© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

35. B. Frank: Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen.

Eingegangen am 27. Juli 1891.

Die Ergebnisse der in den letzten Jahren über die Pilzsymbiose der Leguminosen angestellten Forschungen nebst meinen neuesten, im Folgenden mitgetheilten Beobachtungen geben nunmehr Klarheit über den biologischen Charakter derjenigen Symbiose, welche in den Wurzelknöllchen der Leguminosen, der Erlen etc., sowie in den von mir als endotrophe Mykorhizen bezeichneten Erscheinungen bei den Ericaceen, Orchideen und vielen anderen Humusbewohnern vorliegt, und gestatten zugleich, alle diese Erscheinungen hinsichtlich ihrer Bedeutung für die Pflanze unter einen gemeinschaftlichen Gesichtspunkt zusammenzufassen.

1. Die endotrophen Mykorhizen vom Typus der Orchideen. Bekanntlich enthalten die Rindenzellen der gewöhnlichen Wurzeln beziehentlich der Rhizome der Orchideen fast regelmässig eine einen grossen Theil der Zelle ausfüllende knäuelförmige, gelbliche Pilzmasse, welche aus aufgewundenen und verschlungenen septirten Hyphen besteht. Genau dieselbe Mykorhizenform ist von meinem Schüler SCHLICHT[1]) bei vielen anderen humusbewohnenden Kräutern aus den verschiedensten natürlichen Familien nachgewiesen worden. Die Pilzfadenknäuel der einzelnen Zellen stehen mit einander im Zusammenhange durch Hyphen, welche die Zellwand durchbohrend von einer Zelle nach der benachbarten gehen. Dies kommt durch die Wachsthumsweise des Pilzes zu Stande, indem derselbe ein Stück hinter dem Wurzelscheitel acropetal von Zelle zu Zelle weiter vordringt, ungefähr mit dem Wachsthum der Wurzel Schritt haltend.

Ueber das Verhalten und das Schicksal dieses Pilzes haben mich neuere Untersuchungen Folgendes gelehrt.

Ein Punkt, der zur richtigen Beurtheilung dieses Symbioseverhältnisses in erster Linie festzuhalten ist, liegt darin, dass der Pilzkörper vom ersten Augenblicke seiner Entwickelung an bis an sein Lebensende vollständig in dem lebensthätigen Protoplasma der Wurzelzelle eingeschlossen ist. Wenn man an ganz frisch hergestellten Längs-

1) Beitrag zur Kenntniss der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorhizen. Berlin 1889.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schnitten die unversehrt gebliebenen pilzführenden Zellen beobachtet, so sieht man einen meist von kleinen Körnchen durchsäeten Protoplasmasack die Innenseite der Zellwand auskleiden; wo die communicirenden Pilzhyphen die Zellwand durchbrechen, setzt sich die Protoplasmahaut auf die Hyphen und von diesen über den ganzen in der Zelle liegenden Pilzkörper fort. Zwischen dem wandständigen Primordialschlauch und der die Hyphen und Pilzkörper überziehenden Protoplasmahaut ist ein reiches Netz aus sehr zahlreichen und überaus feinen Protoplasmafäden ausgespannt, in denen die kleinen Körnchen fehlen, an denen man aber, trotzdem dass sie fast homogen erscheinen, bei scharfer Beobachtung unter starker Vergrösserung eine sehr lebhafte Strömung und zitternde Bewegungen wahrnimmt. Der Zellkern, welcher entweder von dem Pilzfadenknäuel umwachsen ist oder auch seitlich desselben liegt, bleibt beständig deutlich, ja er ist sogar im Vergleich zu denjenigen der unverpilzten gleich grossen Zellen um ungefähr das Doppelte vergrössert. Diese Thatsachen lassen wohl ahnen, dass hier das Protoplasma eine ungewöhnliche Energie in seiner Thätigkeit entfaltet.

In welcher Richtung zuletzt diese Thätigkeit des Protoplasmas sich äussert, sieht man an den älteren Wurzeln, die allmählich dem Absterben entgegengehen: Die Pilzklumpen zeigen dann eine sehr auffallende chemische Veränderung. Sie verlieren nämlich ihren Eiweissgehalt, welcher vorher ungemein gross ist. Ich habe dies an *Orchis latifolia* verfolgt. Das beste Mittel, um hier Eiweissstoffe zu erkennen, sind Tinctionen mit Anilinfarben. Schnitte durch Wurzeln, die sich noch auf dem Höhepunkte ihrer Entwickelung befinden, zeigen, in einer Anilinblaulösung erwärmt, das Protoplasma der pilzführenden wie der pilzfreien Zellen deutlich blau gefärbt; sehr stark tingirt ist wie gewöhnlich der Zellkern, aber ebenso tief blau ist der grosse Pilzkörper tingirt.

