Anatomische Untersuchung der Pilzsymbiose bei Casuarina equisetifolia nebst einigen Bemerkungen über das Mykorhizenproblem.

Von **Hugo Miehe.**

(Mit Tafel VI und 2 Abbildungen im Text.)

Vor etlichen Jahren (1910) besuchte ich eine jener zahlreichen Koralleninseln auf der Reede von Batavia, die mit ihrer dichten Vegetation gleich schwimmenden Laubmassen über die See ausgestreut zu sein scheinen. Der innere, d. h. nach Java zu gerichtete Rand der Insel (es handelte sich um die Insel Leyden, mal. poeloe njamoek) ist von einem Streifen hellen Sandes umsäumt, während erst an den Flanken die eigentliche Mangrovevegetation beginnt, die sich dann hauptsächlich der Außenseite als grüne Pflanzenbarre vorlagert. Unter der interessanten Vegetation, die den sandigen Strand bevölkerte und die Schimper in seiner Schrift über die Indomalayische Strandflora[1]) geschildert hat, fanden sich zahlreiche Exemplare der Strandtjemara, Casuarina equisetifolia, in allen Stadien der Entwicklung. Als ich eins der jüngsten Pflänzchen aus dem Boden zog, bemerkte ich zu meiner Überraschung, daß die Wurzeln mit zahlreichen knöllchenartigen Gebilden besetzt waren, die die größte Ähnlichkeit mit den wohlbekannten sogenannten Wurzelknöllchen der Erle zeigten. Eine Durchmusterung zahlreicher weiterer Exemplare ergab, daß es sich um ein ganz regelmäßiges Vorkommen handelt. Nachdem ich von diesem Funde in einer ganz kurzen Bemerkung[2]) Nachricht gegeben hatte, machte nicht lange darnach Kamerling[3]), der ebenfalls die Koralleninseln besuchte, die gleiche Beobachtung. Weder Kamerling jedoch noch ich sind die

1) A. F. W. Schimper, Die indomalayische Strandflora. Botan. Mitteil. aus den Tropen 1891, Heft 3.

2) H. Miehe, Javanische Studien IV. Zur Frage der mikrobiologischen Vorgänge im Humus einiger humussammelnder Epiphyten. Abhandl. der math.-phys. Klasse der Kgl. sächs. Gesellsch. der Wissensch. 1911, Bd. XXXII, Nr. 4, pag. 381, Anm. 5.

3) Z. Kamerling, Over het voorkomen van Wortelknolletjes bij Casuarina equisetifolia. Natuurkundige Tijdschrift voor Ned.-Indie 1911, Deel LXXI, pag. 20.

ersten, die jene auffälligen Wurzelanschwellungen, wenigstens innerhalb der Gattung Casuarina, feststellten. Denn bereits Janse hat in seiner umfangreichen Abhandlung über javanische Wurzelendophyten[1]) Wurzelknöllchen (nodosités, mamelons) bei Casuarinen erwähnt, die er im Berggarten von Tjibodas untersuchte. Er spricht von verschiedenen Arten, gibt aber Einzelheiten und Abbildungen nur von Casuaria muricata. Da weder Janse's noch namentlich Kamerling's kurze Notizen ein hinreichend genaues Bild von der Histologie der merkwürdigen Gebilde geben, schien es mir der Mühe wert, diesen typischen, bisher nicht weiter bekannt gewordenen Fall von Wurzelsymbiose etwas eingehender zu studieren. Freilich nur in anatomischer Hinsicht; denn so sehr mich gerade ihre physiologische Basis interessiert hätte, so mußte doch ihre Untersuchung daran scheitern, daß es mir trotz verschiedener Bemühungen nicht gelang, lebendes Knöllchenmaterial von Casuarinen zu erhalten.

Die anatomische Untersuchung wurde an Material angestellt, das ich in 70proz. Alkohol konserviert hatte. Es wurde auf dem üblichen Wege in Paraffin eingebettet[2]), mit dem Mikrotom geschnitten und nach Flemming, d. h. also mit Safranin, Gentianaviolett und Orange-G gefärbt. Der Erhaltungszustand des fixierten Materials war gut, dagegen ließen die Schnitte durch das offenbar etwas brüchige Gewebe zuweilen zu wünschen übrig. Immerhin erhielt ich eine ausreichende Zahl einwandfreier Präparate, die die anatomischen Einzelheiten festzustellen gestatteten.

Wie aus der Abbildung 1, die das Wurzelsystem einer jungen Casuarina equisetifolia darstellt, hervorgeht, sitzen die kleinen knolligen Wurzelnester in verschieden weit ausgebildetem Zustand an verschiedenen Stellen der Wurzel, an der Hauptwurzel so gut wie an den feineren und feinsten Verzweigungen. Aus Gründen klassifikatorischer Klarheit dürfte es sich empfehlen, einen Kunstausdruck für den Typus von Mykorrhizen zu schaffen, wie er unter anderen Pflanzen auch bei Casuarina vorliegt. Sie einfach als Knöllchen zu bezeichnen, halte ich wegen ihres besonderen entwicklungsgeschichtlichen Charakters und der durch ihn bedingten deutlichen Unterschiedes gegenüber den in bevorzugtem Sinne als „Knöllchen" bezeichneten Nodositäten der Leguminosen nicht für vorteilhaft. Am treffendsten würde der Name Korallorrhizen (Korallenwurzeln) sein, da er die korallenartige Anhäufung von gedrungenen

1) J. M. Janse, Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Annales du Jardin de Buitenzorg 1897, Tome XIV, pag. 87.

