

concentrirterer Lösungen in die Dialysatoren sah ich sie auch dann auftreten, wenn die Mutterlauge in der Wanne farblos war.

Bemerkenswerth ist, dass, während die in der Eosinlösung niedergeschlagenen Quadratoctaëder farblos waren, die monoclinen Krystalle deutlich gefärbt erschienen. Da die Krystalle der letzten Art auch nach 22-stündigem Verweilen in Wasser und nach 12-tägigem Verweilen in absolutem Alkohol ebenso wie nach mehrtägigem Verweilen in Glycerin nicht entfärbt wurden, muss man annehmen, dass der Farbstoff in die Substanz der monoclinen Krystalle aufgenommen war.

Die grossen, möglicherweise triclinen Krystalle waren ebenso wie die Octaëder farblos.

Bei Anwendung von Anilinblau waren die monoclinen Krystalle tief dunkelblau, die Octaëder schwach, aber deutlich gefärbt, die grossen (möglicherweise triclinen) Krystalle farblos. Die Färbung der monoclinen Krystalle und der Octaëder war nach zweitägigem Liegen der Präparate in destillirtem Wasser blasser geworden, aber nicht verschwunden.

In Lösungen von Fuchsin, Methylgrün, Methylviolett, Jodgrün und Lacmus waren sämmtliche Krystalle farblos.

46. B. Frank: Ueber neue Mycorhiza-Formen.

(Mit Tafel XIX.)

Eingegangen am 21. October 1887.

In meiner ersten Mittheilung über die Mycorhiza der Bäume im 4. Hefte des Jahrganges 1885 dieser Berichte habe ich diejenige Form dieses Organes näher beschrieben, welche für unsere einheimischen Coniferen, Cupuliferen und verwandten Pflanzenfamilien sowie für *Monotropa hypopitys* die gewöhnliche und charakteristische ist. Ueber andere Formen der Pilzwurzel, die ich theils damals schon kannte ohne über sie zu berichten, theils inzwischen kennen gelernt habe, will ich heute Mittheilung machen.

Die Charakteristik der Mycorhiza setzt sich aus anatomischen und morphologischen Merkmalen zusammen, und um hier zunächst noch einmal an die bis jetzt bekannte Mycorhizaform zu erinnern, fasse

ich die anatomischen Charaktere derselben in folgende Worte zusammen: der Wurzelkörper ist von einem aus Pilzhypthen bestehenden Mantel lückenlos überzogen, welcher acropetal mit jenem fortwächst und mit ihm auch in organischer Verwachsung sich befindet, indem Hypthen desselben zwischen die Wurzelepidermiszellen eindringen und dieselben vollständig rings umspinnen, ohne jedoch in das Lumen derselben einzutreten; ausnahmslos unterlässt dann die Epidermis die Bildung von Wurzelhaaren, dafür sind ihre Zellen ziemlich gross und stellen zusammen mit ihrem Pilzmantel das Aufsaugungsorgan der Pflanze dar, jedoch so dass der Pilz die erste und unmittelbare Nahrungsaufnahme besorgen muss. Der morphologische Charakter der bekannten Mycorrhiza würde sich so ausdrücken lassen: bei relativ etwas grösserer Dicke des Wurzelkörpers ist das Längenwachstum desselben bedeutend vermindert, dafür die Verzweigung eine geförderte, sodass die ebenfalls kurz bleibenden Wurzelzweige in geringen Entfernungen von einander entspringen und die Wurzel dadurch ein korallen- oder büschelförmiges Aussehen gewinnt. Doch sind, wie ich schon damals hervorgehoben habe, diese morphologischen Unterschiede, die ja schon an und für sich nur graduelle sind, bei den Mycorrhizen oft kaum oder gar nicht vorhanden, so dass man dann makroskopisch die Mycorrhiza von der unverpilzten Wurzel nicht unterscheiden kann, eine Thatsache, die freilich diejenigen, welche in vorgefasster Meinung in der Mycorrhiza durchaus eine durch einen schädlichen Parasiten erzeugte pathologische Verbildung der Wurzel sehen wollen, mit Stillschweigen übergehen.

Auch davon habe ich in meiner ersten Mittheilung schon gesprochen, dass diese Mycorrhizaform in secundären Merkmalen noch mannigfaltig variiren kann und zwar nicht bloss bei einer und derselben Baum-species, sondern sogar an einem und demselben Individuum. Es bezieht sich dies auf folgende Merkmale. Erstens die Stärke des Pilzmantels, der in allen Uebergängen von einer dünnen einschichtigen Haut bis zu dicker vielschichtiger Hülle auftreten kann. Zweitens die Membranfärbung der Pilzelemente, indem dieselben bald farblos, bald mehr oder weniger gebräunt bis schwarzbraun erscheinen, so dass darnach die Mycorrhiza bald hell wie gewöhnliche Wurzeln (dafern nicht deren eigenes Gewebe schon Braunfärbung der Membranen zeigt), bald dunkelbraun bis schwarz erscheinen; namentlich ist an Buchen und Eichen eine Form nicht selten, wo viele Mycorrhizen wie schwarze Keulen aussehen. Drittens die Oberflächenbeschaffenheit der Mycorrhiza; bald erscheint die letztere in der ganzen Ausdehnung glatt, so dass nirgends oder nur sehr vereinzelt ein Pilzfaden der pseudoparenchymatischen Hülle sich nach aussen in den Boden hinein fortsetzt; bald aber gehen in reicher Menge Hypthen von der Pilzhülle ab und wachsen in den Boden hinein, gleichsam die Wurzelhaare der Wurzel ersetzend. Nach

