

- Fig. 9. Zwei Zellen eines Thallus, welche die Chromatophoren und den Kern zeigen.  
„ 9a. Kleiner Thallus, mit Jod behandelt, Chromatophoren und Zellkern zeigend, Stärke war fast nur an der Peripherie des letzteren vorhanden.  
„ 10. Grösserer, regelmässig entwickelter Thallus; die punktirten Linien geben die zur Sporenbildung führenden Zelltheilungen an.  
„ 11 und 12. Zwei einseitig entwickelte Thallusformen.  
„ 13. Ein Theil vom Rande eines Thallus mit sehr ungleichen Zellen.  
„ 14. Ein Theil eines fructificirenden Thallus mit drei Zoosporangien.  
„ 15. Entleerte Zoosporangien und einige vegetative Zellen.  
„ 16 a, b, c. Viertheilung des Zellinhaltes in den Zoosporangien.  
„ 17. Ein Zoosporangium, in dem sich 8 Schwärmsporen bilden.  
„ 18. Schwärmspore.  
„ 19 a, b. Schwärmsporen in Copulation.  
„ 20. Zygote, unmittelbar nach der Copulation mit einem Augenfleck und 4 Cilien.

---

### 37. B. Frank: Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorhiza.

(Mit Tafel XIII.)

Eingegangen am 18. Juli 1888.

---

Seitdem ich nachgewiesen habe, dass die zur Nahrungsaufnahme bestimmten Saugwurzeln gewisser Pflanzen an ihren natürlichen Standorten in einer constanten Symbiose mit Pilzmycelien sich befinden, stehen wir vor der Frage, welche Beziehungen zwischen beiden Symbionten obwalten, welche Rolle die Mycorhiza spielt.

Schon in meiner ersten Mittheilung in diesen Berichten<sup>1)</sup> über die Mycorhiza habe ich auf so viele Thatsachen hingewiesen, welche übereinstimmend auf Vermittelung der Ernährung der betreffenden Pflanzen durch ihre Wurzelpilze hindeuten, dass ich damals bereits in bestimmter Weise von den mit verpilzten Wurzeln versehenen Bäumen behauptete, dass ihnen Wasser und alle aus dem Boden zu beziehenden Nährstoffe durch die Mycorhizen zugeführt werden. Weitere Beobachtungen veranlassten mich, ebendasselbst kurz nachher<sup>2)</sup> eine Reihe von Thesen bezüglich der Mycorhiza der Bäume aufzustellen, unter denen auch die

---

1) Jahrgang 1885. III. Heft 4.

2) Jahrgang 1885. III. Heft 11.

war, dass die Mycorhizapilze nicht bloss Wasser und mineralische Nährstoffe dem Baume zuführen, sondern namentlich auch organische aus dem Humus und den verwesenden Pflanzenresten entlehnte Stoffe assimiliren und für den Baum direkt wieder verwertbar machen, und dass somit die Bedeutung des Humus für die Pflanzenernährung in einem neuen Lichte erscheint. Auch die endotrophischen Mycorhizen, besonders diejenigen der Orchideen, habe ich in meiner jüngsten Mittheilung daselbst<sup>1)</sup>, gestützt auf eine Reihe von Gründen, als humus-assimilirende Organe erklärt. In meiner vor Kurzem erschienenen ausführlichen Arbeit über die Stickstoffernährung der Pflanze<sup>2)</sup> habe ich ferner die Beobachtung mitgetheilt, dass bei denjenigen Bäumen, welche verpilzte Wurzeln besitzen, regelmässig keine Salpetersäure in den Mycorhizen sowie auch in den übrigen Theilen zu finden ist, während die anderen Bäume wenigstens in ihren Saugwurzeln diese Säure enthalten, und habe daraus geschlossen, dass durch die Wurzelpilze diese Pflanzen mit schon assimilirten stickstoffhaltigen Nährstoffen versorgt werden, mit anderen Worten, dass es bei dieser durch die Wurzelpilze bewirkten direkten Nutzbarmachung des Humus für die Pflanzenernährung hauptsächlich mit auf den in organischer Form vorhandenen Humusstickstoff abgesehen ist. Zwar finden wir gerade bei chlorophyllfreien Pflanzen, wie *Monotropa hypopitys*, *Neottia nidus avis*, *Corallorhiza*, *Epipogium*, die Mycorhiza, die hier nothwendig die kohlenstoffhaltige Nahrung assimiliren muss, als ein besonders festes ausnahmsloses symbiotisches Verhältniss, aber ihr Vorkommen bei so vielen chlorophyllführenden Pflanzen, wie den Bäumen, wo der Kohlenstoff auf die gewöhnliche Weise durch die Blätter aus Kohlensäure assimilirt werden kann, deutete auch schon darauf hin, dass es hierbei wohl auch auf Gewinnung des Stickstoffes aus dem Humus ankommt.

In Nachstehendem will ich nun versuchen, diejenigen von mir bis jetzt gemachten Beobachtungen und Versuche zusammenzustellen, welche für die Annahme sprechen, dass die Pilze der Mycorhizen der Bäume als Uebertrager von Nährstoffen in die Pflanze funktionieren.

**1. Die allgemeine Verbreitung der Mycorhiza.** Wenn nur ein gewöhnlicher zufälliger Parasitismus von Pilzen in Baumwurzeln vorläge, so wäre zu erwarten, dass auch das Vorkommen nur auf vereinzelte Fälle beschränkt ist, wie es bei parasitischen Pilzen Regel ist. Aber der Umstand, dass diese Symbiose an den natürlichen Standorten eine allgemein verbreitete, überall und an jedem Individuum constant auftretende Erscheinung ist, giebt derselben den Charakter einer Anpassung der Pflanze an die Pilzthätigkeit, wobei diese von der letzteren einen bestimmten Nutzen zieht. Schon nach meinen ersten Mittheilungen,

1) Jahrgang 1887. V. Heft 8.

2) Untersuchungen über die Ernährung der Pflanzen mit Stickstoff etc. Berlin 1888. pag. 47.

nach denen die Cupuliferen aus den Forsten des grössten Theiles der preussischen Monarchie von den verschiedensten Boden- und Lagenverhältnissen unter den mehreren hundert untersuchten Individuen nicht in einem einzigen Falle die Mycorhizen vermissen liessen, konnte ein Zweifel an dieser allgemeinen Verbreitung nicht mehr sein, und wenn HARTIG<sup>1)</sup> dennoch einen solchen äusserte, weil er im forstlichen Versuchsgarten zu München die Cupuliferen bis zu 12jährigem Alter pilzfrei gefunden habe, so ist dies ein unberechtigter Schluss, zu welchem Derjenige verleitet werden kann, welcher die von mir in der zweiten These meiner zweiten Mittheilung hervorgehobene Beziehung zwischen der Bodenbeschaffenheit und dem Vorhandensein der Mycorhizapilze und der Mycorhiza selbst ausser Acht lässt. Weitere Belege für die geographische Verbreitung der Mycorhiza sind folgende. Bezüglich Deutschlands konstatarie ich zunächst, dass ausser den Cupuliferen namentlich die bestandbildenden Coniferen, wie die gemeine Kiefer, die Fichte, die Tanne, die Lärche, aus sehr verschiedenen Gegenden die typische Wurzelverpilzung zeigten. Die Fichte hat allgemein auch in den Gebirgen bis zu ihrer obersten Grenze Mycorhizen, wie dies aus dem Riesengebirge an den letzten Fichten bei der Riesenbaude, aus den Alpen bei Berchtesgaden von der oberen Fichtengrenze, sowie an den Fichten auf dem Brockengipfel gefunden wurde. Ebenso zeigte die Krummholzkiefer des Riesengebirges und der Alpen bei Berchtesgaden die Verpilzung. Auch bei den Betulaceen, wo ich ihr Vorkommen schon früher konstatarie, fand ich die Mycorhizen weiter verbreitet, insbesondere auch bei *Betula nana* vom Brocken und bei *Alnus viridis* aus den Alpen von Berchtesgaden. Bezüglich der Salicineen füge ich noch hinzu das Vorkommen von Mycorhizen an Gebirgsweiden aus dem Riesengebirge und vom Brockengipfel, sowie an *Salix retusa* aus 1790 m und *S. reticulata* aus 2000 m von der Obertrübsee-Alpe in der Schweiz, die beide von Herrn Professor ASCHERSON für diese Zwecke gütigst gesammelt wurden. Das Vorkommen von Wurzelpilzen an Cupuliferen in Italien ist von GIBELLI<sup>2)</sup> beobachtet worden. In Dänemark hat sie P. E. MÜLLER<sup>3)</sup> an Buchen gefunden. Für Norwegen habe ich die Mycorhiza bei Eiche, Buche, Hasel, Fichte und Kiefer konstatiren können an Wurzelproben, die Herr Dr. BRUNCHORST von Bergen mir gütigst besorgt hat. Wenn hiernach die allgemeine Verbreitung der Mycorhizen in ganz Europa für sehr wahrscheinlich gelten muss, so kann ich auch einige Belege für ihr Vorkommen in anderen Erdtheilen beibringen. An Wurzelproben vom Cap der guten Hoffnung, die ich der Güte des Herrn Dr. MARLOTH in Capstadt verdanke, habe ich

---

1) Botanisches Centralblatt, 1877. Nr. 11. pag. 351.

