *Monotropa* selbst zu prüfen. Dabei

ergab sich, dass die Kamienski'sche Darstellung der Verpilzung der *Monotropa*-Wurzel nicht den thatsächlichen Verhältnissen entspricht; das lediglich oberflächliche Wachsthum der Pilzscheide ist unrichtig; Kamienski hat das Eindringen der Fäden zwischen die Wurzelzellen übersehen, welches hier in der That gerade ebenso stattfindet, wie an der Mycorhiza der Cupuliferen. Auch auf den Abbildungen hat Kamienski die Pilzhülle immer nur oberflächlich gezeichnet. Doch wäre aus diesen Zeichnungen noch nicht auf eine incorrecte Beobachtung zu schliessen. Denn die Mycorhiza der *Monotropa* stimmt auch in dem Punkte mit derjenigen der Cupuliferen überein, dass in der Region des Wachsthums der Wurzelspitze der Pilzmantel nur oberflächlich ist, und die Verflechtung mit den Wurzelzellen erst in dem Theile, wo die Streckung der Wurzel abgeschlossen ist, beginnt. Wenn daher Schnitte nahe hinter der Wurzelspitze gemacht werden, so erhält man in der That die Kamienski'schen Bilder. So ist erst durch diese Aufklärung und im Widerspruch mit Kamienski erwiesen, dass die Mycorhiza der Bäume in einer in allen wesentlichen Punkten anatomisch genau übereinstimmenden Form auch bei *Monotropa* auftritt.

Inzwischen sind auch meine Untersuchungen über die Bedingungen des Auftretens der Mycorhiza und über ihre physiologische Bedeutung weiter fortgeschritten. Die Ergebnisse, welche später ausführlich publicirt werden sollen, veranlassen mich, bereits folgende Thesen aufzustellen. Ich erkläre dieselben ausdrücklich als noch des Beweises bedürftig. Sie sollen vorläufig nur die Thatsachen und Fragen andeuten, die zunächst den Weg unserer Forschung zu bezeichnen haben werden.

1. Die Mycorhiza ist ein symbiotisches Verhältniss, zu welchem vielleicht alle Bäume unter gewissen Bedingungen befähigt sind. Dass es anfänglich den Anschein hatte, als sei sie enger auf die Cupuliferen beschränkt, rührt vielmehr nur daher, dass sie hier eine so grosse Constanz angenommen hat, dass sie diesen Bäumen fast ausnahmslos eigen ist. Doch kommt sie wie schon früher mitgetheilt noch vor: bei Coniferen, hier wie ich jetzt sagen kann besonders in der Gruppe der Abietineen (Kiefer, Weymutskiefer, Fichte, Tanne, Lärche), und bei Salicineen; ferner kenne ich sie bei Erlen und Birken, also bei den den Cupuliferen nächstverwandten Betulaceen: in einem Falle auch schon bei Linde und bei *Prunus spinosa*.

2. Die Mycorhiza bildet sich nur in einem Boden, welcher humöse Bestandtheile oder unzersetzte Pflanzenreste enthält; mit der Armuth oder dem Reichthum an diesen Bestandtheilen fällt oder steigt die Entwicklung der Mycorhiza. Die Allgemeinheit dieses Organes bei den Cupuliferen hängt mit dem Umstande zusammen, dass diese Pflanzen überhaupt nur auf

einem an Humus oder Dammerde reichen Boden in der Natur vorkommen oder angebaut zu werden pflegen. Bei Bäumen, welche nicht konstant oder nur ausnahmsweise Mycorhizen haben, ist dieses immer nur der Fall, wenn der Boden in der angegebenen Beziehung einen besonders grossen Reichthum aufweist. Diese Beziehung zwischen der Bodenbeschaffenheit und der Mycorhiza zeigt sich sogar an einer und derselben Wurzel, welche je nachdem sie Bodenschichten oder Bodenstellen von ungleicher Beschaffenheit durchstreicht, verpilzte und unverpilzte Saugwurzeln zugleich tragen kann.

3. Der Pilz der Mycorhiza führt dem Baume ausser dem nöthigen Wasser und den mineralischen Bodennährstoffen auch noch organische, direkt aus dem Humus und den verwesenden Pflanzenresten entlehnte Stoffe zu. Zu dieser unmittelbaren Wiederverwerthung organischer vegetabilischer Abfälle für die Ernährung wird der Baum nur durch den Mycorhizapilz befähigt.

4. Die in der pflanzlichen Ernährungslehre veraltete Theorie der direkten Ernährung grüner Pflanzen durch Humus wird daher durch die Mycorhiza der Bäume, wenn auch in damals ungeahntem anderem Sinne, wieder erneuert.

5. Die Bedeutung des Humus und der Laubstreu für die Ernährung des Waldes erlangt hierdurch eine neue theoretische Begründung.

6. Wie die Mycorhiza-Ernährung hauptsächlich da von Bedeutung ist, wo es, wie bei der Ernährung der pflanzlichen Riesenkörper, also der Bäume, auf die Produktion grösster Quantitäten vegetabilischen Stoffes ankommt, und wo also die unmittelbare Wiederverwerthung der unvermeidlichen vegetabilischen Abfälle, wenn auch nicht nothwendig, aber doch äusserst vortheilhaft ist, so kann die Mycorhiza ihren Dienst auch da leisten, wo diese Ernährung aus Humus wegen Chlorophyllmangels der Pflanze zur Nothwendigkeit wird, z. B. bei *Monotropa hypopitys*.

Pflanzenphysiologisches Institut der Königl.
landwirthschaftlichen Hochschule in Berlin.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [3](#)

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

Artikel/Article: [Neue Mittheilungen über die Mycorhiza der Bäume und der Monotropa hypopitys. XXVII-XXXIII](#)