der Art, wie das geschieht, zeigen die Mycorhizen grosse Verschiedenheiten. Bald sind es lauter verhältnissmässig kurze Fäden, welche in völlig gerader Richtung rechtwinkelig von der Oberfläche der Mycorhiza ausstrahlen, so dass die letztere ein büstenähnliches Aussehen erhält; bald sind es sehr lange und regellos geschlängelte Fäden, welche in wirrem Durcheinander von der Mycorhiza ausgehen und sich in dem Boden verlieren; bald sind solche Fäden auch an einer oder der anderen Stelle in grösserer oder geringerer Anzahl zu dickeren oder dünneren Myceliumsträngen vereinigt, welche mit der Mycorhiza zusammenhängen, in den Boden hineinwuchern und in demselben mehr oder weniger weit sich fortsetzen um endlich wieder in dünnere Stränge oder in einzelne Fäden sich aufzulösen, welche zwischen den Partikeln des Erdbodens oder dem verwesenden Laub etc. sich vertheilen. Bei allen diesen Formen der Bekleidung können wieder insofern Verschiedenheiten auftreten, als die Fäden oder Mycelstränge hell, braun oder schwarz gefärbt sind. Zum Theil mögen diese Verschiedenheiten nur ungleiche Entwicklungszustände der Mycorhiza sein, sicher sind sie aber zum Theil typische Formen, welche die Mycorhiza auch in ihrem vollen Entwicklungszustande behält. Im Anschlusse hieran will ich noch einer Variationsrichtung der gewöhnlichen Mycorhiza gedenken, die ich bis jetzt noch nicht erwähnt habe. Sie betrifft eine eigenthümliche Pigmentbildung. Diese bekanntlich unter den Spaltpilzen besonders häufige aber auch den Sprosspilzen und den höheren hyphenbildenden Pilzen nicht fremde Erscheinung besteht in der Erzeugung eines eigenthümlichen lebhaften Farbstoffes, welcher Membran und Inhalt der Pilzzellen und häufig auch das umgebende Medium tingirt. Ich habe nun besonders an den Buchen der Alfelder Reviere und zum Theil an der daselbst vorkommenden *Monotropia* folgende farbige Mycorhizen gefunden, wobei in der Regel im ganzen Wurzelsystem der Pflanze, wenn die letztere klein war, oder bei älteren Pflanzen in einem gewissen Bereiche der Wurzeln die Färbung auftrat und dann auch denjenigen Myceliumfasern eigen war, welche sich von den Mycorhizen aus in den Boden fortsetzten. 1. Kreideweisse Mycorhizen, wobei also ein eigentlicher Farbstoff fehlt und das Weiss durch einen Ueberzug mit vielen sehr kleinen Kryställchen von Kalkoxalat, wie sie oft bei Pilzhyphen vorkommen, und zum Theil durch Luftgehalt hervorgebracht ist. 2. Blassrosenroth, an Buchen, sowie an *Monotropia* beobachtet; 3. blassviolett; 4. safranroth; 5. goldgelb; 6. rostbraun. Ueber den Werth und die Bedeutung dieser Merkmale will ich mich hier nicht verbreiten.¹⁾ Ich habe mehrfach

1) Bezüglich der Richtigkeit der Meinung, wonach die Pigmentbildung gewisser Pilze ein spezifisches Kriterium ist, bin ich zweifelhaft geworden. Diese Meinung wird bekanntlich besonders bei den Spaltpilzen gehegt, von denen man ja

constatiren können, dass diese Färbungen wirklich dem mycorrhizabil-denden Pilze eigen waren. In einem Falle aber konnte ich mich über-zeugen, dass ein im Boden verbreitetes Mycelium von lehmgelber Farbe nicht nur auf verwesenden Pflanzenresten sondern auch stellenweise auf Buchen-Mycorrhizen, die von dem gewöhnlichen ungefärbten Pilze gebildet waren, sich ansetzte und dieselben umspann; soweit die Myco-rhizen von der gewöhnlichen Beschaffenheit waren, erwiesen sie sich als lebensfrisch, soweit sie aber von dem gelben Pilze eingehüllt wurden, waren sie abgestorben und morsch geworden.

Eine Symbiose zwischen einer Pflanzenwurzel und einem Pilz ist aber auch in anderer anatomischer Form als in derjenigen der gewöhn-lichen Mycorrhiza denkbar, und thatsächlich giebt es noch andere Formen, die ich hier in derjenigen Reihenfolge beschreiben will, dass wir von dem der bisher bekannten Mycorrhiza ähnlichsten Typhus all-mählich zu dem am meisten abweichenden gelangen, indem wir sehen werden, dass der Pilz, der in der jetzt bekannten Form auf der Ober-fläche der Wurzel sich befindet, immer tiefer in's Innere derselben sich zurückziehen kann. Wenn wir alle diejenigen Formen, bei denen der ernährende Pilz sich auswendig befindet, als ectotrophische und diejenigen, wo er das Innere gewisser Wurzelzellen einnimmt, als endo-trophische bezeichnen, so erhalten wir folgende Uebersicht.

A. Ectotrophische Mycorrhizen.

1. Die gewöhnliche oder korallenästige Mycorrhiza, d. i. die bereits bekannte Form.

2. Eine abweichende langästige Mycorrhizaform mit wurzel-haarähnlichen Seitenorganen. In den trüffel führenden Revieren des südlichen Hannover habe ich an *Fagus sylvatica* einige Male eine Mycorrhiza gefunden, die sich sehr auffallend von der gewöhnlichen Form unterscheidet. Makroskopisch ist sie von einer gewöhnlichen unverpilzten Wurzel kaum verschieden, denn sie hat bedeutende Längen-ausdehnung und trägt gleichfalls sehr lange Wurzelzweige, die in mässiger Anzahl weit entfernt von einander entspringen; auch ist sie

eine ganze Kategorie als Pigmentbakterien unterscheidet. Ich habe aber an einem Spaltpilze, der gewöhnlich kein pigmentbildender ist, unter gewissen Umständen einen rothen Farbstoff entstehen, ich habe ferner den *Saccharomyces glutinis* auf gekochten Kartoffeln neben der pigmentbildenden in einer farblosen Form wachsen sehen; ich fand auch einmal in einer Cultur von *Penicillium glaucum* die Nährflüssigkeit und den Inhalt der Hyphen durch einen rosenrothen Farbstoff tingirt. Ich möchte da-her glauben, dass die Pigmentbildung keine unwandelbar spezifische Eigenthümlich-keit, sondern mehr der Ausdruck einer besonderen chemischen Thätigkeit ist, die unter gewissen äusseren Umständen von dem Pilze ausgeübt wird. Darum bin ich auch weit davon entfernt, in den verschiedenen farbigen Mycorrhizen ohne weiteres Merkmale spezifischer Verschiedenheit der betreffenden Pilze sehen zu wollen.