2) Nuovi studi sulla malattia del castagno detta dell'inchostro. Bologna 1883.

3) Botanisches Centralblatt 1886. Nr. 14. pag. 22.

Mycorrhizen bei *Quercus pedunculata*, *Quercus ilex*, *Castanea vesca*, *Populus alba*, *Pinus pinea* und *pinaster* gefunden. Und auch in Australien hat die dort wirklich einheimische immergrüne *Fagus Cunninghami* typische Mycorrhizen, wie ich an einer von Herrn Baron F. VON MÜLLER in Melbourne mir freundlichst übersandten Probe beobachtete. Ich will hinzufügen, dass ich durch die Güte der genannten beiden Herren auch in den Stand gesetzt wurde, zu konstatiren, dass die endotrophische Mycorrhiza-Form, welche ich an den europäischen Ericaceen entdeckt habe, auch an Ericaceen am Cap (*Erica hirtiflora* und *tubiflora*), sowie an den die Ericaceen vertretenden Epacrideen Neuhollands (*Epacris impressa*, *Styphelia serrulata*) vorkommt.

**2. Die Beziehung zum Humusgehalt des Bodens.** Alle Beobachtungen über das Vorkommen der Mycorrhiza, sowie eine Reihe von Versuchen haben immer bestimmter bestätigt, was ich in meiner zweiten Mittheilung schon ausgesprochen habe, dass das Auftreten derselben abhängig ist von dem Vorhandensein unzersetzter, in Humus übergehender Pflanzenabfälle im Erdboden. In dieser Beziehung ist zuerst bedeutungsvoll das ausnahmslose Vorkommen der Mycorrhiza in den Wäldern, was eben mit dem allgemeinen Humusreichtum des Waldbodens zusammenhängt. Die geognostische Unterlage, die Lage und sonstige Verhältnisse des Bodens, welche sehr wechselnd sind, haben sich für die Mycorrhiza gleichgültig erwiesen; dagegen ist in der That das Vorhandensein von Humus die gemeinsame Eigenschaft aller Waldböden. Ein weiterer Ausdruck dieser Beziehung ist auch das Auftreten der Mycorrhiza in den Gebirgen bis an die Baumgrenze, denn auch bis dorthin finden sich stets reichliche Ablagerungen von pflanzlichem Humus.

Ferner führe ich folgende Versuche an, welche belegen, dass mit Anwesenheit oder Abwesenheit von Baumhumus die Mycorrhiza entsteht oder verschwindet. Dass bei Wasserkulturen mit künstlichen Nährstofflösungen die Mycorrhiza sich überhaupt nicht bildet, wenn die Pflanze schon von der Keimung an in diesen Medien sich befindet, und dass die vorhandenen Wurzelpilze beim Umsetzen aus dem Boden in solche Lösungen allmählich verschwinden, indem die neu sich bildenden Wurzeln hier sich mehr und mehr von den Pilzen befreien, habe ich schon in meiner ersten Mittheilung erwähnt.

Der folgende Versuch zeigt zunächst, dass durch den natürlichen Waldhumus und die in ihm wachsenden Pilzmycelien die Mycorrhizen hervorgebracht werden. In Blumentöpfe, welche gefüllt waren mit Humusboden aus einem Buchenhochwald, wurden im März 1886 Buchelkerne eingesät. Am 25. Juli zeigten die gut aufgegangenen Pflanzen an verschiedenen Stellen des Bodens geprüft, dass die feinen Saugwurzeln mit ihren kürzeren seitlichen Wurzelzweigen noch unverpilzt waren; nur einige der letzteren hatten an ihren Spitzen eine etwas

keulenförmige Anschwellung bekommen, welche sich typisch verpilzt und als Anfang der Mycorrhizabildung erwies. Am 5. Oktober war aber das gesammte Wurzelsystem in allen seinen Saugwurzeln so gut wie vollständig zu Mycorrhizen geworden, fast so wie am natürlichen Standort. Stellenweise war die Verpilzung noch im Gange zu sehen, und an vielen Mycorrhizen, von denen später zahlreiche Hyphen weit in den Boden hinein sich verbreiteten, waren diese Hyphen noch ziemlich kurz, ihre Spitzen noch wenig weit von der Mycorrhiza entfernt. Man sieht hieraus zugleich, dass durch die Störungen, welche der Humusboden in seiner natürlichen Lage erfährt, durch das Ausgraben, Umschütten und Einfüllen in Töpfe, die Mycelfäden, welche in ihm wachsen, zwar nicht getötet werden, aber doch eine gewisse Störung erfahren, wie sich aus der Verlangsamung der Mycorrhizabildung ergibt, während bei Einsaat in einen Boden, der in der natürlichen Lage weniger gestört ist, die Mycorrhizen sich schneller zu bilden pflegen.

Zum Vergleich mit dem vorigen Versuch wurden Buchelkerne zur nämlichen Zeit (März 1886) ausgesät auf einem soeben neu angelegten Gartenstück, welches vorher Bauplatz und nicht in Kultur gewesen war, also auch keinen Baumhumus enthielt, und nun durch Kuhdung meliorirt worden war. Die hier entwickelten Pflanzen zeigten sich nicht nur am 25. Juli, sondern auch noch am 5. Oktober total unverpilzt, die feinen dünnen Zweige der Saugwurzeln waren von brauner Farbe und mit Wurzelhaaren versehen, wie bei gewöhnlichen Wurzeln. Auch in der folgenden Zeit wurde die Kultur ohne neue Düngung sich selbst überlassen. Nach Ablauf des zweiten Jahres, am 15. November 1887 untersucht, zeigte aber jedes Individuum der Buchenpflanzen den Anfang von Wurzelverpilzung. Die kurzen Seitenzweiglein, welche an den längeren Saugwurzeln sitzen, hatten sich in Mycorrhizen umzuwandeln begonnen, aber je nach Individuen in ungleicher Häufigkeit: bei manchen waren nur wenige Punkte am ganzen Wurzelsystem zu finden, wo ein Seitenwürzelchen deutlich sich als Mycorrhiza zeigte, andere hatten zahlreichere Mycorrhizen, und bei einigen waren schon fast sämmtliche Wurzeln in ihren Seitenzweiglein verpilzt, jedoch immer nur in der oberen Bodenschicht bis zu 20 cm Tiefe, die tieferen waren pilzfrei. Die Mycorrhizen konnte man schon makroskopisch an ihrer helleren Farbe und etwas grösseren Dicke von den unverpilzten Wurzelzweigen unterscheiden. Auf den Gesundheitszustand der verpilzten und nicht verpilzten Wurzeln und Pflanzen komme ich unten zu sprechen. Aber jedenfalls geben diese Versuche ein Bild der natürlichen Einwanderung der Mycorrhizapilze auf die Baumwurzel. Im humushaltigen Waldboden sind diese Pilze vorhanden und treten sehr bald mit den Baumwurzeln in Symbiose. In unkultivirtem, humuslosen Boden fehlen sie, und es dauert daher viel

länger, bis sich hier Mycorhizen bilden. Wie durch die Luft sich auf jedem Boden bald allerhand Unkrautsamen einfinden, so gelangen auf demselben Wege wohl auch Keime jener Pilze in den Boden und entwickeln sich, sobald die Humusbildung durch die darauf wachsenden Pflanzen in Gang kommt.

Nicht jeder Humus enthält von vornherein die Mycorhizapilze der Bäume. Eine Probe eines Wiesenmoorbodens von Rixdorf bei Berlin, in dessen Tiefe allerdings Eichenstämme begraben liegen, der aber jedenfalls seit mehreren Jahrhunderten nur Wiesenvegetation trägt, wurde in Kästen gebracht und am 1. Juni 1886 Bucheln eingesät. Die Pflanzen wuchsen darin nicht gut, aber von denjenigen, welche im August 1887 noch am Leben waren, zeigte keine auch nur eine Spur von Mycorhiza, lauter mit Wurzelhaaren bekleidete unverpilzte Wurzeln.