Prüft man mit demselben Reagens eine ältere Wurzel, welche dem Absterben nahe ist, jedoch ihren Turgor noch nicht verloren hat, so nehmen die Pilzkörper gar keine Färbung mehr an; es ist also diejenige Substanz, welche vorher die Tinction bedingte, aus ihnen ausgesogen. Dabei enthält aber die Zelle noch immer ihr lebendes Protoplasma und den Zellkern, der erst ganz zuletzt aus der Zelle verschwindet; beide färben sich auch jetzt noch mit Anilinblau in gewöhnlicher Weise. Der Primordialschlauch liegt wie vorher der Zellwand an und kann durch Plasmolyse contrahirt werden. Es ist also das lebende Protoplasma der Wurzelzelle, welches den Pilzkörper ausgesogen und ihn seiner Eiweissstoffe beraubt hat. Auch ohne Anwendung von Tinction erkennt man, dass die Pilzfäden in früheren Perioden reichlich Protoplasma enthalten, jetzt aber leer und collabirt sind und wahrscheinlich nur noch aus der unverdaulichen Pilzcellulose bestehen. Der Pilzklumpen ist daher jetzt fast homogen, wenigstens sind die einzelnen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Hyphen nicht mehr unterscheidbar. So hängt er also ausgesogen in dem Protoplasma der Zelle, wie die Fliege im Spinnennetze oder wie die Blattlaus in den Digestionsdrüsen des Drosera-Blattes. Und wie man im letzteren Falle von insectenfressenden Pflanzen redet, so ist mit ganz gleichem Rechte die Orchidee eine pilzfressende oder pilzverdauende Pflanze. Zur Zeit, wo die Pilzkörper ihr Eiweiss verlieren, reagiren die den Fibrovasalstrang der Wurzel begleitenden Parenchymzellen auffallend stark auf Eiweiss; es dürfte also in diesem Gewebe das aus den pilzführenden Zellen resorbirte Material auf dem Transporte aus der Wurzel befindlich sein.

Noch möge eine Erscheinung erwähnt werden, welche ich bei der Verdauung der gefangenen Pilze, allerdings nicht constant, beobachtete. Es entstehen manchmal an sämmtlichen Stellen, wo vorher die communicirenden Pilzfäden zwischen der Zellwand und dem Pilzklumpen ausgespannt waren, Cellulosebalken. Diese sind offenbar ein späteres Product der die Pilzfäden überziehenden Protoplasmahaut der Zelle. Sie erscheinen völlig homogen; es muss also der Pilzfaden von ihnen nicht bloss umscheidet, sondern bis zur Unkenntlichkeit zusammengedrückt oder resorbirt worden sein. Das Auffallendste ist, dass diese Cellulosebalken an ihrem äusseren Ende, wo sie der Zellwand inserirt sind, am dicksten sind und gegen den Pilzkörper hin sich verjüngend unmittelbar an der Oberfläche des letzteren spitz endigen. Der Pilzkörper wird in der Mitte der Zelle zwischen den Spitzen der hier zusammenlaufenden Balken festgehalten. Die ganze Erscheinung macht den Eindruck, als sollten die Verbindungsfäden, welche der Pilzkörper nach aussen hat, unterbunden, der letztere zu einem wahrhaften Gefangenen gemacht und so dafür gesorgt werden, dass nichts von der verdaulichen Pilzsubstanz verloren gehe.

Ein anderer Punkt, der bei der Beurtheilung dieses eigenartigen Symbioseverhältnisses von Bedeutung ist, liegt darin, dass der in die Wurzelzelle hereingelockte Pilz, schon bevor er von seinem Wirthe aufgefressen wird, seine selbständige Entwickelungsfähigkeit einbüsst, d. h. der Pilz wird unter dem Einfluss des ihn hegenden Protoplasmas der Wurzelzelle degenerirt; er setzt hier allerdings seine Entwickelung in einer für das Wurzelprotoplasma nützlichen Weise fort, ist aber unfähig, von jetzt ab ausserhalb dieses Protoplasmas wieder in seiner typischen Weise zu vegetiren. Wiederholte Versuche, Schnitte durch pilzhaltiges Wurzelgewebe im Hängetropfen zu cultiviren, haben mich zu diesem Resultate gelangen lassen. Es will zwar WAHRLICH[1]) bei künstlichen Culturen des Wurzelpilzes aus *Vanda*-Arten aus diesem Pilze eine *Nectria*-Form erhalten haben. Die betreffenden Versuche müssen jedoch nicht mit der nöthigen Sorgfalt angestellt worden sein.