überall mit feinen Anhängseln bekleidet, welche makroskopisch am ersten an Wurzelhaare erinnern (Fig. 3). Mikroskopisch erweist sie sich mit einem Pilzmantel umkleidet, der hier aber eine ganz ausserordentliche Dicke besitzt, indem sein radialer Durchmesser oft die Hälfte des Radius der Wurzelkörperquerschnittes erreicht (Fig. 4). Derselbe besteht aus den gewöhnlichen pseudoparenchymatösen farblosen Pilzelementen, welche lückenlos verbunden hier in zahlreichen Schichten übereinander liegen. Jene Pseudo-Wurzelhaare aber sind nur Bündel von Pilzfäden, welche von der Oberfläche des Pilzmantels ausgehen (Fig. 5). Sie haben eine sehr charakteristische Beschaffenheit; es sind in paralleler Richtung fest mit einander verbundene Hyphen, die aber nur in einer einzigen Ebene angeordnet sind und daher bandartige Lamellen darstellen. Die längsten erreichen eine Länge von $1\frac{1}{2}$ —2 mm; dazwischen kommen auch kürzere und schmalere vor. Diese Bänder stehen mit ihrer Insertionsebene vorwiegend rechtwinkelig zur Längsachse der Mycorhiza; sie sind an ihrer Basis am breitesten und werden gegen das Ende hin immer schmaler; letzteres rührt daher, dass im Verlaufe des Bandes die jeweils am Rande befindlichen Hyphen theils sich in einem Winkel von dem Bande abzweigen und in den Boden eindringen, theils unmittelbar am Rande des Bandes in ihrem Längenwachstum dadurch aufgehalten wurden, dass sie in ähnlicher Weise wie es Wurzelhaare thun unter Krümmungen oder Anschwellung oder Bildung lappiger Wucherungen mit daselbst liegenden Bodentheilchen in Verwachsung traten. Die Spitze eines solchen Bandes, welche daher oft nur noch aus wenigen Hyphen besteht, endigt ebenfalls durch diesen Verwachsungsprocess, aber sehr häufig hört auch das Band bei noch beträchtlicher Breite plötzlich ganz auf, indem es in seiner Totalität mit quer abgestutztem Ende an ein grösseres Bodentheilchen sich ansetzt. Diese Organe sind also nicht nur in Aussehen und Auftreten den Wurzelhaaren ähnlich, sondern offenbar auch functionell ihnen analog.

3. *Mycorhiza von Pinus Pinaster vom Cap.* Durch gütige Vermittelung des Herrn Dr. MARLOTH in Capstadt erhielt ich unter Anderem eine Wurzelprobe, welche nach der Angabe des genannten Herrn von *Pinus Pinaster* aus einem humusreichen Boden bei Capstadt stammt. Die Wurzeln sind ziemlich reich verzweigt und haben ein ganz eigenthümliches Aussehen, indem sie schon für das unbewaffnete Auge äusserst dicht mit abstehenden, ziemlich groben haarartigen Fädchen besetzt sind, welche alle unter sich eine gewisse gleiche Länge innehalten (Fig. 1). Für Wurzelhaare erscheinen sie fast zu grob; aber so dicht und gleichmässig wie jene bekleiden sie die Wurzel, und wie jene so werden sie in der Nähe der Wurzelspitze immer kürzer um ein Stück vor der Spitze ganz zu verschwinden. Die Wurzel erinnert mit dieser Bekleidung in ihrem Aussehen etwa an einen Fuchsschwanz.

Die mikroskopische Prüfung ergibt, dass diese wurzelhaarähnlichen Organe nichts Anderes als vollständige Nebenwurzeln sind, welche in so ungewöhnlich grosser Zahl und dichter Stellung aus der Tragwurzel hervorkommen wie sonst die Wurzelhaare. An diesen Nebenwurzeln fällt nun erstens auf, dass sie von so ungewöhnlicher Kürze und Dünne sind, um fast für Wurzelhaare gehalten werden zu können — sie werden bis 3 mm lang und 0,1 bis 0,135 mm dick — und zweitens dass sie als ectotrophische Mycorhizen ausgebildet sind (Fig. 2). Eine jede wird rings umkleidet von einem relativ sehr dicken Pilzmantel, welcher aus dicht verschlungenen farblosen Hyphen besteht und uuter abnehmender Stärke auch über den Vegetationspunkt dieser Nebenwurzeln sich fortsetzt, bisweilen aber auch noch vor der Wurzelspitze zu endigen scheint, so dass die letztere nackt hervorragt. Dieser Pilzmantel erreicht oft eine Dicke, welche dem Durchmesser des ganzen Wurzelkernes gleich kommt, ja er verbreitet sich stellenweise zu förmlichen Häuten, die wahrscheinlich in Zwischenräumen des Substrates sich üppiger entwickeln konnten. Da die oben angegebene Dicke dieser Mycorhizen mit Einschluss des Pilzmantels gemessen ist, so kommt auf den eigentlichen Wurzelkern eine noch weit geringere Stärke, und dieser zeigt dann auch in seinem Baue die sonderbare Eigenthümlichkeit, dass er nur einen aus wenigen Elementen bestehenden Fibrovasalstrang und eine Epidermis darstellt; die letztere aber ist das am stärksten ausgebildete Organ, ihre Zellen sind nämlich relativ sehr weit, so dass ihrer nur wenige die Peripherie dieses dünnen Organes umfassen; zugleich sind sie von ungewöhnlicher Länge, fast schlauchförmig, indem ihr in der Richtung der Wurzel liegender Durchmesser den Querdurchmesser viele Male übertrifft. Der Pilzmantel sitzt dieser Epidermis nur äusserlich auf, eine Umspinnung der Epidermiszellen an den inneren Wänden wie bei der gewöhnlichen Mycorhiza ist nicht zu beobachten. Die Tragwurzel, welche diese merkwürdigen Mycorhizen hervorbringt und welche von der gewöhnlichen Stärke der Coniferenwurzeln ist, ist ebenfalls verpilzt. Wir würden also hier den Fall haben, dass eine Mycorhiza sich wiederum wie im vorigen Falle mit seitlichen Organen ausstattet, welche nach Aussehen, Stellung und Function die Wurzelhaare zu vertreten scheinen, dass aber dieselben hier nicht von dem Pilze allein, sondern von beiden Symbionten gebildet werden. Ich will noch bemerken, dass ich an einer *Pinus Pinaster* im Berliner Botanischen Garten diese Mycorhizaform nicht finde; ihre Wurzeln, beziehentlich Mycorhizen haben die gewöhnliche Beschaffenheit.

B. Endotrophische Mycorhizen.

4. Mycorhizen der Ericaceen. Dass bei Ericaceen ein Wurzelpilz auftritt, habe ich zuerst erwähnt in einer kurzen Anmerkung in meiner zweiten Mittheilung über die Mycorhiza im Jahrgange 1885

dieser Berichte (vom 8. September), wo ich angab, dass die Wurzeln der *Andromeda polifolia* äusserlich von Pilzfäden umspinnen sind. Das wahre Verhältniss kannte ich aber damals noch nicht vollständig, indem ich auf den innerhalb der Epidermiszellen dieser Wurzeln lebenden Pilz noch nicht aufmerksam geworden war. THOMAS¹⁾, welcher bald darnach an den Heidelbeerwurzeln Verpilzung fand, beschreibt dieselbe nicht näher, sondern beschränkt sich auf die kurze Bemerkung, dass es Mycorrhizen seien wie bei *Monotropa*, Coniferen und Cupuliferen, was jedenfalls nicht zutreffend ist²⁾. Inzwischen habe ich sie genauer untersucht und will hier die Beschreibung dieser morphologisch wie mycologisch eigenthümlichen Organe geben³⁾. Für alle von mir untersuchten Ericaceen (diese Familie im weitesten Umfange verstanden) gilt gleichmässig Folgendes.