Ich habe weiter Versuche gemacht, um zu erfahren, wie die Mycorhiza sich verhalten würde, wenn sie aus ihrem natürlichen Humus in einen völlig humuslosen Erdboden versetzt wird. Im Mai 1887 wurden einjährige Buchenpflanzen aus dem Köpenicker Forst und zweijährige Buchenpflanzen aus dem Choriner Forstgarten, beide auf humushaltigem Boden gewachsen und, wie die Prüfung lehrte, mit so gut wie vollständiger Wurzelverpilzung, in Töpfe gepflanzt, die mit humuslosem vorher gemergeltem Flugsande gefüllt waren, nachdem die Wurzeln sorgfältig und ohne Verletzung abgewaschen worden waren. Die Pflanzen, im Garten an einen schattigen Ort gestellt, überstanden die Verpflanzung gut, belaubten sich und erhielten sich am Leben. Am 7. November wurden ihre Wurzeln geprüft. Das Resultat, kurz zusammengefasst, war, dass sehr auffallend der Uebergang der Mycorhiza zur unverpilzten Wurzelbildung eingetreten war, bei den einjährig verpflanzten in stärkerem Grade als bei den zweijährigen. Die Wurzeln waren weiter gewachsen, besonders an der Topfwand hatten sich viele ausgebreitet, die also offenbar neu entstanden waren. Diese hatten sich theils als Mycorhizen weiter gebildet, theils waren sie schon pilzfrei. Häufig waren die langen Hauptstämmchen dieser Saugwurzeln bis zur Spitze ohne Pilzmantel und reich mit Wurzelhaaren bekleidet; vielfach waren dabei noch zwischen den Wurzelhaaren vereinzelt Pilzfäden in Begleitung der Wurzel mit gewachsen, sie hatten es aber nicht mehr zur Umspinnung des Wurzelkörpers nach typischer Mycorhiza-Art bringen können, und die Wurzel war zur Bildung ihrer eigenen Aufnahmsorgane, der Wurzelhaare, geschritten. Aber die kurzen, also wenig wachsenden Seitenzweige dieser langen Wurzelstämmchen hatte der Pilz noch zu umhüllen vermocht; sie waren vielfach noch typische Mycorhizen, wiewohl auch von ihnen viele schon pilzfrei geworden waren. Nur in zwei Töpfen zeigten sich diese peripherischen Wurzeln fast ausnahmslos schon von dem Pilze befreit. Im Innern der Töpfe, wo also die Wurzeln rings von Sand umgeben waren, hatten sich die

Pilze auch noch länger mit den Wurzeln weiter gebildet, und es war deutlich zu sehen, wie die Pilzfäden von den neuen Mycorhizen aus in den umgebenden Sand, der vorher frei von solchen Pilzfäden war, einzudringen versuchten und stellenweise ihn schon zu durchwuchern begannen. Doch sah man auch an den im Innern des Sandes gebildeten Wurzeln hier und da schon einzelne, welche pilzfrei geworden waren, und alle Uebergänge von Mycorhizen zu pilzfreien mit Wurzelhaaren sich bekleidenden Wurzeln waren zu finden. Der Unterschied liess sich auch schon makroskopisch erkennen, weil jeder Wurzelzweig, wenn er von dem Pilze vollständig umspinnen wird, durch grössere Dicke reagirt. Eine am 1. Juli 1888 vorgenommene Prüfung ergab, dass an den noch am Leben befindlichen und wieder belaubten Pflanzen die Entpilzung der Wurzeln noch weitere Fortschritte gemacht hatte, indem die Mehrzahl der Saugwurzeln sich als unverpilzt erwies, obgleich auch noch viele kurz gebliebene deutliche Mycorhizen vorhanden waren, die vielleicht grösstentheils aus dem vorigen Jahre stammten und wenig weiter gewachsen waren.

Auch an den Bäumen im Walde zeigt sich die Abhängigkeit des Vorkommens der Mycorhiza von dem Vorhandensein von Humus, je nachdem die Wurzeln in humushaltige oder humuslose Schichten eindringen. Als Waldbaum, an welchem ein Vergleich zwischen humushaltigem und humuslosem Boden gemacht werden kann, eignet sich die gemeine Kiefer auf dem märkischen Sande. Wo sie alte Bestände bildet, ist der Boden in ziemlich mächtiger Schicht ein dunkelbrauner mit Sand gemischter Humus. In dieser Schicht verbreiten sich die Streichwurzeln der Kiefer in Menge kreuz und quer ungefähr parallel mit der Richtung der Bodenfläche. Aus diesen entspringen nahe bei einander eine Menge dünnerer Saugwurzelstämmchen, und neben den alten abgestorbenen kommen sogleich wieder neue zum Vorschein. Alle diese tragen zahlreiche Mycorhizen, von denen viele bis zu büscheligen oder korallenförmigen Gebilden sich vergrössert haben, während auch alle Stadien von jüngeren Mycorhizen bis zu den ersten Anlagen derselben sich finden (Fig. 1); daneben enthält der Boden viele Ueberreste alter abgestorbener Mycorhizen, die man als schwarze gabelige oder korallige Körperchen wieder erkennt, und die nebst den anderen Abfällen des Baumes allmählich humificiren. So sind also hier auf verhältnissmässig kleinem Raume eine Menge lebender Mycorhizen vorhanden und werden immer wieder durch neue ersetzt; die Humusschicht selbst ist fast an allen Punkten von Mycorhizen occupirt. Ganz anders verhält sich die Kiefer, wo sie einzeln auf ganz hellem, pflanzen- und humuslosen Flugsand steht. Ich habe 5- bis 10jährige Kiefern, die vereinzelt auf solchem Boden standen, der nur schwach mit etwas *Corynephorus canescens*, *Carex arenaria*, *Helichrysum arenarium* bewachsen war, untersucht. Die Streichwurzeln streichen

hier immer ungefähr horizontal oder der Neigung des Bodens folgend, 6—10 *cm* tief unter der Bodenoberfläche, aber nur in gerader Richtung vom Baume aus nach der Umgebung, bis weit über 1 *m* Entfernung, wobei sie sich auch ab und zu in gleich starke Wurzeln theilen. An diesen stehen nun wiederum die Saugwurzelstämmchen, aber in viel weiteren Zwischenräumen als im Humus und gehen sowohl nach oben, wie nach unten und zur Seite; sie werden bis 10 und 15 *cm* lang. Untersucht man dieselben (Fig. 2) etwa 1 *m* vom Baume entfernt, so ist nichts von Mycorhizen an ihnen zu finden; sie tragen nur unverzweigte oder spärlich verästelte, mehr in die Länge gestreckte, etwas schlängelig-knorrig gewachsene Saugwurzeln (Fig. 2C), welche total unverpilzt und mit Wurzelhaaren versehen sind, durch welche die Sandkörnchen etwas an der Wurzel festgehalten werden. Geht man in noch weitere Entfernung vom Baume ab, so bleibt das Verhalten dasselbe bis zu den letzten Endigungen der Wurzeln; die Mycorhiza fehlt. Nähert man sich aber dem Baume (Fig. 2A und B), so sieht man, dass an den Saugwurzelstämmchen einige der Saugwurzeln zu kurzen dichtbüschelig verzweigten Mycorhizen, mit denen der Sand innig verwebt ist, umgebildet, andere aber auch länger, spärlich verzweigt und unverpilzt sind. An den in unmittelbarer Nähe des Baumes befindlichen Saugwurzelstämmchen (Fig. 2A) sind diese seitlichen Wurzelgebilde, Mycorhizen wie unverpilzte Saugwurzeln, gänzlich schwarzbraun, augenscheinlich todt oder funktionslos, was damit zusammenhängt, dass sie offenbar schon in frühester Jugend des Baumes gebildet, also die ältesten sind, und nach dem Schicksal aller Saugwurzeln nach einiger Zeit, wohl nach Erschöpfung ihrer Bodenstelle, absterben. Geht man von diesen ältesten Saugwurzelstämmchen wieder etwas weiter vom Baume ab (Fig. 2B), so trifft man solche, an denen die seitlichen Organe noch helle Spitzen haben, also noch lebensfähig und in Fortbildung begriffen sind, und zwar ist das namentlich mit denjenigen der Fall, welche der acropetalen, also jüngeren Hälfte des Saugwurzelstämmchens angehören, während an der basipetalen älteren Hälfte auch schon mehr todt seitliche Wurzeln stehen. Auch hier finden sich noch Mycorhizen neben unverpilzten Saugwurzeln; auch sieht man hier noch zwischen den umgebenden Sandtheilchen braune Pilzfäden von den Mycorhizen ausgehend die vorhandenen Reste verwesender Graswurzeln befallend und durchwuchernd. Das wenn auch spärliche Vorhandensein von Mycorhizen in der unmittelbaren Nähe des Baumes steht wohl in Beziehung zu den eigenen vegetabilischen Abfällen, die hier der Baum in seinem Bereiche dem Boden einverleibt. Auf und mit der in weiterer Entfernung vom Baume fortwachsenden Wurzel könnte der Pilz sich weiter verbreiten; er folgt aber nicht weiter und überlässt die Wurzel sich selbst, wenn mit weiterer Entfernung vom Baume der Sand alle Humustheilchen verliert.