---

1) Zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. Botan. Ztg. 1886.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Denn wenn man Schnitte durch Orchideenwurzeln ohne weitere Vorsicht anwendet, bekommt man allerdings häufig eine Pilzentwickelung in den Culturen. Sorgt man jedoch dafür, dass die in die Hängetropfen eingeführten Präparate nichts von oberflächlichem Wurzelgewebe enthalten, so beleben sich solche reinen Culturen nicht, und man sieht die Pilzkörper völlig unverändert bleiben, was man auch dort constatiren kann, wo in einem verunreinigten Präparate von irgend einem Punkte aus eine Neubildung von Pilzen erfolgt. Die WAHRLICH'schen Beobachtungen beweisen also nichts: die dort entstandenen *Nectria*-Formen können ebenso gut von Pilzkeimen herrühren, welche von der Localität, wo die Orchideen gewachsen waren, sich eingeschlichen und mit dem Symbiosepilze nichts zu thun haben, wie sie von dem wirklichen Orchideen-Wurzelpilze abstammen können, d. h. von solchen Partien seiner Fäden, die ausserhalb der Wurzel sich befinden und der degenerirenden Wirkung des Wurzelprotoplasmas noch nicht anheimgefallen waren. Sie stehen nicht im Widerspruche mit dem, was hier festgestellt werden sollte, dass nämlich der Symbiosepilz der Orchideenwurzel, sobald er im Banne des fremden Protoplasmas sich entwickelt, degenerirt, für sich selbst und für seine Species verloren ist und nur noch als künftiges Opfer seines Wirthes unfreiwillig sich weiter entwickeln und mit Nahrungsstoffen sich beladen muss.

Wir stehen hier an einer Grenze des Begriffes der Species. Man könnte fragen: Ist der Pilz in diesem Augenblicke noch ein Wesen für sich oder ist er nicht vielmehr ein Theil eines anderen, des Protoplasmas einer höheren Pflanze geworden?

2. Die endotrophen Mykorhizen der Ericaceen. Wie ich nachgewiesen habe[1]), besitzen die Ericaceen im weitesten Umfange, die Epacridaceen, sowie die als Moorbewohner ihnen verwandten Empetraceen ganz übereinstimmend eigenthümliche Wurzelorgane, in deren besonders weiten Epidermiszellen constant Nester von Pilzfadenknäueln liegen, welche durch Fäden unter sich und mit epiphyt wachsenden Pilzfäden zusammenhängen. Tinctionen in erwärmter Anilinblaulösung, die ich mit Wurzeln von *Ledum palustre* und *Empetrum nigrum* vorgenommen habe, ergaben höchst elegante instructive Bilder, welche mit den Verhältnissen bei den Orchideen völlig analog sind. Von der Wurzelspitze an enthalten die Epidermiszellen einen tiefblau gefärbten Inhalt, der aus dem Pilzkörper besteht; nur pilzfrei gebliebene Epidermiszellen haben keinen tingirten Inhalt. In den älteren Wurzelpartien dagegen ist zwar auch der Pilzkörper noch erkennbar, bleibt aber hier so gut wie farblos, ist also offenbar ausgesogen, seiner tinctionsfähigen Eiweissstoffe seitens der Wurzel beraubt worden.