Die Wurzeln sind durch ihre haarförmige Dünne bei verhältnissmässig grosser Länge ausgezeichnet; ihr Durchmesser beträgt nur 0,05–0,07 mm, bisweilen nur 0,03 mm; dabei sind sie wie gewöhnliche Wurzeln mässig häufig verzweigt und die Zweige haben immer wieder dieselbe Beschaffenheit. Der anatomische Bau ist wiederum ein sehr einfacher: bei den dünnsten Wurzeln unterscheiden wir nur die Epidermis, deren Zellen bisweilen nur zu 6 die ganze Peripherie ausmachen, und einen verhältnissmässig dünnen Fibrovasalstrang, der aus einigen Tracheen und einigen Siebelementen besteht (Fig. 6); bei den stärkeren Wurzeln kommt noch eine ein- oder wenigschichtige Rinde hinzu. Auffallend ist nun, dass ausnahmslos die Wurzelhaare fehlen, dafür aber die Epidermiszellen selbst relativ sehr voluminös sind, so dass die Epidermis den hauptsächlichsten Theil des Wurzelkörpers ausmacht. Diese Zellen sind ungefähr isodiametrisch oder wenig in der Richtung der Wurzel gestreckt, ziemlich dickwandig und weitleumig; die meisten erscheinen ausgefüllt mit einer farblosen, trüben, nicht homogenen Masse, welche bei genauerer Betrachtung sich als ein Complex sehr feiner, regellos durcheinandergeschlungener Pilzfäden er-

1) Irmischia. 1885. Nr. 10.

2) Kurz vor Drucklegung dieses Aufsatzes erhielt ich Kenntniss davon, dass KERNER schon in der Sitzung der Akademie der Wissenschaften in Wien vom 4. März 1886 eine Mittheilung gemacht hatte des Inhaltes, dass er die von mir beobachtete Verbindung der Baumwurzeln mit Pilzmycelien auch an sämtlichen Pirolaceen, Ericaceen, Vaccinieen etc. gefunden habe. Die kurze Bemerkung: „Die Wurzelhaare werden bei allen diesen Pflanzen durch einen Mantel aus Mycelfäden ersetzt“ zeigt, dass auch KERNER das Wesen der Sache nicht erkannte. Wenn man auf beliebigen Pflanzenwurzeln aus Waldhumus, der gewöhnlich von Mycelfäden vollständig durchwuchert ist, Mycelfäden hinkriechen sieht, so ist das natürlich noch keine Mycorrhiza. Uebrigens habe ich an *Pyrola*-Arten bis jetzt bestimmt noch nie Mycorrhizabildung gefunden.

3) Eine kurze Mittheilung darüber publicirte ich schon im Tageblatt der diesjährigen Naturforscher-Versammlung zu Wiesbaden, S. 88.

weist, die nach Art der Gewebebildung der Sclerotien ein pseudo-parenchymatisches Gewebe darstellen (Fig. 7 und 8). In den meisten Fällen sind die Pilzelemente so klein, dass man im Zweifel sein kann, ob diese intercellulare Masse als ein pilzliches Pseudoparenchym zu deuten ist; unzweifelhafte Aufklärung geben aber solche Zellen, in denen das Gewebe ein ungleich weitmascheriges ist und wo man deutlich an einzelnen besonders grossen Gliedern die Verbindung zu dem ursprünglichen Pilzfaden noch erkennen kann. Zwischen diesen grobmaschigen Pilzmassen und den feinmaschigsten sind dann auch vermittelnde Uebergänge zu finden. Noch unzweifelhafter wird die pilzliche Natur in solchen Epidermiszellen, wo nur eine vereinzelte Pilzhyphe in freiem, meist geschlängeltem Verlaufe durch das hier noch erhaltene ziemlich homogene Protoplasma hindurchwuchert (Fig. 8). Der gewöhnlichste Fall ist jedoch wie gesagt der, wo ein dichter pseudo-parenchymatischer Pilzcomplex das Innere der Zelle einnimmt und vom Protoplasma und Zellkern der letzteren nichts mehr zu sehen ist. Meistens ist das Lumen von dieser Masse vollständig ausgefüllt, doch kommt es, besonders bei *Vaccinium oxycoccus*, auch vor, dass dieselbe nur einen Theil des Inneren einnimmt, und dann pflegt sie der Hinterwand der Zelle, also der gegen das Leitungsgewebe der Wurzel gekehrten Seite anzuliegen. Der Vegetationspunkt dieser Wurzeln zeigt sehr einfache Verhältnisse: man verfolgt die Wurzelepidermis auch über den Wurzelscheitel hinweg als ein Dermatogen, und es scheint gewöhnlich eine einzige Zelle den Scheitel einzunehmen; Oberflächenansichten gerade über dem Wurzelscheitel lassen gewöhnlich in der Mitte eine ungefähr dreiseitige Zelle erkennen, die man als Scheitelzelle ansehen und aus der man die nächstbenachbarten Zellen als durch Segmentirung hervorgegangen sich vorstellen könnte. Die Haubenbildung ist überaus reduziert, man findet über den den Wurzelscheitel einnehmenden Zellen einige wenige Wurzelhaubenzellen, welche ihrer Orientirung nach deutlich auf eine Abspaltung von jenen Dermatogenzellen hindeuten (Fig. 11). Unter dem Dermatogen erkennt man den Pleromkörper mit einigen Initialen beginnend als Anfang des centralen Wurzelstranges. Die Pilzausfüllung der Epidermiszellen kann man bis hart an den Wurzelscheitel verfolgen; bis dorthin setzt sich die oben beschriebene Beschaffenheit des Zellinhaltes fort, der immer ein sehr feines Pseudoparenchym darstellt; nur in den äussersten Meristemzellen am Wurzelscheitel ist in der trüben Inhaltsmasse diese pilzliche Struktur nicht deutlich erkennbar. Neben diesem intercellularen Pilz bemerkt man in den meisten Fällen auch oberflächlich den Wurzelkörper umspinnende Pilzfäden, bald in sehr reicher Menge, bald nur sparsam (Fig. 9 u. 10). Da sie aber nicht immer vorhanden sind, man aber auch in diesem Falle die intercellulare Pilzmasse beobachtet, so haben sie offenbar keine so wesentliche Bedeutung, wie die im Innern der Epidermis-