Dieselbe Beziehung zwischen dem Auftreten der Mycorrhiza und dem Vorhandensein von Humus zeigt sich auch beim Uebergange aus der oberen humushaltigen Bodenschicht in die tieferen Schichten des Waldbodens. Ich habe aus verschiedenen Buchenwäldern das Bodenprofil auf diese Verhältnisse untersucht und will dies hier an einem Beispiele beschreiben. In einem vollbestandenen 60jährigen Buchen-Hochwald auf einem mässig gründigen, ziemlich frischen und humosen Muschelkalkboden besteht die obere ca. 22 cm tiefe Schicht aus durch Humus dunkel gefärbtem Verwitterungsboden (*A*), dann folgt eine Uebergangsschicht von ca. 13 cm Mächtigkeit, die noch viele unverwitterte Kalksteine in einer schon halb erdigen Masse von mehr heller Farbe, also geringem Humusgehalt, enthält (*B*), und endlich folgt der reine graue im Beginn der Verwitterung befindliche Kalkfels ohne Humus, den ich noch in 15 cm Mächtigkeit untersuchte (*C*). Der weitaus grösste Theil der Buchenwurzeln ist in *A* ausgebreitet; man sieht langgestreckte Wurzeln in allen Stärken von 1 mm bis zu mehreren Centimeter Dicke, welche kreuz und quer, aber ungefähr parallel der Richtung des Bodenniveaus, in den verschiedensten Richtungen hinwachsen; die stärkeren findet man erst etwa von 7 cm Tiefe an. Man kann sie die Streichwurzeln nennen. Auch in *B* finden sich dieselben noch, wiewohl schon in erheblich geringerer Anzahl. An diesen verschieden starken Streichwurzeln entspringen nun die eigentlichen feinen Saugwurzeln, welche alle zu Mycorrhizen ausgebildet sind. Nun ist es auffallend, dass in der obersten 5 cm mächtigen Bodenschicht die grösste Menge der Mycorrhizen von den Streichwurzeln abgeht; sie bilden hier mit ihren koralligen Verzweigungen ein überaus reiches den Boden völlig durchwucherndes Geflecht. Diese Bodenschicht ist aber auch die an Humus und allerhand noch unverwesten Abfällen des Waldes reichste Schicht. Auch tiefer als 5 cm findet man in der humushaltigen Erde Mycorrhizen von den Streichwurzeln ausgehen, doch nimmt von dieser Tiefe an ihre Häufigkeit nach unten mehr und mehr ab; selbst in *B* kann man sie noch finden, nebst braunen Mycelfasern, welche von ihnen aus in den Boden dringen, doch ungleich weniger als in der obersten humusreichsten Schicht. In *C* streicht nur vereinzelt noch eine Wurzel, und sie trägt nur selten einige Saugwurzeln; diese sind aber hier sehr oft pilzfrei oder zeigen nur schwache undeutliche Verpilzung.

Aus allen den hier angeführten Versuchen und Beobachtungen muss der Schluss gezogen werden, dass die Mycorrhizapilze nicht in der lebenden Pflanzenwurzel ihre Lebensbedingungen finden, sondern vielmehr in gewissen Beschaffenheiten des Bodens, und dass es vor allen Dingen der Baumhumus ist, von welchem die Anwesenheit dieser Pilze und der von ihnen gebildeten Mycorrhizen abhängt.

Es sei noch kurz hinzugefügt, dass auch die bis jetzt bekannten Mycorhizen anderer Pflanzen eine ebenso bestimmte Beziehung zum Humus zeigen, nämlich die der streng humusbewohnenden *Monotropa hypopitys*, die endotrophischen Mycorhizen der torfbewohnenden Ericaceen und von *Empetrum*, der humushaltigen Sand bewohnenden Heide-Ericaceen und Epacrideen und der an Torf- und Humusboden gebundenen Orchideen.

**3. Die Lebenserscheinungen der Mycorhiza.** Die Symbiose der Baumwurzeln mit Pilzen bietet eine Reihe von Erscheinungen dar, welche für den Unbefangenen mit der Annahme, dass diese Pilze Ernährungsvermittler des Baumes sind, in vollem Einklange stehen oder sogar diese Anschauung nothwendig fordern. Den allein schon hinreichenden Grund, dass die ganze der Aufsaugung fähige Region der Wurzel lückenlos von dem innig mit ihr verwachsenen Pilzmantel bedeckt ist, und dass also nothwendig durch den letzteren allein die Nahrung in die Wurzel geleitet werden muss, habe ich in früheren Mittheilungen zur Genüge betont. Hier will ich nur dem Einwand HARTIG's<sup>1)</sup> entgegenzutreten, wonach die Baumwurzeln nicht dauernd von dem Pilze bekleidet sein sollen, dass vielmehr im Sommer, wo die Bäume das meiste Wasser und die meisten Nährstoffe aufnehmen, zahlreiche „neugebildete Wurzelspitzen“ völlig pilzfrei seien und erst im Herbst und Winter von dem Pilze befallen werden. Es ist eine bekannte Sache, dass die Wurzelspitze ein aus Meristem gebildeter Theil ist, welcher bei der Nahrungsaufnahme keine Rolle spielt, sondern dass dabei nur der hinter der Wurzelspitze beginnende aus Dauergewebe bestehende und im gewöhnlichen Zustande mit Wurzelhaaren bekleidete Theil der thätige ist; eine Saugwurzel, an der nur die Spitze vom Pilze freigelassen ist, würde also auch keiner selbstständigen Nahrungsaufnahme fähig sein. Wie viel nun aber thatsächlich Wahres an HARTIG's Bemerkung ist, geht aus Folgendem hervor. Ich habe unzählige Male an Pflanzen, die aus dem Waldboden genommen, sowie an solchen, die in mit Waldboden gefüllten Töpfen cultivirt wurden, die Wurzeln in den verschiedenen Perioden des Frühlings und Sommers untersucht, auch in Wurzelkästen hinter schiefer Glaswand ihr allmähliches Wachsthum verfolgt, und habe die echten Mycorhizen dauernd und zu allen Zeiten von ihrem Pilzmantel umschlossen und mit demselben weiter wachsen sehen; es kann als Regel gelten, dass unter den gewöhnlichen natürlichen Verhältnissen die Mycorhiza zu keiner Jahreszeit ihren Pilzmantel verliert. Wenn man freilich Wurzeln untersucht aus einem Boden, in welchem erst die allmähliche Einwanderung der Pilzfäden auf die Wurzeln im Gange ist, kann man, wie ich oben erwähnt habe, Bilder unvollständiger Verpilzung finden; ebenso kann,

1) Botanisches Centralblatt 1886. Nr. 11. pag. 350.

wenn eine verpilzte Wurzel in Bodenstellen ohne Humus eintritt, sie sich allmählich von ihrem Pilze befreien. Solche Verhältnisse können es gewesen sein, die HARTIG's Bemerkung veranlassten. Auch sind oft die dicken Wurzelspitzen der Streichwurzeln unverpilzt; aber letztere sind ja nur in geringer Anzahl vorhanden und wohl hauptsächlich als die Träger der wirklichen Aufnahmeorgane, der Saugwurzeln beziehentlich Mycorhizen zu betrachten, sie haben mehr nur die Aufgabe neue Stellen des Bodens zur Bildung neuer Saugwurzeln aufzusuchen. Alle diese Thatsachen sind also, richtig verstanden, völlig im Einklang mit der Annahme der pilzlichen Ernährung der Bäume.

Ich komme nun auf die von HARTIG und von GROSLIK<sup>1)</sup> ausgesprochene Behauptung, die Mycorhiza sei ein pathologisches Product, der Pilz ein Parasit der Baumwurzel. Für einen perniciosen Parasiten konnte man ihn freilich nicht erklären, das verbot der Umstand, dass die Mycorhizen lange Zeit am Leben bleiben. Aber wenn man die Mycorhiza mit einer unverpilzten Saugwurzel derselben Baum-species vergleicht, so zeigt sie ein viel geringeres Längenwachsthum, sie bleibt kürzer, dafür wird sie aber dicker und verzweigt sich viel reichlicher, wodurch sie eben das charakteristische korallenförmige Aussehen erhält. Rein äusserlich betrachtet würde dies also allerdings eher mit den Fällen zu vergleichen sein, wo ein parasitischer Pilz Hypertrophien veranlasst, den befallenen Pflanzentheil zu stärkerer Bildungsfähigkeit veranlasst, etwa wie manche Uredineen und *Cystopus* an oberirdischen Pflanzentheilen thun. Allein auch mit diesen parasitischen Producten stimmen die Mycorhizen in einem wesentlichen Punkte nicht überein. Jene zeigen nämlich als gemeinsamen Charakter eine relativ sehr kurze Dauer; es sind rasch entstehende und rasch wieder vorübergehende Bildungen, die während ihrer Existenz nur den Zwecken des Parasiten dienen, für die Pflanze selbst keinen Dienst leisten. Die Mycorhizen haben, wie aus den folgenden Angaben hervorgeht, eine viel längere Dauer, welche mit einem sehr langsamen Wachsthum gepaart ist. Auch enthalten die Mycorhizen nichts von der Stärkemehlanhäufung, die sich in den pilzparasitären Hypertrophien gewöhnlich zu zeigen pflegt als Material für die Ernährung derselben von Seiten der Pflanze. Uebrigens wird der parasitäre Charakter des Pilzes auch durch den oben erwähnten Umstand widerlegt, dass der Pilz in humusfreiem Boden die lebende Pflanzenwurzel verlässt. Die abweichende Form der Mycorhiza aber dürfte sich viel eher als eine Anpassung an ihre Function betrachten lassen, so dass wir in derselben vielmehr umgekehrt eine Bestätigung unserer Auffassung, wonach sie ein humusassimilirendes Organ ist, finden würden. Der Humus bildet ja nur die obere Schicht des Vegetationsbodens, und jeder in Humification begriffene Pflanzen-