---

1) Ueber neue Mykorhizen-Formen. Berichte der deutsch. bot. Gesellsch. 1887. Heft 8.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. Die Symbiose der Leguminosen. Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse lässt sich das biologische Verhältniss der Leguminosen in folgenden Sätzen ausdrücken. Ein Spaltpilz, dessen Keime allgemein in den Vegetationsböden verbreitet sind, wird durch gewisse Anlockungsmittel, die von der Leguminosenwurzel ausgehen, gleichsam eingefangen. In einem Organe, welches aus den Zellen der primären Wurzelrinde, in die der Pilz übergeleitet worden ist, sich entwickelt, in den Wurzelknöllchen, wird der Pilz zu einer enormen Vermehrung veranlasst. Die nähere Begründung hierfür ist in meiner vorläufigen Mittheilung in Heft 8, Jahrgang 1889 dieser Berichte, sowie in meiner späteren ausführlichen Darstellung[1]) gegeben worden. Die Wurzelzellen, in deren Protoplasma der Spaltpilz aufgenommen worden ist, lassen nicht bloss den Pilz in ihrem Innern zu ausserordentlicher Vermehrung kommen, sondern haben selbst den Reiz empfangen, sich durch fortdauernde Theilung zu vermehren und immer mehr pilzerfüllte Zellen zu erzeugen. Daher wächst das Wurzelknöllchen, und zwar nach dem Typus eines acropetal wachsenden Organes, indem die Scheitelregion von einem Meristem eingenommen wird, dessen Zellen alle ein mit Spaltpilzen behaftetes Protoplasma führen, während hinter dem Scheitel die Dauergewebe liegen, deren wesentlicher Theil von den im höchsten Grade mit Spaltpilzmassen erfüllten erwachsenen Zellen gebildet wird und das sogenannte Bacteroidengewebe darstellt. Das Wurzelknöllchen ist also seinem wesentlichen Charakter nach eine auf Erzeugung grosser Pilzmassen angelegte Pilzbrutstätte.

Wie BRUNCHORST[2]) zuerst erkannte, werden die in dem Bacteroidengewebe aufgehäuften Massen zuletzt resorbirt und von der Pflanze verbraucht, in analoger Weise, wie es mit den echten Reservestoffen zu geschehen pflegt. Es findet dies in der Zeit statt, wo die Pflanze behufs Ausbildung ihrer Früchte ein grosses Bedürfniss nach Eiweissstoffen hat; die Wurzelknöllchen werden dann ausgeleert. Die Inhaltsmassen der Zellen dieses Gewebes hielt BRUNCHORST nicht für Pilze, sondern für eigene Producte der Pflanze, eben weil sie im Stoffwechsel der letzteren wieder verschwinden, und nannte die aus Eiweiss gebildeten kleinen Formelemente, aus denen diese Massen bestehen, Bacteroiden. Trotzdem, dass die letzteren aus eingewanderten Spaltpilzen hervorgehen, hat die BRUNCHORST'sche Auffassung auch jetzt noch eine gewisse Berechtigung.

Denn der in die Zellen der Wurzel eingeführte Spaltpilz ist in den Bacteroidenzellen nur unter der Herrschaft des lebenden Protoplasmas der Wurzel zu dem geworden, was er nun darstellt. Es muss festgehalten werden, dass die Bacteroiden während ihrer ganzen Ent-

---

1) Ueber die Pilzsymbiose der Leguminosen. Berlin 1890.
2) Berichte der deutsch. botan. Gesellsch. 1885.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wickelung und Existenz in dem Zellenprotoplasma eingeschlossen sind. Dass dieses einen lebenden Protoplasmakörper darstellt, geht schon daraus hervor, dass es durch Plasmolyse sich contrahirt; auch tritt hier wieder dieselbe Erscheinung ein, dass der Zellkern sich auffallend vergrössert und während der ganzen Lebenszeit der bacteroidenführenden Zelle sich erhält. Der Spaltpilz erleidet unter der Einwirkung des Protoplasmas wesentliche Veränderungen, indem er sich zu den Bacteroiden umbildet. Die letzteren sind gleichsam hypertrophirte Spaltpilze; denn die letzteren haben nicht bloss ihre Zahl ungeheuer vermehrt, ihr Körper selbst ist auch überernährt, gleichsam mit Eiweissmaterial gemästet. Beim Einwandern in die Wurzel ist der noch unveränderte Spaltpilz höchstens etwa 1 μ gross; in der Form der Bacteroiden ist er auf 3—6 μ und darüber vergrössert; dabei ändern sich auch vielfach die Formen, indem die Spaltpilzkörperchen sich verdicken und verlängern, oft eigenthümlich sich verzweigen oder sich keulen- oder kugelförmig aufblähen. Dabei reagirt die Körpermasse stark auf Eiweiss. Eine weitere Eigenthümlichkeit der verwandelten Pilzbildungen ist auch hier eine Schwächung oder gänzlicher Verlust der Vegetationsfähigkeit ausserhalb des Wurzelprotoplasmas. Es ist schon von vielen Forschern bei künstlichen Culturversuchen constatirt worden, dass die eigentlichen Bacteroiden gewöhnlich nicht mehr entwickelungsfähig sind. Sie haben so in der That alle wesentlichen Merkmale selbständiger Organismen verloren, und die Aberkennung ihrer Organismennatur, worin ich selbst eine Zeit lang mich BRUNCHORST angeschlossen habe, war eigentlich vollkommen berechtigt und aus sorgfältigen Beobachtungen gefolgert. Nur haben wir jetzt diese Gebilde als hervorgegangen aus wirklichen Organismen zu betrachten, welche aber den Charakter selbständiger Wesen eingebüsst haben, für die Zwecke der Wirthspflanze umgebildet sind und zuletzt von derselben aufgefressen, d. h. von dem Protoplasma, in welchem sie ihre Entartung durchgemacht haben, zuletzt verdaut werden. Es ist daher zutreffend, die Bacteroiden, wie es BEYERINK[1]) zuerst gethan hat, als degenerirte Bacterien aufzufassen, die sich die Pflanze zuletzt zu Nutze macht.