zellen sich befindenden. Bei *Vaccinium oxycoccus* habe ich einige Stellen gefunden, wo ein Zusammenhang zwischen den auswendig wachsenden Pilzfäden mit dem intracellularen Pilze deutlich zu erkennen war, indem jene theils innerhalb der ziemlich dicken Aussenmembran der Epidermiszellen parallel den Schichtungen derselben, theils auch quer durch die Membran ins Innere der Zelle wachsend gesehen werden konnten (Fig. 7). Die epiphyten Fäden sind oft nahezu ebenso fein, wie diejenigen, welche den intracellularen Fadenknäuel bilden, öfter aber zeigen sie viel bedeutendere Stärke und dann auch nicht selten mehr oder weniger gebräunte Membranen. Diese epiphyten Fäden verlassen auch zahlreich den Wurzelkörper, indem sie die benachbarten Torfmoos- und andere Pflanzenreste oder die Humusbestandtheile durchwuchern. Die Ausfüllung der Epidermiszellen mit Pilzfäden ist zwar keine ausnahmslose Erscheinung; man findet in der Continuität einer und derselben Wurzel bald einzelne, bald viele Zellen ohne den Pilz, wo dann ein ziemlich homogenes oder grosse Vacuolen enthaltendes Protoplasma mit mehr oder weniger deutlichem Zellkern in ihnen vorhanden ist; man wird auch einzelne Wurzelzweige finden können, in denen sich überhaupt kein Pilz nachweisen lässt: allein ich habe in jeder beliebig genommenen Probe dieser Pflanzen jedesmal die Verpilzung reichlich gefunden, und zwar an allen nachgenannten Standorten, wo ich bisher darnach gesucht habe. Ich nenne zuerst die auf die moorbewohnenden Ericaceen bezüglichen Oertlichkeiten. Erstens das Grunewaldmoor bei Berlin, wo von verschiedenen Stellen genommene *Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccus* und *Ledum palustre* den Wurzelpilz zeigen. Zweitens die Hochmoore auf dem Kamme des Erzgebirges, wo ich ihn an *Andromeda polifolia* und *Vaccinium oxycoccus* constatirte. Drittens das Moor auf dem Brocken, wo ich in den nämlichen beiden Species den Pilz auffand. Viertens als Vertreter der zwischen Weser und Ems gelegenen Moore die Gegend von Bassum, von wo ich *Vaccinium uliginosum* erhielt, welches ebenso verpilzte Wurzeln zeigte. Auch *Empetrum nigrum*, welches ich von dem letzterwähnten Standorte, sowie von einem Haide-moor der Insel Usedom untersuchen konnte, erwies sich in seinen Wurzeln, sowohl was die charakteristische haarförmig dünne Gestalt als die Verpilzung der Epidermis anlangt, den Moorsträuchern aus der Familie der Ericaceen gleich. Auch das moorbewohnende *Vaccinium macrocarpum* Nordamerika's, zeigte mir in einer aus dem Berliner botanischen Garten entnommenen Probe, wenn auch anscheinend etwas minder reichlich, die charakteristische Wurzelverpilzung. Wir sehen also in dem Auftreten dieses Wurzelpilzes eine unverkennbare Beziehung zu einer bestimmten Pflanzenform, indem er die Kleinsträucher der Torfflora bewohnt, wobei die Familienverwandschaft eine hervorstechende, wenn auch, wie *Empetrum* beweist, nicht ausschliess-

liche Bedingung ist. Andere Kleinsträucher der Moore schliessen sich dieser Erscheinung nicht an: *Salix aurita* von verschiedenen Mooren zeigte theils unverpilzte Wurzeln, theils die gewöhnliche Mycorhizaform, und *Myrica gale* von Bassum erwies sich ganz pilzfrei. Auch die krautartigen Torfpflanzen scheinen allgemein unverpilzte Wurzeln zu haben, wie ich es wenigstens an *Aspidium Thelypteris*, *Carex vulgaris*, *Drosera rotundifolia*, *Viola palustris*, *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Tormentilla erecta*, *Trifolium repens* beobachtete. Auch die nicht moorbewohnenden Ericaceen, selbst diejenigen des Sandbodens, dürften allenthalben dieselbe Mycorhizaform besitzen. Ich habe sie nämlich constatirt an mehreren Orten in dem Kiefernwald-Sandboden der Umgebung Berlins bei *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* und *vitis idaea*, von der Insel Usedom bei *Calluna vulgaris* und *Vaccinium vitis idaea*, von Sassnitz auf der Insel Rügen bei *Vaccinium myrtillus*. Ich will dazu bemerken, dass auch der Sandboden da, wo er von den genannten Ericaceen bewohnt ist, in seiner oberflächlichen Schicht, in welcher die Wurzeln verbreitet sind, immer einen Gehalt an Humus zeigt, in welchem dann die Pilzfäden der Mycorhizen umherwuchern. Selbst an Topfexemplaren von *Rhododendron ponticum* und *Azalea indica* habe ich die charakteristische Ericaceen-Mycorhizaform gefunden. Andererseits greift, wenn man *Empetrum* nicht in die Nähe der Ericaceen stellen will, diese Mycorhizaform, soweit bis jetzt bekannt, nicht über den weiteren Familienverband der Ericaceen hinaus, indem ich *Pirola* bis jetzt stets unverpilzt fand und *Monotropa* bekanntlich ectotrophische Mycorhizen besitzt.

Es liegt also bei den Ericaceen ein Fall einer Wurzelsymbiose von allgemeinerer Verbreitung vor, der sich den bisher von mir ermittelten Fällen der gewöhnlichen Mycorhiza der Cupuliferen etc. anreihet. Auch physiologisch schliessen sich die pilzgefüllten Epidermiszellen der Ericaceen den wenn auch in anderer Weise verpilzten Epidermiszellen der gewöhnlichen ectotrophischen Mycorhiza an, denn sie stellen das wichtigste Organ der ganzen Wurzel und jedenfalls den alleinigen Apparat für die Nahrungsaufnahme dar und grenzen nach innen direct an die Leitungsbahnen der Wurzel. Denken wir uns von diesen Epidermiszellen die blosse Zellmembran weg, so bleibt als einziger Bestandtheil und Nahrungsüberträger der Pilz übrig.