---

1) Botanisches Centralblatt 1886. Nr. 11. pag. 137.

theil, z. B. ein Blatt, ein Zweigstück, eine Fruchtschale, bietet den wieder zu verwerthenden Stoff in beschränktem Raume dar; um ihn hier von allen Punkten her auszunutzen, würde eine lang hinwachsende unverzweigte Saugwurzel wenig geeignet sein, während die kurzen büscheligen, nach allen Seiten gehenden Zweige der Mycorhizen dies in ausgezeichneter Weise vermögen. Es giebt auch in der That kaum etwas Ueberzeugenderes für die Rolle der Mycorhiza, als wenn man sieht, wie sie gerade dort in reichlichster Menge gebildet wird, wo am meisten solches wieder verwertbare Pflanzenmaterial liegt, z. B. zwischen angehäuften abgefallenen Blättern, in Ast- und Holzstückchen, in verdorbenen Früchten oder Samen etc. Dieses Verhalten würde also nur ein weiterer Ausdruck der bekannten Erscheinung sein, dass Wurzeln in nährstoffreichen Bodenschichten viel zahlreichere und kürzere Zweige bilden, während sie ärmere Bodenschichten in langgestreckter Form und unter sehr seltener Verzweigung zu durchwachsen pflegen. An Pflanzen, bei denen die Verpilzung langsamer eingetreten ist, und neben Mycorhizen auch unverpilzt gebliebene Saugwurzeln vorhanden sind, sieht man sogar, dass die letzteren in der Entwicklung sehr zurückgeblieben sind, dass sie als kurze kaum verzweigte Stummel zwischen den in grosser Anzahl und in kräftig gesunder Form entwickelten Mycorhizen stehen, so dass es ganz überzeugend ist, dass nur die verpilzten Wurzeln den hauptsächlich funktionirenden und lebensthätigen Theil des Wurzelsystems ausmachen.

Die Mycorhiza zeigt auch keineswegs jenes hastige Wachsthum, wie es an veritablen Pilzgallen zu erfolgen pflegt. Ich habe in Kästen mit schiefer Glaswand Buchen aus Samen gezogen in Buchenwalderde, so dass durch die Glaswand hindurch das Wachsthum der Wurzeln hinter denselben verfolgt werden konnte. In dieser Erde bildeten sich die Saugwurzeln als Mycorhizen aus. In einem zweiten solchen Kasten mit derselben aber sterilisirten Walderde kamen natürlich die Saugwurzeln unverpilzt zur Entwicklung. Von einer Anzahl Mycorhizen, beziehentlich Wurzeln, welche vollkommen scharf hinten der Glasplatte zu sehen waren, wurde am 19. Juni die Lage der Spitze durch einen aussen auf dem Glase angebrachten farbigen Strich markirt. Am 1. November wurde gemessen, wie weit inzwischen die Spitze vorwärts gewachsen war. Die unverpilzten Saugwurzeln waren grösstentheils um 0,5—3 *mm* länger geworden; nur einige hatten sich noch wesentlich stärker verlängert. Von den Mycorhizen zeigten einige keine bestimmt nachweisbare Verlängerung, die übrigen waren um etwa 1 bis 2 *mm* länger geworden. Auch dieses langsame Wachsthum spricht dafür, dass die Mycorhiza an ihrem beschränkten Orte eine länger dauernde Function auszuüben hat.

Auch die Bemerkung HARTIG's, dass die Wurzeln im Herbst und Winter von dem Pilze grösstentheils getödtet werden, entspricht dem

wahren Sachverhalt nicht. Die Mehrzahl meiner Untersuchungen an Cupuliferen aus den preussischen Forstrevieren sind gerade Ausgang Winters und Anfang Frühlings gemacht worden, und wurden die Pflanzen dabei total mit gesunden kräftigen Mycorhizen versehen gefunden. An ein- und zweijährigen Rothbuchen und Hainbuchen lässt sich eine gewisse Vorstellung über die Dauer der Mycorhiza gewinnen. Wenn man im Frühling ihr Wurzelsystem behutsam, ohne etwas abzureissen, vom Boden befreit, so sieht man an den einjährigen den gesammten Wurzelapparat mit lauter lebenden Mycorhizen, die offenbar alle im vorangegangenen Jahre gebildet waren, bekleidet und nichts dabei von abgestorbenen Partien. Selbst an den zweijährigen findet man lauter lebende Mycorhizen, ihre Zahl ist entsprechend der Vergrößerung des Wurzelsystems grösser geworden, aber auch die an der Hauptwurzel und an deren primären Zweigen sitzenden, aus dem ersten Jahre stammenden Mycorhizen sind noch am Leben und augenscheinlich inzwischen weiter gewachsen. Hieraus ergibt sich, dass eine Mycorhiza mindestens zwei Vegetationsperioden dauern kann; wahrscheinlich lebt sie aber noch viel länger, wie man nach manchen oft sehr umfangreichen Wucherungen von Mycorhizenbüscheln schliessen darf, die besonders an Stellen, wo viel Pflanzenabfälle liegen, aufzutreten pflegen. Natürlich haben auch die Mycorhizen, wie alle äusseren Glieder der Pflanze, keine endlose Dauer. Aber dieses natürliche Lebensende als Tödtung durch den Pilz zu deuten, ist doch nicht gerechtfertigt. Man würde auch zu diesem falschen Schlusse nicht gekommen sein, wenn man nicht übersehen hätte, dass auch die unverpilzten Saugwurzeln dasselbe Schicksal haben. Davon kann man sich da überzeugen, wo gleichalterige Mycorhizen und unverpilzte Saugwurzeln an derselben Wurzel bei einander stehen; z. B. bei den oben erwähnten 5 jährigen Kiefern in humuslosem Flugsande, wo in unmittelbarer Nähe der Pflanze die offenbar noch aus den ersten Jahren herrührenden Saugwurzelstämmchen begonnen hatten, ihre Verzweigungen dem Tode anheimfallen zu lassen, und dieses betraf die unverpilzt gebliebenen Zweige ebenso wie die zu Mycorhizen gewordenen. Wir haben hier die allgemeinere Erscheinung vor uns, dass die Saugwurzeln der Bäume immer nur eine beschränkte Zeit sich erhalten, wahrscheinlich so lange, bis die von ihnen occupirte Bodenstelle nach Möglichkeit ausgenutzt ist; inzwischen sendet der Baum seine Streichwurzeln an neue Punkte und legt dort neue Aufsaugungspunkte an. Gegenüber den Behauptungen, dass die Mycorhiza ein pathologisches Product sei, komme ich nach Massgabe der vorstehenden Betrachtungen vielmehr zu dem Schlusse: Die Mycorhiza ist ein längere Zeit, gewöhnlich mehrere Vegetationsperioden hindurch, für die Pflanze functionirendes, in ihrer Form der Humusassimi-

lation angepasstes Organ, welches nicht früher als unverpilzte Saugwurzeln abgestossen wird.

Wenn nun die Mycorhiza ein Organ sein soll, in welchem der Pflanze durch den Pilz Nahrungsstoffe zugeführt werden, die der Pilz gleichsam wie für sich selbst aus einer Nahrungsquelle, die nur er zu assimiliren vermag, nämlich aus dem Humus genommen hat, so muss auch die Art, wie beide Lebewesen mit einander verbunden sind, dieser Anforderung entsprechen.