Wie ich gezeigt habe, fällt nicht die gesammte Pilzbrut der Pflanze zur Beute, sondern es bleiben zuletzt in den Zellen, aus denen die Bacteroiden resorbirt sind und endlich auch das eigene Protoplasma verschwunden ist, zahlreiche entwickelungsfähige Keime des Spaltpilzes von der Beschaffenheit derjenigen, wie sie bei der Einwanderung in die Wurzel beobachtet werden, zurück und gelangen bei der Verwesung der Knöllchenüberreste wieder in den Boden. Ich habe neuerdings diesen Punkt weiter verfolgt. Es rührt dies daher, dass immer eine

1) Botan. Ztg. 1888. Nr. 46—50.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Anzahl der in den Bacteroidenzellen zur Vermehrung gelangten Spaltpilze der degenerirenden Wirkung des Protoplasmas entgeht. Man findet in allen Entwickelungsstadien in den Zellen des Bacteroidengewebes ausser den bereits mehr oder weniger ausgebildeten Bacteroiden immer noch eine Anzahl unveränderter Spaltpilze, die auch typisch fortpflanzungsfähig bleiben. Darauf dürfte es hauptsächlich beruhen, dass man Culturen, welche mit Knöllcheninhalt geimpft sind, in der Regel sich mit Spaltpilzen beleben sieht, während die Bacteroiden, wie gesagt, grösstentheils unverändert bleiben.

4. Die Symbiose der Wurzelanschwellungen der Erlen. In diesen wiederholt untersuchten Gebilden findet sich bekanntlich in gewissen Parenchymzellen der Rinde ein eigenthümlicher Inhalt, der seit Woronin für einen Fadenpilz von zweifelhafter systematischer Stellung gedeutet wurde. Derselbe stellt einen den grössten Theil der Zelle erfüllenden klumpenartigen Körper dar, dessen peripherische Elemente später in Form vieler kleiner Blasen sich aufblähen, so dass der Körper ein traubenförmiges Aussehen erhält. Brunchorst[1]) glaubte in diesen Blasen Sporangien zu sehen und nannte danach den Pilz *Frankia subtilis.* Dieser Forscher erkannte aber auch schon, dass der vermeintliche Pilzkörper, besonders in seinen blasenförmigen Anschwellungen stark auf Eiweiss reagirt, in den älteren Partien der Wurzelanschwellungen aber diese Substanz wieder verliert.

Wegen der völligen Analogie in den wesentlichen Punkten, welche zwischen diesen Gebilden und dem Inhalt der Bacteroidenzellen bei den Leguminosen besteht, entschied ich mich, der Brunchorst'schen Deutung der Bacteroiden folgend, gegen die pilzliche Natur der fraglichen Gebilde auch bei den Erlen[2]). In den jüngsten Stadien sieht man in dem Protoplasma der Erlenzelle einen Einschluss auftreten, welcher sich als eine Eiweissmasse von äusserst feiner schwammartiger Structur erweist. Die Aufblähung der peripherisch liegenden Elemente zu Blasen ist erst ein späteres Stadium. Möller[3]) hat durch Einlegen der Schnitte in Chloralhydrat, worin das Protoplasma der Nährzellen gelöst oder wenigstens sehr durchsichtig wird, sehr klare Bilder von den Zelleinschlüssen bekommen, wonach er sie für Complexe von Pilzfäden hält und sich für Brunchorst's *Frankia subtilis* entscheidet. Ich kann nach Wiederholung der Möller'schen Untersuchungsmethode diese Beobachtung nur bestätigen: die Balken, welche die schwammartige Structur des Körpers bedingen, sind äusserst feine Fäden, welche überaus dicht und wirr knäuelartig verflochten sind. Ich stehe auch

---

1) Untersuchungen aus dem Botan. Inst. zu Tübingen, 1886. pag. 151.

2) Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. 1887. Heft 1.

3) Beitrag zur Kenntniss der *Frankia subtilis.* Berichte d. deutsch. botan. Gesellsch. 1890, pag. 215.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht länger an, diese Fäden für einen Pilz oder richtiger für pilzlicher Abstammung zu halten. Nicht bloss die Analogie mit den Verhältnissen bei den Leguminosen veranlasst mich hierzu, sondern besonders die Bilder, die man in Chloralhydrat an den pilzführenden Zellreihen da, wo sie in das terminale Meristem übergehen, erhält. Die Fäden laufen von Zelle zu Zelle durch die trennende Zellwand hindurch, so dass die Fadenknäuel mit einander in Communication stehen; gegen den Vegetationspunkt hin dringen die Fäden schrittweise weiter vor, so dass man in günstigen Fällen Zellen findet, in welche eben erst einige Fäden aus der nächstälteren Zelle eingewandert sind, aber noch nicht zu einem Fadenknäuel sich verflochten haben. Auch zeigt der Zellkern, sobald der Pilz in das Protoplasma der Zelle eingetreten ist, das Bestreben, sich zu vergrössern. Es besteht also eine Analogie mit den Verhältnissen bei den Orchideen in allen wesentlichen Punkten, nur dass die Pilzfäden hier weitaus feiner sind, denn ihre Stärke entspricht ungefähr nur derjenigen der Bacteroiden bei den Leguminosen.

Die Analogie mit den übrigen hier besprochenen Symbioseverhältnissen wird nun eine vollständige durch den Charakter, den der Pilz in der Pflanze angenommen hat, und durch das Schicksal, dem er hier entgegengeht. Wenn der Pilz in der Zelle zu einem mächtigen Fadenknäuel erstarkt ist, blähen sich die peripherisch gelegenen Partien der Fäden blasenförmig auf, und diese Blasen erfüllen sich mit einer Substanz in Form einer einfachen oder aus mehreren Portionen bestehenden rundlichen, stärker lichtbrechenden Masse, welche sehr stark auf Eiweiss reagirt; der traubenförmige Pilzkörper tingirt sich jetzt beim Erwärmen mit Anilinfarbenlösung sehr intensiv. Der Pilz ist nun durch den Einfluss des Erlen-Protoplasma's degenerirt, zu einem von Eiweiss strotzenden Monstrum verbildet. In einer späteren Periode werden diese Pilzkörper von der Pflanze ausgesogen und ihrer Eiweissstoffe beraubt. Denn in den etwas älteren Partien der Wurzelanschwellungen finden wir an Stelle der traubenförmigen Einschlüsse einen anscheinend nur aus Pilzcellulose bestehenden, nicht mehr tinctionsfähigen, also allen Eiweisses beraubten, zusammengeschrumpften und in seiner Structur ganz undeutlich gewordenen Körper zurückgeblieben. Die Wurzelanschwellungen sind von vieljähriger Dauer; jedes Jahr wachsen sie an ihren Spitzen weiter, mit ihnen aber auch der Pilz, und so wiederholt sich das Spiel immer von Neuem.

Nach dem Vorstehenden ist es nicht angängig, mit BRUNCHORST in den blasenförmigen Aufblähungen der Erlenpilzfäden Sporangien, also normale Fructificationen zu sehen. Die aus Eiweiss bestehenden Portionen, welche in ihnen eingeschlossen sind, haben nur äusserlich eine entfernte Achnlichkeit mit Sporen. Ihre sehr wechselnde unregelmässige Gestalt und vor allem der Umstand, dass sie zuletzt resorbirt werden, verbietet jeden Vergleich mit Sporen. Im Gegen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

theil sind die blasenförmigen Aufblähungen gestaltlich wie stofflich auffallend ähnlich und vollständig analog den aufgeblähten, mit Eiweiss erfüllten, keulen- oder kopfförmigen Bacteroidenformen bei den Leguminosen.