5. **Mycorhizen der humusbewohnenden Orchideen.** Ich komme hier auf die bereits bekannte Erscheinung, dass in den Wurzeln und Rhizomen vieler Orchideen regelmässig ein Pilz sich findet, der im Innern der Rindeparenchymzellen in Form eines Knäuels durch einander geschlungener Fäden auftritt. Eine Reihe von Beobachtern hat sich bereits mit diesem Pilz beschäftigt, zuletzt WAHRLICH¹⁾, dem es

1) Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. Botanische Zeitung 1886.

hauptsächlich auf die Fructification und die Speciesfrage desselben ankam, und in dessen Abhandlung auch die bisherige Literatur über denselben zu finden ist.¹⁾ Ich will hier zunächst die wesentlichen Merkmale der verpilzten Zellen kurz angeben, da dieselben von den bisherigen Beobachtern zum Theil nicht genügend vollständig erörtert worden sind. Die sehr voluminösen pilzhaltigen Zellen besitzen noch ihren ursprünglichen Protoplasmakörper, welcher deutlich einen der Zellwand anliegenden Primordialschlauch darstellt, einen Zellkern enthält und einen grossen oft von sehr feinen beweglichen Plasmafäden durchsetzten Saft Raum umschliesst. Der Knäuel von Pilzfäden erfüllt in den meisten Fällen nur einen Theil des Innenraums der Zelle; von ihm aus gehen aber einzelne Fäden nach verschiedenen Punkten der Zellwand, durchdringen dieselbe und stehen mit entsprechenden Fäden benachbarter Zellen in Verbindung. Der Pilzfadencomplex liegt gewöhnlich dem Zellkern an oder hat denselben in sich eingeschlossen, und dieser erscheint immer deutlich grösser als in den gleichalterigen und gleichartigen nicht verpilzten Rindzellen. Bei der ersten Entstehung des Pilzes in der Zelle sieht man eine relativ kleine Pilzmasse in der Nähe des Zellkernes, welche gewöhnlich mit einem oder einigen aus den Nachbarzellen eingedrungenen Fäden in Verbindung steht; gewöhnlich hat dieselbe die von den bisherigen Beobachtern als gelber Klumpen beschriebene Beschaffenheit, wo die hier ziemlich feinen Fäden durch eine vielleicht harzartige Masse verklebt scheinen und wobei auch sackartige Erweiterungen der Pilzfäden betheiligt sein mögen. Diese Complexe vergrössern sich indem nach und nach mehr Pilzfäden sich um dieselben herumlegen. Doch ist dieser klumpenförmige Zustand nicht immer als Anfangsstadium vorhanden; nicht selten erscheinen von vornherein deutlich unterschiedene, locker mit einander verflochtene Pilzhypphen. Bisweilen wächst der Fadenknäuel soweit heran, dass er schliesslich den Innenraum der Zelle vollständig erfüllt. Was die Structur dieser Pilzmassen anlangt, so variirt sie erstens in Bezug auf die Dichtigkeit der Verflechtung der Fäden, die bald so innig ist, dass das Gewebe die Beschaffenheit eines Pseudoparenchyms annimmt, bald genügend locker bleibt, um die einzelnen Pilzhypphen als solche auf weite Strecken unterscheiden und verfolgen zu können; zweitens aber auch in Bezug auf die Stärke der Pilzelemente, indem es sich bald um sehr feine, dünnwandige und farblose Fäden,

1) In meiner im Jahre 1885 erschienenen neuesten Auflage von Leunis Synopsis habe ich den Orchideenwurzelpilz unter die bisher nur steril bekannten Myceliumformen mit dem vorläufigen Gattungsnamen *Eidamia* aufgenommen, weil mir die Kulturversuche, welche REISSEK mit Orchideenwurzeln angestellt hat und bei denen er eine dem Wurzelpilze zugehörige Fructifikation beobachtet haben will, nicht einwurfsfrei erschienen. WAHRLICH hat nun jetzt bei Kulturversuchen mit dem Wurzelpilz aus *Vanda*-Arten Perithechien erhalten, die der Gattung *Nectria* angehören.

bald um viel stärkere, mit kräftigen Membranen, und mit deutlichen Septen versehene, bisweilen sogar gebräunte Myceliumfäden handelt. In einer und derselben Zelle besteht der Fadenknäuel bisweilen aus Fäden der verschiedensten Dickegrade. Der Sitz dieser Pilzcomplexe sind eine oder mehrere Schichten der weitesten Zellen des Rindenparenchyms, während in der ziemlich engzelligen Epidermis und in den zunächst unter ihr liegenden ebenfalls engen Rindeparenchymzellen, wie sie wenigstens unsere einheimischen Orchideen zeigen, keine Fadenknäuel vorhanden sind, obwohl, wie ebenfalls die früheren Beobachter schon wussten, auch durch diese Zellen sowie durch die Wurzelhaare entlang nicht selten einzelne, zum Theil auch nach aussen dringende Pilzfäden, die andererseits mit dem Pilze in der Rinde in Verbindung stehen, zu sehen sind. Ich will nun bloss noch diejenigen thatsächlichen Momente hervorheben, die mich veranlassen auch hier ein festes symbiotisches Verhältniss anzunehmen, welches den eigentlichen Mycorrhizen insofern sich anschliessen dürfte, als auch hier der Pilz einen Dienst bei der Ernährung der Pflanze aus Humus zu leisten scheint, zumal da die bisherigen Beobachter gerade diesen Punkten weniger Aufmerksamkeit gewidmet haben.

1. Der Protoplasmakörper der Wurzelzelle und der in ihm enthaltene Pilz leben miteinander, ohne dass der erstere durch den letzteren parasitär afficirt oder in seinen Lebenserscheinungen gestört würde, wie aus der oben beschriebenen Beschaffenheit der pilzführenden Zellen hervorgeht.
2. Die Wurzel und ihr Pilz befinden sich in gemeinsamer Fortbildung. Auf Längsschnitten können wir nämlich den Pilz bis gegen die Wurzelspitzen hin verfolgen und deutlich seine acropetale Fortbildung erkennen, indem das Meristem und die nächst älteren, angrenzenden Zellen der Wurzel noch pilzfrei sind, die pilzführenden Rindeschichten aber daselbst stets mit den jüngsten Entwicklungsstadien des Pilzes, wie ich sie oben characterisirt habe, endigen, so dass wir annehmen müssen, dass der Pilz im Innern der wachsenden Wurzelspitze selbst von Zelle zu Zelle mit der Wurzel Schritt haltend weiter dringt. Es steht damit nicht im Widerspruch, dass WAHRLICH an jungen Wurzeln auch isolirte directe Infectionsstellen durch den von aussen eingedrungenen Pilz beobachtete.
3. Der Pilz ist streng an die Nahrung aufnehmenden Organe der Orchidee gebunden. Diese Thatsache tritt um so schlagender hervor, als der morphologische Character des Organes hierbei bedeutungslos und nur dessen physiologische Rolle entscheidend ist. Denn während bei den meisten Orchideen die Wurzeln es sind, die mit dem Pilze in Symbiose leben, sehen wir bei den wurzellosen Orchideen, wo das Rhizom das nahrungsaufnehmende Organ ist und die Wurzeln vertritt, wie bei *Corallorhiza innata* und bei *Epipogon Gmelini*, diesen Theil der