Bei den ectotrophischen Mycorhizen der Bäume sehen wir, wie ich schon früher beschrieben habe, Folgendes: mit der ziemlich weiten Wurzelepidermiszelle ist das Pilzgewebe an der Aussenwand in Form einer mehrschichtigen pseudoparenchymatischen Lage und an den Seitenwänden als eine ebensolche, aber einschichtige sehr dünne Lage so innig verwachsen, wie die Pilzzellen unter sich. Die Wurzelzelle verhält sich also, abgesehen von ihrer anderen Abstammung und von ihrer bedeutenderen Grösse, gerade so wie ein Glied in dem ganzen pseudoparenchymatischen Gewebe. Wie zwischen den pilzlichen Zellen des Pseudoparenchyms unter sich, so muss daher auch zwischen diesen und der Wurzelzelle Diosmose möglich sein. Auch zeigt der Inhalt der letzteren alle Eigenschaften des lebenden Zustandes: die Zelle enthält nur eine sehr dünne, der Zellwand als Primordialschlauch anliegende wandständige Schicht von Protoplasma, in welcher häufig ein deutlicher normaler Zellkern vorhanden ist, der ganze Innenraum zeigt einen klaren wässerigen Zellsaft ohne alle weiteren geformten Bildungen; also die gewöhnliche Beschaffenheit lebender Wurzelepidermiszellen. Diese Zeichen des lebenden Zustandes der verpilzten Wurzelzellen sprechen auch für thatsächliche Lebensprocesse, die in ihr und zwischen ihr und ihren pilzlichen Nachbarzellen vor sich gehen. Andererseits entspricht aber auch das Verhalten des Pilzes unverkennbar der Vorstellung, dass er Stoffe aus dem Waldboden in die Mycorhizen leitet. Dass zunächst die letzteren der eigenen Aufnahmeorgane, der Wurzelhaare, entbehren, habe ich früher schon genügend betont, auch hervorgehoben, dass die Wurzelhaare gleichsam durch Pilzfäden ersetzt werden, welche von der Mycorhiza aus in den Boden hineinwachsen. In letzterer Beziehung scheint mir der Nachweis von Wichtigkeit zu sein, dass die zahlreichen Pilzfäden, die man gewöhnlich zwischen der Mycorhiza und dem umgebenden Erdboden ausgespannt sieht, thatsächlich von der Mycorhiza aus in den Erdboden, nicht umgekehrt aus letzterem an die erstere herantreten sind. Davon kann man sich bei der Entwicklung dieser Pilzfädenhülle überzeugen: man sieht dann ziemlich gleichmässig von allen Punkten des Pilzmantels der Wurzel zahlreiche isolirte Hyphenzweige radial vom Mycorhizakörper aus sich in die Nachbarschaft wenden, so dass im ersten Stadium, wo diese Fäden noch alle sehr kurz sind, die Mycorhiza etwa das Aussehen einer

Flaschenbürste hat. Auch wenn die Fäden schon viel länger geworden und weiter in den Boden hineingedrungen sind, kann man sich überzeugen, dass ihre von der Wurzel entfernt liegenden Enden nicht abgerissen, sondern die geschlossenen organischen acropetalen Spitzen sind und dass also das organische Basalende in der Mycorhiza sich befindet. Man kann somit diese Fäden nur deuten als Organe, welche die Mycorhiza ausstreckt, um ihre Nahrung aus der Umgebung zu holen. In der That lassen dieselben auch noch andere Erscheinungen beobachten, welche mit dieser Auffassung im Einklang sind. Dahin gehört vor allen Dingen die Thatsache, dass dieselben an ihren äussersten Enden mit Theilchen des Erdbodens, und zwar vorzugsweise mit Humuspartikelchen verwachsen sind, genau in analoger Weise wie das von den Wurzelhaaren der Pflanze bekannt ist. Gerade so wie diese sieht man sie, nachdem sie bis dahin in gerader fadenartiger Form gewachsen sind, sobald sie ein solches Partikel treffen, ihr Wachsthum hemmen, sich demselben anschmiegen, und mit breiterem, oft lappig ausgebuchtetem Ende dasselbe umfassen oder in dasselbe eindringen, Formbildungen, die man vielleicht auch als Haustorien bezeichnen darf. Auch die aus mehreren Hyphen zusammengesetzten bündel- oder bandförmigen Pilzstränge, welche oft von Mycorhizen ausgehen, sieht man sehr oft an ihren Enden an ein Humustheilchen sich ansetzen und unter Auflockerung ihrer einzelnen Fäden dasselbe um- und durchwuchern (Fig. 3). Vielfach treten an den von den Mycorhizen in den Humus gesendeten Fäden die unter dem Namen Schnallen bekannten Erscheinungen auf, wo an der Grenze zweier Glieder eines Fadens diese beiden Zellen durch einen auswendig um die Querwand herumgewachsenen gebogenen Verbindungsast eine neue Contactstelle gebildet haben. Wo ich diese Erscheinung genauer untersucht habe, zeigte sich Folgendes. Diejenigen Hyphen, welche nur in eine lufthaltige Lücke oder Spalte des Bodens gewachsen waren und noch keine festen Bodentheile erreicht hatten, zeigten die Schnallen nicht; diejenigen aber, welche mit solchen in Verwachsung gekommen waren, hatten sie entwickelt. Dabei war meist deutlich, dass die Schnallenbildung auch eine bestimmte Orientirung bezüglich der Spitze und Basis der Hyphe zeigt (Fig. 4). Man kann das durch die Vorstellung versinnlichen, dass der Schnallenast constant von der basiscopen Gliederzelle nach der acrosopen Zelle hingetrieben worden ist und dieser sich angelegt hat ohne deren Membran an der Berührungsstelle aufzulösen. Der Schnallenast mündete also offen immer nur in die basiscopie Gliederzelle. Nach der Darstellung, welche DE BARY<sup>1)</sup> von der Entstehung der Schnallen giebt, hat man einen anderen Modus als den durch die hier ausgesprochene Vorstellung angedeuteten beobachtet; doch lässt er auch

---

1) Morphologie und Biologie der Pilze. Leipzig 1884. pag. 3.

andere Entstehungsweisen als möglich zu. Ich habe über die Entstehung der Mycorrhizenschnallen nichts beobachtet und will nur das Factum ihrer Beschaffenheit und constanten Orientirung hervorgehoben haben, weil es eine Beziehung zur Funktion der Fäden andeuten dürfte. Und nach den soeben erwähnten Umständen, unter denen ich die Schnallenbildung auftreten sah, scheint mir dieselbe eine zu Leitungszwecken getroffene Einrichtung zu sein, dazu bestimmt, das von den mit Humus verwachsenen Fadenenden aufgenommene Nahrungsmaterial nach der Wurzel zu leiten. Es würde nach dieser Annahme jede Gliederzelle des Fadens, durch die von ihrer acroscopen Nachbarin dargebotene grössere Menge fortzuleitender Stoffe gleichsam gereizt, noch eine zweite Aufsaugungsstelle neben der Querwand an dieselbe anlegen, um die Leitung beschleunigen zu können. Freilich würde die in Rede stehende Beobachtung auch zu der gerade entgegengesetzten Deutung einer Leitung von Stoffen aus der Wurzel in den Pilz benutzt werden können, sobald man annimmt, dass umgekehrt die Stoff abgebende Zelle durch active Bildung eines neuen Verbindungsarmes die Schnallenbildung erzeugt habe. Allein die Analoga anderer Fälle sprechen dafür, dass bei Gestaltsbildungen zu Leitungszwecken immer der aufnehmende und nicht der abgebende Theil der active ist. In diesem Sinne würde auch die Schnallenbildung ganz übereinstimmen mit den Haustorienbildungen, welche die nämlichen Hyphen an den Verwachsungsstellen mit den Humustheilchen bilden.

Um eine Vorstellung von den mächtigen Eingriffen zu erhalten, welche die Mycorrhizapilze auf den Waldboden ausüben, genügt es, kleine Proben desselben genauer, besonders mit Hülfe des Mikroskopes zu analysiren. Der Humus erweist sich dabei keineswegs nur als ein Trümmerhaufen einstiger Pflanzentheile in verschiedenen Zuständen der Humificirung, sondern er ist zum Theil eine lebende Masse von zahllosen Pilzfäden, welche ihn nach allen Richtungen durchsetzen, und oft einen wesentlichen Theil seiner organischen Substanz ausmachen. Viele humusreiche Sande verdanken sogar ihre charakteristische locker zusammenhängende Beschaffenheit, bei welcher die Sand- und Humustheilchen wie durch eine unsichtbare Masse zusammengehalten und am Auseinanderfallen gehindert werden, nur einer Unzahl von Pilzfäden, welche die ganze Masse zu einem lockeren Filz verweben. Diese Humuspilze findet man, wo Mycorrhizen in der Nähe sind, in Menge mit den letzteren im Zusammenhange. Oft ist es schon dem unbewaffneten Auge deutlich, wie gerade die Mycorrhizen mit Aggregaten verwesender Pflanzentheile im Humus durch ein reiches Gewirr von Pilzfäden, welches von ihnen ausgeht, förmlich in Eins verwebt sind, so dass sie erst mit Gewalt davon gesäubert werden müssen, um sichtbar zu werden.