Mit den übrigen hier besprochenen Symbiosepilzen theilt auch derjenige der Erle den Verlust der selbständigen Entwickelungsfähigkeit, der mit seiner Degeneration in dem fremden Protoplasma verbunden ist. Viele künstliche Culturen mit ganz reinen Präparaten im Hängetropfen ergaben mir stets völliges Unverändertbleiben der Pilzkörper; auch beleben sich die Culturen überhaupt nicht, wenn nicht, was manchmal geschieht, Bacterien auftreten. Ich kann also das, was man *Frankia subtilis* genannt hat, auch jetzt noch nicht für einen Pilz, sondern nur für etwas von pilzlicher Abkunft, für ein im Stoffwechsel einer anderen Pflanze degenerirtes, gewissermassen zum Bestandtheil der letzteren gewordenes und somit zu Grunde gegangenes Lebewesen halten.

Was *Frankia subtilis,* als ursprünglicher Pilz gedacht, eigentlich ist, kann Niemand sagen. Die Existenz von Sporangien habe ich eben zurückgewiesen. Der Dicke seiner Fäden nach könnte der Pilz sehr wohl ein Spaltpilz, also etwa eine *Leptothrix*-Form sein. Doch neige ich mich wegen der Analogie mit den Orchideen mehr zu der Ansicht, dass es ein überaus feinfädiger Hyphenpilz sein möchte.

Wir haben im Vorstehenden eine weit im Pflanzenreiche verbreitete höchst eigenartige Symbiose mit Pilzen kennen gelernt, für welche die Biologie der Pflanzen bisher noch kein Beispiel kannte, und welche ihr nächstes Analogon in den insectenfressenden Pflanzen findet. Die pilzefressenden Pflanzen, um die es sich hier handelt, wissen mit noch raffinirteren Einrichtungen Pilze als ihre auserkorenen Opfer in ihr Protoplasma einzufangen, darin gross zu züchten und schliesslich zu verdauen, um so von der reichen Eiweissproduction gerade der Pilze, die die letzteren ja auch als menschliches Nahrungsmittel werthvoll macht, Nutzen zu ziehen. Es geht hierbei also der eine der beiden Symbionten im Organismus des anderen derart auf, dass er wie ein stofflicher Bestandtheil des letzteren erscheint, der im Stoffwechsel schliesslich verbraucht wird.

Woraus diese symbiotischen Pilze die reichen Eiweissmengen erzeugen, die sie schliesslich an die Pflanzen abgeben, ob sie dieselben selbst oder mit Hülfe der Wirthspflanze aus dem Rohmaterial der Nahrung herstellen, und aus welchen speciellen Stoffen dies geschieht, diese Frage sollte in meiner heutigen Mittheilung nicht berührt werden. Sie ist ja bis jetzt auch nur für die Leguminosen in Angriff genommen worden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Namengebung für die hier erörterten biologischen Verhältnisse möchte ich noch Folgendes hinzufügen. Ernährungsphysiologisch können die endotrophen Mykorhizen, sowie die Wurzelknöllchen der Leguminosen, der Erlen etc. unter einen Gesichtspunkt gebracht werden. Wegen der morphologischen Verschiedenheiten dieser Organe werden wir jedoch gut thun, keine einheitliche Nomenclatur zu wählen. Soweit als die betreffenden Organe den morphologischen Charakter von echten Wurzeln haben, wird der von mir eingeführte Name Mykorhiza angemessen sein, speciell endotrophe Mykorhiza, was andeuten soll, dass der Ernährer im Inneren der Wurzel sitzt. Die Wurzelknöllchen der Leguminosen, sowie der Erlen etc. sind keine Wurzeln, sondern besondere Neubildungen von eigenthümlichem morphologischen Charakter. Sie entstehen, wenigstens diejenigen der Leguminosen, deren Entwickelungsgeschichte bekannt ist, aus der primären Wurzelrinde, sie haben keine Wurzelhaube, wachsen aber mit einem Scheitelmeristem, welches bedeckt ist von der allgemeinen Korkhaut, mit der diese Organe überzogen sind, und welche durch ein ihr innerseits anliegendes Korkcambium fortgebildet wird. Diese Organe sind also morphologisch eher den Gallen vergleichbar, und es wäre nicht angezeigt, auf sie die Bezeichnung Mykorhizen auszudehnen. Sie sind passender als Mykodomatien, Pilzkammern zu bezeichnen, worin zugleich ihre physiologische Bedeutung als Brutstätten von Pilzen angedeutet ist.

Die ectotrophen Mykorhizen der Cupuliferen, Coniferen und anderer Waldbäume dürften den hier festgestellten biologischen Charakter nicht theilen, da bei ihnen, wie ich früher schon geltend gemacht habe, der Pilz auf der Oberfläche der Wurzel sich befindet, wo er dem Einfluss des Protoplasmas der Pflanze nicht ausgesetzt ist, vielmehr als eigentlicher und ausschliesslicher Uebertrager von Wasser und Nährstoffen in der Pflanze fungirt.