Pflanze regelmässig als Mycorrhiza entwickelt, wobei die Verpilzung bis ins Detail den Verhältnissen der Wurzeln der anderen Orchideen gleicht. Nicht minder bedeutungsvoll ist der Umstand, dass diejenigen Wurzelorgane, welche keine nahrungsaufsaugende Function haben, wie die als Reservestoffbehälter dienenden Wurzelknollen der Orchisarten, soweit meine Beobachtungen reichen, auch niemals den Pilz enthalten, selbst dort nicht, wo die echten Wurzeln des nämlichen Individuums verpilzt sind. 4. Die Orientirung der pilzführenden Zellen in der Wurzel ist stets eine solche, dass sie nothwendig die Vermittelung zwischen den aufzunehmenden Stoffen und der Leitungsbahn der Wurzel übernehmen müssen. Der Centralstrang der Wurzel ist ringsum und meist lückenlos von einer mächtigen Scheide verpilzten Gewebes umkleidet, welches nach aussen nur durch wenige engzellige Gewebeschichten bedeckt ist, die übrigens selbst auch von Pilzfäden durchdrungen sind. 5. Die chlorophyllfreien Orchideen, bei denen die Zufuhr kohlenstoffhaltiger Nahrung nur möglich ist aus dem Humus des Substrates, zeigen die Mycorrhiza im vollständigsten Grade der Entwicklung und als ausnahmslose Erscheinung, wie uns *Neottia nidus avis*, *Corallorhiza innata*, *Epipogon Gmelini* belehren, die damit an die analogen Verhältnisse der *Monotropa hypopitys* erinnern. Die mit grünen Blättern versehenen Orchideen zeigen Wurzelverpilzung auch; aber jedenfalls nicht mit so strenger Regelmässigkeit. Es mag unter diesen Pflanzen Arten geben, wo sie in der Regel vorhanden ist; vielleicht sind dies namentlich die eigentlichen Bewohner humusreicher oder torfbildender Wiesen; denn in verschiedenen *Orchis*-Arten habe ich sie immer angetroffen. Aber bei einigen anderen grünen Orchideen, z. B. bei *Epipactis latifolia* und *Listera ovata*, habe ich die Wurzeln pilzfrei gefunden. Auch kommt es vor, dass bei den mit Wurzelpilzen versehenen grünen Orchideen einzelne Wurzeln oder gewisse Partien einer Wurzel unverpilzt sind. Dies alles scheint wohl darauf hinzudeuten, dass bei den chlorophyllhaltigen Orchideen die Mycorrhiza eine etwas eingeschränktere Bedeutung hat als bei chlorophyllfreien. Dass aber auch für die grünen Orchideen der Humus eine gewisse Rolle spielt, ist ein Gedanke, der überhaupt schon vor mir von Anderen ausgesprochen worden ist, und zu welchem uns gewisse gerade bei diesen Orchideen obwaltende Eigenthümlichkeiten gedrängt haben, wie namentlich der Mangel ausgiebiger chlorophyllführender Organe in der ersten Periode nach der Keimung, die strenge Abhängigkeit des Vorkommens dieser Pflanzen vom Humusreichthum des Bodens, die Schwierigkeiten ihrer Cultur etc. Gewiss ist jedenfalls das Eine: wie bei der gewöhnlichen ectotrophischen Mycorrhiza die chlorophyllose *Monotropa hypopitys* uns lehrt, dass diese Mycorrhiza ein humusassimilirendes Organ

ist, so bekunden die chlorophyllfreien Orchideen, dass ihre endotrophische Mycorhiza ihnen denselben Dienst leistet.

Pflanzenphysiologisches Institut der Königl. landwirthschaftlichen
Hochschule in Berlin.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Eine Wurzel von *Pinus Pinaster* vom Kap, mit wurzelhaarähnlichen Mycorhizen besetzt. 5mal vergrößert.
- Fig. 2. Stück eines Längsschnittes durch eine der vielen Mycorhizen von Fig. 1. *p* der Pilzmantel, *e* Epidermis, *s* Siebelemente, *t* Trachee. 350fach vergrößert.
- Fig. 3. Langgestirte Mycorhizaform mit wurzelhaarähnlichen Pilzfadensträngen von *Fagus sylvatica*. 7mal vergrößert.
- Fig. 4. Querschnitt durch eine Mycorhiza von Fig. 3. *p* der dicke Pilzmantel, von welchem an 3 Stellen die Bündel von Pilzfadensträngen abgehen, die in der Zeichnung nur ein Stück weit ausgeführt sind. Unter dem Pilzmantel liegt die Epidermis, darauf folgt das Rindeparenchym *r*, in der Mitte der Fibrovasalstrang. 350fach vergrößert.
- Fig. 5. Zwei Pilzfadenstränge der Mycorhiza von Fig. 3, aus Hyphen bestehende flache Bänder darstellend, an mehreren Stellen mit Humustheilen verwachsen. 350fach vergrößert.
- Fig. 6. Querschnitt durch eine Mycorhiza von *Andromeda polifolia*, zeigt die grossen pilzgefüllten Epidermiszellen, darunter den Fibrovalstrang. 350fach vergrößert.
- Fig. 7. Stück eines Längsschnittes durch eine Mycorhiza von *Vaccinium oxycoccus*, *e* Epidermiszellen, im Innern mit dem Pilze erfüllt, dessen Fäden an einigen Stellen auch in der Membran der Epidermiszellen, sowie im Zusammenhange mit den ausserhalb der Epidermis wachsenden Pilzfäden zu sehen sind. *s* Siebelemente, *t* Trachee. 1030fach vergrößert.
- Fig. 8. Mehrere Epidermiszellen der Mycorhiza von *Andromeda polifolia* in der Oberflächenansicht, verschiedene Formen und Grade der Verpilzung des Lumens darstellend; rechts drei Zellen, welche ganz mit Pilz-Pseudoparenchym erfüllt sind, links zwei Zellen mit je einem Pilzfaden im Protoplasma Körper. 1030fach vergrößert.
- Fig. 9. Stück einer sehr dünnen Mycorhiza von *Andromeda polifolia*, in der Oberflächenansicht, einen schwachen Grad epiphyter Verpilzung darstellend; die Epidermiszellen sind im Lumen alle mit dem Pilze erfüllt. 350fach vergrößert.
- Fig. 10. Stück der Oberfläche einer Mycorhiza von *Andromeda polifolia*, einen starken Grad epiphyter Verpilzung darstellend. 350fach vergrößert.