Ein bedeutungsvolles Factum zur Beurtheilung der physiologischen Bedeutung der Mycorhiza scheint mir endlich auch noch die, wie Eingangs bemerkt, schon an einem anderen Orte von mir mitgetheilte Beobachtung zu sein, dass die Mycorhizen keine Spur von Salpetersäure enthalten, also von einer Stickstoffverbindung, welche für die selbstständig aus anorganischen Nahrungsquellen sich ernährenden Pflanzen das gewöhnliche Stickstoff-Nahrungsmittel ist. Die Prüfung geschah mittelst Diphenylamin-Schwefelsäure, wodurch also die geringsten Spuren von Nitrat nachzuweisen sind. Ich habe diese Untersuchungen besonders an Buchen-Mycorhizen in humusreichem Kalkboden der hannoverschen Trüffelgegenden vorgenommen. Obgleich dieser Boden, sowie darauf wachsende Kräuter sich reich an Salpetersäure erwiesen, fehlte diese letztere absolut in den Mycorhizen, dergleichen auch in den von diesen ausgehenden Pilzsträngen; auch die Streichwurzeln, an denen die Mycorhizen entsprangen, sowie die noch stärkeren Wurzeln ergaben vollständiges Fehlen der Salpetersäure, so dass diese Bäume also völlig salpeterfrei sind. Ich will zwar darin noch keinen strengen Beweis erkennen, dass die Mycorhizen keine Nitrate als Nahrung aufnehmen, denn die Verarbeitung derselben im Mycorhizapilze könnte so rasch geschehen, dass sie sich schnell der Nachweisung entziehen. Aber im Vergleich mit den Saugwurzeln nicht verpilzter Bäume, in denen ich Salpetersäure-Reaction nachweisen konnte<sup>1)</sup>, scheint mir jene Thatsache ein gewisses Licht auf die Natur der thatsächlich von den Mycorhizen aufgenommenen Stickstoff-Verbindungen zu werfen. Ich kann hinzufügen, dass ich auch an den verpilzten Wurzeln von *Neottia nidus avis* absolut keine Nitratreaction erhalten konnte, während sonst die Kräuter grösstentheils und wenigstens in den Wurzeln reich an Salpetersäure sind. Welches daher auch die von dem Mycorhizapilze direct aus dem Humus aufgenommene Stickstoffverbindung sein mag, der Wurzel selbst scheint dieses Material von dem Pilze in einer anderen Form als in der von Salpetersäure übergeben zu werden, also entweder in Form von Ammoniak oder schon in völlig assimilirter organischer Form. Aber auch im Pilze ist keine Salpetersäure zu finden. Das würde übereinstimmen mit dem, was man über die Stickstoffernährung der Pilze überhaupt weiss, nämlich dass für dieselben Ammoniak und organische Stickstoffverbindungen die besten stickstoffhaltigen Nahrungsmittel sind. Es ist also sehr wahrscheinlich, dass die humusbewohnenden und mit den Baumwurzeln in Symbiose lebenden Pilze gerade solche Stickstoffverbindungen, wie Ammoniak oder organischen Humusstickstoff assimiliren und somit auch der Mycorhiza zugänglich machen. Dann würde

---

1) Ueber Ursprung und Schicksal der Salpetersäure in der Pflanze. Berichte d. deutsch. bot. Ges. 1887. Heft 10.

die Bedeutung, welche die Verbindung der Mycorrhizapilze mit den Wurzeln hat, gerade darin liegen, dass jene im Stande sind, Stickstoffquellen zu erschliessen, welche die höhere Pflanze ohne diese Pilzhülfe nicht zu verwerthen vermag. Zwar können die Pilze auch Kohlenstoff aus organischen Verbindungen assimiliren, und wo sie mit den Wurzeln chlorophyllfreier Pflanzen, wie *Monotropa*, in Symbiose leben, müssen sie auch in dieser Beziehung für die Ernährung der Pflanzen sorgen; aber dem würde nicht widersprechen, dass bei den chlorophyllhaltigen Pflanzen die Mycorrhizapilze hauptsächlich die Erschliessung des Humusstickstoffes bewirken.<sup>1)</sup>

**4. Experimentalbeweise.** Der beste Weg, um den Einfluss, den die Wurzelpilze auf die Pflanzenernährung haben, zu ermitteln, bleibt das Experiment mit der lebenden Pflanze, wenn dasselbe so eingerichtet ist, dass die letztere gezwungen wird, sich ohne Intervention der Wurzelpilze zu ernähren und sich dann mit solchen Pflanzen vergleichen lässt, die unter sonst gleichen Umständen unter Pilzassistenz sich entwickeln konnten. Wie oben erwähnt, wachsen junge Eichen und Buchen auch in Nährstofflösungen und auf neu in Kultur genommenem, noch nicht von Humuspilzen bewohnten Boden, wo sie unverpilzt sind und selbstständig durch Wurzelhaare, die sie dann bilden, sich ernähren. Dies beweist aber nur, dass die Pflanzen einige Zeit auch auf die gewöhnliche

---

1) Zu dieser Ansicht hat sich im vorigen Hefte dieser Berichte auch EBERMAYER („Warum enthalten die Bäume keine Salpetersäure?“) bekannt, allein nur auf ein Argument hin, von dessen Wahrheit ich nicht völlig überzeugt bin, nämlich auf den Befund, dass die betreffenden Humus- und Moorböden und die davon ausgehenden Gewässer des bairischen Gebirges frei von Nitraten seien. Ich darf diese Angabe nicht bestreiten, da ich diese Böden und Wässer nicht untersucht habe, aber gegenüber den zahlreichen vorhandenen Analysen von Naturböden und irdischen Gewässern, in denen sehr allgemein Salpetersäure nachgewiesen wurde und auch nach meinen Prüfungen verschiedener norddeutschen Wald- und Moorböden und der auf ihnen wachsenden, zum Theil sehr salpeterreichen Kräutern, waren mir jene Angaben auffallend. Ich darf vielleicht an meine kürzlich mitgetheilte Beobachtung (Untersuchungen über die Ernährung der Pflanze mit Stickstoff, Berlin 1888, pag. 116) erinnern, wonach Gegenwart humöser Bestandtheile die blaue Reaction mit Diphenylamin verhindern kann. — Wenn EBERMAYER auch von denjenigen Bäumen, welche keine Mycorrhiza besitzen, annimmt, dass sie sich nicht aus Salpetersäure, sondern mit Ammoniak ernähren, so möchte ich bemerken, dass dafür ein eigentlicher Beweis nicht vorliegt. Denn ich habe schon in meiner Arbeit über die Salpetersäure in der Pflanze (diese Berichte 1887 Heft 10) mitgetheilt, dass bei manchen Bäumen, die in den oberirdischen Theilen keine Salpetersäure enthalten, solche doch in den Saugwurzeln zu finden ist. Wohl möglich, dass auch Bäume aus Ammoniaksalzen ihren Stickstoffbedarf decken können, was aber erst experimentell bewiesen werden müsste. Aber die Thatsache, dass in den Blutungssäften von Bäumen Ammoniak vorkommt, beweist nicht, wie EBERMAYER meint, dass dieses von die Wurzeln aufgenommen wurde, da bekanntlich z. B. bei der Keimung der Samen die Entstehung von Ammoniak in der Pflanze als Derivat von Eiweissstoffen nachgewiesen ist.

Weise wie andere Bäume sich ernähren können. Es würde das nicht der Vermuthung widersprechen, dass diese Pflanzen, wenn sie durch Vermittelung von Wurzelpilzen mit Humus ernährt werden, sich weit besser entwickeln. Diese Vermuthung wird schon durch die Erfolge solcher humusfreien Kulturen bekräftigt. Ich habe junge Buchenpflanzen aus Samen kultivirt theils in einem reinen weissen geglühten Quarzsande, welcher mit einer künstlich hergestellten Nährstofflösung, wie man sie bei Wasserkulturen benutzt, begossen wurde, theils in Wasserkulturen mit gewöhnlicher Normal-Nährstofflösung. Bei dieser humus- und zugleich pilzfreen Ernährung starben die Pflanzen theils schon nach dem ersten Sommer ab, theils blieben sie unter sehr kümmerlicher Entwicklung und Bildung kleiner, mehr gelber als grüner Blätter noch die nächsten Jahre am Leben, gingen aber nach und nach aus.

Aber es lässt sich experimentell auch zeigen, dass die Buche bei Fehlen der Wurzelpilze auch aus Humus sich nur schlecht ernähren lässt. Um nämlich das oben angedeutete Experiment auszuführen, war es nöthig, Parallelkulturen zu machen mit einem und demselben Humusboden in sterilisirtem und unsterilisirtem Zustande. Ich wählte dazu einen humusreichen Kalkboden aus einem Buchenhochwalde, der zunächst gleichmässig zerkleinert, abgeseibt und durchgemengt wurde. Blumentöpfe von 18 *cm* Höhe und 21 *cm* Weite wurden damit gefüllt, drei von ihnen mit ihrem Inhalte bei 100° mehrere Stunden lang sterilisirt, drei andere unsterilisirt gelassen. Darnach wurden in jeden der 6 Töpfe je 5 vorher auf feuchtem Fliesspapier angekeimte Buchelkerne gesteckt; die Aussaat geschah im Herbst 1885. Die Kulturen blieben dann immer im Kalthause stehen, neben einander und wurden nur mit destillirtem Wasser begossen. Der Erfolg ist aus der im Juli 1887 gemachten photographischen Aufnahme ersichtlich: die 15 Buchenpflanzen in den drei nicht sterilisirten Töpfen waren sämmtlich am Leben und alle in guter kräftiger Entwicklung, eine Prüfung ihrer Wurzeln ergab vollständige typische Verpilzung in Mycorhiza-Form; von den 15 Pflanzen der drei sterilisirten Töpfe waren dagegen 10 todt, und zwar zeigte jeder Topf neben einer oder einigen noch lebenden Pflanzen auch todt, nämlich der eine 2, die beiden anderen je 4; die Wurzeln in diesen Kulturen wurden völlig pilzfrei und mit Wurzelhaaren versehen gefunden. Ich füge hinzu, dass das Absterben nicht gleichzeitig erfolgte; schon im Jahre 1886 gingen einige Pflanzen nach und nach ein, und nach dem Knospenaustrieb im Frühlinge 1887 folgten andere nach. Es muss daraus bestimmt geschlossen werden, dass in dem vorliegenden Boden derjenige Zustand der Buchenpflanze, in welchem ihre Wurzeln mit Pilzen in Symbiose leben, für ihre Ernährung und ihr Leben vortheilhafter ist als der un- verpilzte Zustand. Man könnte den Einwand erheben, dass durch das