Pflanzenphysiologisches Institut der Königl. landwirthschaftlichen Hochschule zu Berlin.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Sitzung vom 30. October 1891.

Vorsitzender: Herr SCHWENDENER.

Zum ordentlichen Mitgliede werden proclamirt die Herren:

Dr. **Schilling**, jetzt in Marburg i/H.
M. Rikli aus Basel, z. Z. in Zürich.
Dr. **E. Gessler** in Stuttgart.
D. Ch. Jonesco in Stuttgart.

Zum ordentlichen Mitgliede wird vorgeschlagen:

Herr cand. phil. **Wilhelm Figdor** in Wien (durch WIESNER und MOLISCH).

Der Vorsitzende benachrichtigt die Versammlung von dem am 31. August d. J. in Karlsruhe erfolgten Ableben des Hofraths Prof. Dr. Just und dem am 26. October erfolgten Hinscheiden des Geh. Hofraths Prof. Hoffmann in Giessen. Er wies auf die Richtungen hin, in welchen die genannten Forscher thätig gewesen sind, und forderte die Anwesenden auf, sich zum ehrenden Andenken an die Verstorbenen von den Sitzen zu erheben, welcher Aufforderung von der Versammlung entsprochen wurde.

Herr CARL MÜLLER berichtet hierauf als Schriftführer der Generalversammlung in Halle über den Verlauf derselben und macht die Versammlung mit den Wahlergebnissen bekannt. Die in Halle gewählten Mitglieder des Vorstandes, des Ausschusses und der Florencommission haben die ihnen übertragenen Aemter angenommen. Die Obmannschaft der Florencommission ist auf Wunsch der Mitglieder derselben Herrn ASCHERSON übertragen worden. Den neugewählten Ehren und correspondirenden Mitgliedern sind die Diplome zugestellt worden.

Bei den für das Jahr 1892 vorgenommenen Wahlen, an welchen sich 27 stimmberechtigte Mitglieder betheiligten, wurden im ersten Wahlgange gewählt:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Herr ENGLER zum Vorsitzenden,
Herr SCHWENDENER zum ersten Stellvertreter des Vorsitzenden,
Herr KNY zum zweiten Stellvertreter des Vorsitzenden.

Durch Acclamation wurden in ihre bisherigen Aemter wiedergewählt:
Herr FRANK als erster Schriftführer,
Herr KÖHNE als zweiter Schriftführer,
Herr URBAN als dritter Schriftführer,
Herr OTTO MÜLLER als Schatzmeister,
Herr ASCHERSON, Herr KRABBE, Herr MAGNUS als Mitglieder der Redactionscommission.

Sämmtliche vorgenannten Herren haben die auf sie gefallene Wahl angenommen.

Die Redaction wird also vom 1. Januar 1892 an aus den Herren ENGLER, FRANK, KÖHNE, URBAN, ASCHERSON, KRABBE und MAGNUS bestehen.

Als geschäftsführender Secretär wird Herr CARL MÜLLER auch im folgenden Jahre thätig sein.

Herr H. POTONIÉ legte einen fossilen Rest von *Psilotiphyllum bifidum* (E. Geinitz) Potonié (= *Sigillariostrobus bifidus* E. Geinitz und *Dicranophyllum bifidum* (E. G.) Sterzel) aus dem thüringischen Rothliegenden vor, der sich mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit als Sporophyll eines Vorfahren unserer heutigen Psilotaceen deuten lässt. Die in Rede stehenden fossilen Sporophylle sind einmal gegabelt; sie werden von einem breiten Mittelnerven durchzogen, dessen Gabeläste an den Innenseiten der Gabeltheile verlaufen. An ihrem Grunde tragen die Sporophylle ein Sporangium, oder es ist die Ansatzstelle desselben als Narbe wahrnehmbar. An einem Exemplar findet sich unter dieser eine zweite Narbe, welche Vortragender als Ansatzstelle des Sporophylls deutet.

Näheres über das Fossil wird Vortragender in einer Arbeit über die Flora des thüringischen Rothliegenden in den von der königl. preuss. geologischen Landesanstalt und Bergakademie herausgegebenen Abhandlungen veröffentlichen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: 9

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

Artikel/Article: Ueber die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotrophen Mykorhizen begabten Pflanzen, sowie der Leguminosen und Erlen 244-256