Fig. 11. Optischer Längsschnitt durch die Wurzelspitze einer Mycorhiza von *Andromeda polifolia*; *e e* Epidermiszellen, zum Theil mit Pilz-Pseudoparenchym erfüllt; *cc* Wurzelhaubenzellen, am oberen Rande mit einigen oberflächlichen Pilzfäden. 1030fach vergrößert.

47. G. Lagerheim: Zur Entwicklungsgeschichte einiger Confervaceen.

(Vorläufige Mittheilung.)

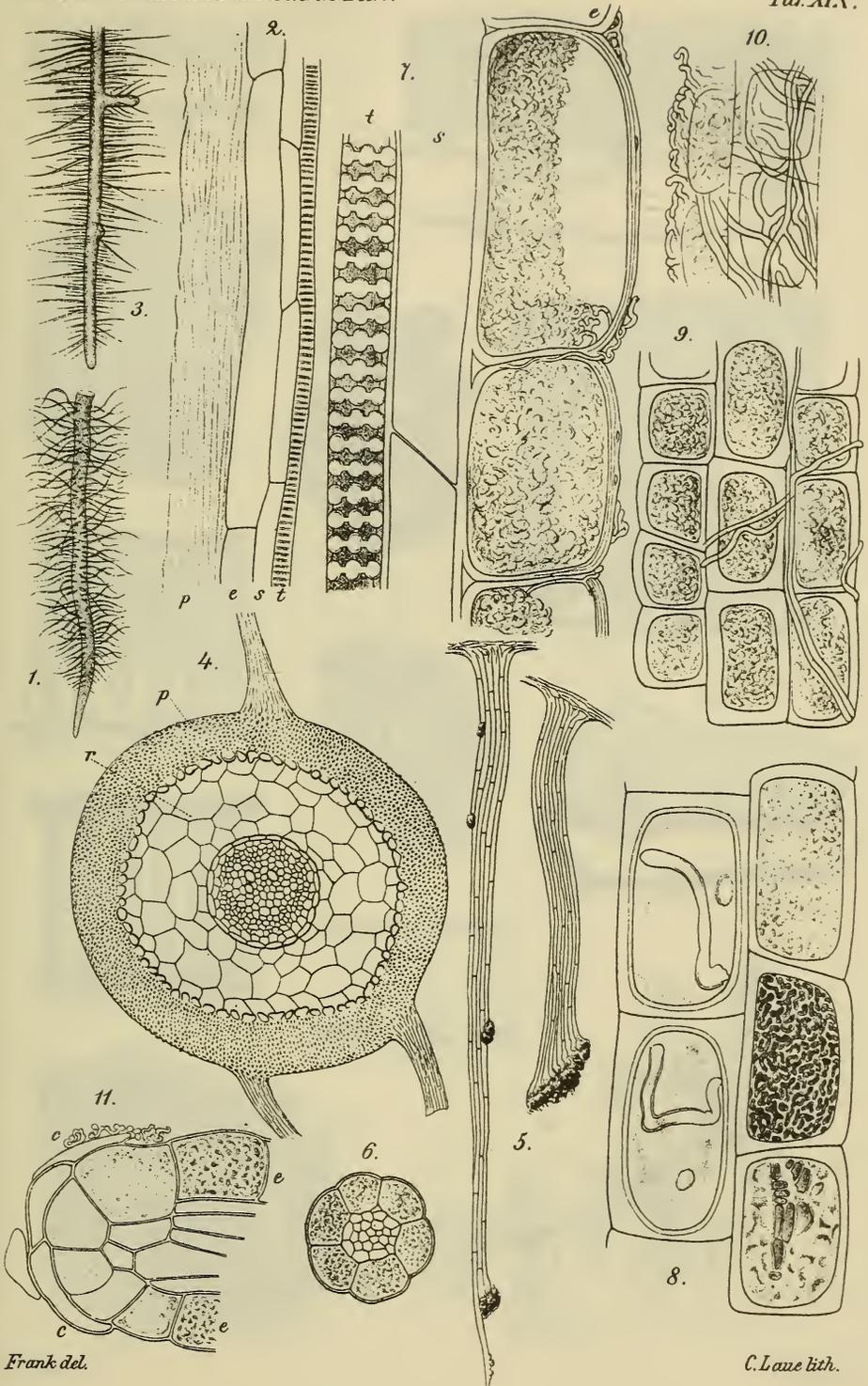
Eingegangen am 22. October 1887.

Die Gruppe von unverzweigten, fadenförmigen Chlorozoosporaceen, welche wir gewöhnlich Confervaceae oder Ulothrichaceae nennen, ist während der letzten Decennien mehrmals Gegenstand der Untersuchung gewesen. In Folge dieser Untersuchungen wurde man genöthigt mehrere neue Gattungen aufzustellen. Meiner Meinung nach muss man jetzt folgende Gattungen annehmen: *Binuclearia* Wittr., *Chaetomorpha* Kütz., *Conferva* (L.), *Hormiscia* Aresch., *Microspora* (Thur.), *Rhizoclonium* Kütz., *Ulothrix* Kütz., *Urospora* Aresch. Die Entwicklungsgeschichte ist aber nur für sehr wenige Arten bekannt. Einen Beitrag zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte zweier dieser Gattungen, *Microspora* (Thur.) und *Conferva* (L.) zu liefern ist Zweck dieser Zeilen.

Wichtige Beiträge zur Kenntniss dieser beiden Gattungen sind von A. BRAUN, DERBÈS und SOLIER, ROSENVINGE, SCHAARSCHMIDT, THURET und WILLE geliefert worden. Jedoch sind unsere Kenntnisse der Entwicklungsgeschichte dieser Algen, speciell was die Zoosporen anbetrifft, sehr mangelhaft. Es ist deshalb nicht gerade eigenthümlich, dass ihre Systematik unsicher ist. Nachdem THURET¹⁾ die beiden Gattungen von einander getrennt hatte, wurde WILLE²⁾, dadurch dass der Bau der Membranen übereinstimmend war, veranlasst sie wieder zu

1) Recherches sur les zoospores des algues et les antheridies des cryptogames, pag. 12 (Annales d. Sciences nat. 3 sér., t. XIV et. XVI).

2) Ferskvandsalger fra Novaja Semlja, pag. 64 (Öfvers. af K. V. Akad. Förhandl. 1879, No. 5).



Frank del.

C. Lane lith.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [5](#)

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

Artikel/Article: [Ueber neue Mycorhiza-Formen 395-409](#)