Sterilisiren möglicherweise der Boden auch als solcher eine Veränderung erleide, und dass diese und nicht die fehlenden Wurzelpilze die mangelhafte Entwicklung der Buchenpflanzen bedinge. Ich habe daher auch mit anderen und zwar nicht wurzelsymbiotischen Pflanzen, wie Hafer und Lupinen solche Parallelculturen in Töpfen mit sterilisirtem und nicht sterilisirtem Humusboden angestellt und dabei gefunden, dass hier im Gegentheile die im sterilisirten Boden wachsenden Pflanzen sich ungleich kräftiger entwickeln. Die Erklärung dieser Erscheinung fand sich bald in der Thatsache, dass in humushaltigem Boden durch die Behandlung bei hoher Temperatur eine Aufschliessung ungelöster Bestandtheile stattfindet, so dass solcher Boden thatsächlich an Wasser auch mehr lösliche und also für die Pflanzenernährung verwertbare Stoffe abgibt, als der nicht sterilisirte.

Um so deutlicher zeigen daher die Buchenpflanzen, dass bei ihnen eine Verwerthung der hier in Betracht kommenden Nährstoffe ohne Vermittelung der Wurzelpilze eine sehr beschränkte ist. Ich glaube, dass dieser Befund nun auch geeignet sein dürfte, den ungünstigen Erfolg zu erklären, der sich bei Aussaaten solcher an Wurzelpilze accomodirten Pflanzen auf Böden, die keinen Waldhumus und keine Wurzelpilze enthalten, ergibt. Auf meinem oben erwähnten Versuchsbeete, wo Bucheln auf neu in Kultur genommenem Lande ohne Baumhumus ausgesät waren, gingen in den ersten Jahren, wo die Wurzeln noch nachweislich unverpilzt geblieben, eine grosse Anzahl von Pflanzen aus. Auch an die oben erwähnte schlechte Entwicklung der Buchenpflanzen, die in Wiesenmoorboden gesät und darin unverpilzt geblieben waren, werden wir hier erinnert.

Alle hier besprochenen Thatsachen sind daher am besten im Einklange mit folgender Vorstellung. Der Humus des Waldbodens ist belebt durch Pilze, welche befähigt sind den Kohlen- und Stickstoff der Baumabfälle wieder in pflanzliches Material überzuführen, also direct zu ihrer Ernährung zu verwerthen. Die Waldbäume, welche selbst nicht diese Fähigkeit besitzen, machen sich jene Humuspilze durch die Symbiose, welche ihre Wurzeln mit ihnen eingehen, dienstbar, um mit dieser Hülfe das werthvolle Material ihrer eigenen unvermeidlichen Abfälle so bald und so vollständig als möglich wieder zu erhalten.

Insofern also der Baum seine Nahrung unmittelbar aus der Hand des Pilzes und erst durch dessen Vermittelung aus dem Erdhoden empfängt, müsste man vielmehr die Waldbäume und die in den Wurzeln sich diesen gleich verhaltende *Monotropa hypopitys* als Parasiten auf saprophyten Pilzen betrachten. Allein da der Pilz selbst activ sich bei der Herstellung der Mycorhiza verhält, so liegt eben kein gewöhnlicher Parasitismus, sondern ein mutualistisches Verhältniss, eine wirkliche Symbiose vor, und es drängt sich daher auch die Frage auf,

welche Gegengabe für seinen Dienst der Pilz von der Baumwurzel empfängt. Hierüber lässt sich gegenwärtig noch keine bestimmte Vorstellung begründen; dass es reine Ernährungsbedürfnisse des Pilzes sein sollten, ist nicht wahrscheinlich. Zwar wäre denkbar, dass bei den mit Chlorophyll versehenen Bäumen der Pilz organische Kohlenstoffverbindungen von der Pflanze erhielt, während er vielleicht nur den Humusstickstoff für den Baum assimilirte; allein diese Vorstellung ist wenigstens bei der Mycorhiza der *Monotropa* ausgeschlossen und überhaupt auch nicht wahrscheinlich, da der Pilz ja doch auch den Humuskohlenstoff zu verarbeiten vermag. Aber es liessen sich mancherlei andere Möglichkeiten eines Vortheiles denken, den der Pilz durch seinen Sitz auf der Baumwurzel erreichte, sowohl chemischer, als physikalischer oder auch mechanischer Natur. Vielleicht könnte es auch darauf abgesehen sein, dass die Mycorhiza, wenn sie wie alle Saugwurzeln der Bäume nach Beendigung ihrer Function abstirbt, dem Pilze, der ihr vorher Ernährungsdienste geleistet, als endlicher sicherer Preis gänzlich anheimfällt, wie ja alle anderen, später zu Humus werdenden Pflanzentrümmer ebenfalls diesen Humuspilzen zur Beute werden.

Pflanzenphysiologisches Institut der Königl. landwirthschaftlichen Hochschule in Berlin.

#### Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Abhängigkeit der Mycorhiza vom Humusgehalt des Bodens. Beliebig herausgegriffene Stelle aus der Humusdecke des Waldbodens von Kiefernhochwald, wo auf kleinem Raum eine Menge Mycorhizen aus kreuz- und querwachsenden Saugwurzeltämmchen entspringen. Schwach vergrößert.
2. Abhängigkeit der Mycorhiza vom Humusgehalt des Bodens. Drei in verschiedenen Entfernungen aus den horizontalen Streichwurzeln einer auf ganz hellem sterilen Sande stehenden 5jährigen Kiefer entspringende Saugwurzeltämmchen. *A* 50 cm von der Pflanze, mit einigen Mycorhizenbüscheln besetzt, die als älteste allmählich absterben, wobei braune dickere Pilzstränge von den Mycorhizen aus über das ganze Wurzelstämmchen sich verbreiten. *B* 80 cm von der Pflanze, mit einigen noch lebenden Mycorhizenbüscheln besetzt. *C* 100 cm von der Pflanze entfernt, mit lauter pilzfreen Saugwurzeln. Schwach vergrößert.
3. Endigungen zweier von der Mycorhiza einer im humusreichen Waldboden gewachsenen Rothbuchenwurzel ausgehende Stränge von Pilzhyphen, welche an ihrer Spitze unter Auflockerung an verschiedenartige Humustheilchen

sich anlegen, diese um- und durchwuchernd und mit ihnen verwachsend.  
350 fach vergrößert.

4. Zwei von einer Buchenmycorrhiza in humusreichem Waldboden ausgewachsene Pilzhypen, welche an ihren Querscheidewänden Schnallenbildungen zeigen; an einigen Punkten sind sie mit Humustheilchen verwachsen. Das acroscope Ende liegt nach *a*, das basiscope nach *b*.  
660 fach vergrößert.

---

### 38. Alb. Schlicht: Ueber neue Fälle von Symbiose der Pflanzenwurzeln mit Pilzen.

Eingegangen am 20. Juli 1888.

Bei Gelegenheit von anatomischen Wurzelstudien, mit denen ich mich im Pflanzenphysiologischen Institute der Landwirthschaftlichen Hochschule beschäftigte, habe ich in den feinen Nebenwurzeln von *Ranunculus acris* L. eine wohl ausgebildete Mycorrhiza gefunden, die in ihrer Form am meisten an die der Orchideenmycorrhiza erinnert, indem auch hier die Hauptmassen der Pilzfäden in erweiterten Rindenzellen liegen.

Auf diesen Befund hin vorgenommene Untersuchungen haben ergeben, dass eine Symbiose von Pilzen mit Wurzeln in dieser Form nicht nur bei *Ranunculus acris* und bei anderen Ranunculaceen vorkommt, sondern dass sie wenigstens über ein grosses Gebiet unserer Flora verbreitet ist.

Von den bis jetzt von mir untersuchten Pflanzen sind folgende, unter Angabe der Standorte aufgezählte, mit Mycorrhiza versehen:

#### *Leguminosae.*

*Lctus corniculatus* L. Sandiger Boden bei Halensee.

*Trifolium repens* L. Sandiger Boden bei Halensee.

*Melilotus vulgaris* W. Sandiger Boden bei Halensee.

#### *Rosaceae.*

*Fragaria vesca* L. Wald bei Negast in Pommern.

*Rubus Idaeus* L. Wald bei Negast.

*Geum rivale* L. Wiese bei Pastitz auf Rügen.



B. Frank del.

C. Laut lith.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1888

Band/Volume: [6](#)

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

Artikel/Article: [Ueber die physiologische Bedeutung der Mycorhiza. 248-269](#)