2) Vgl. „Javanische Studien", pag. 401.

Fig. 1.

Miehe

Verlag von

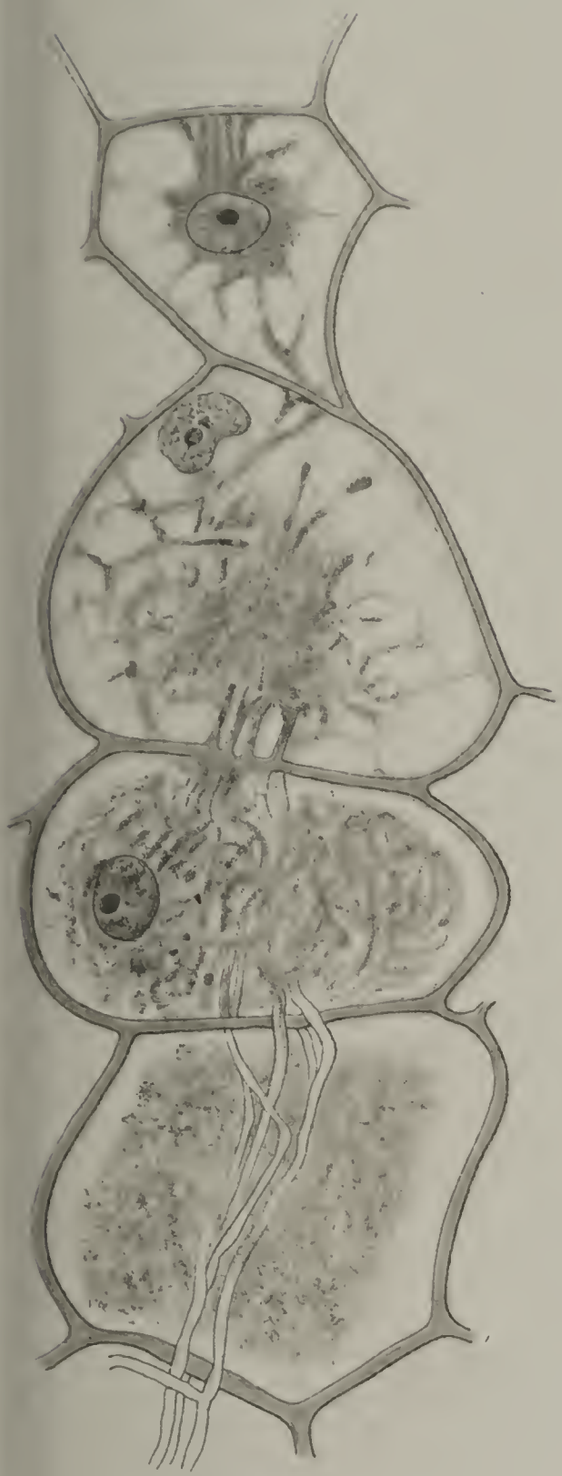
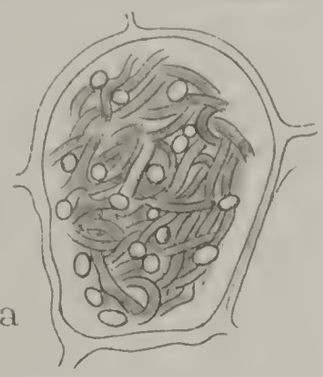


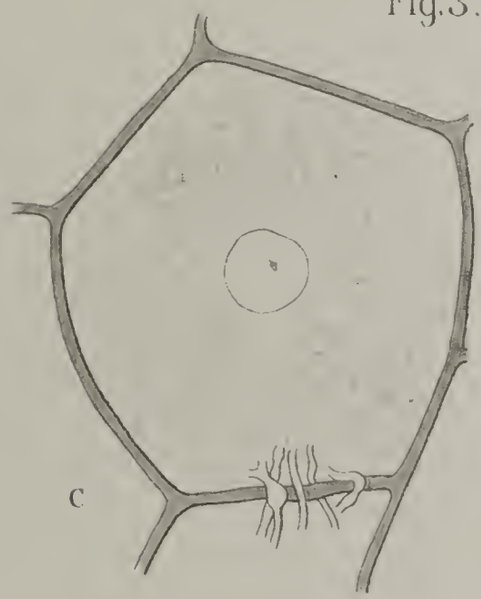
Fig. 2.



a

b

Fig. 3.



c

d

H. Lange Lith. Inst. Berlin

verzweigten Kurzwurzeln am besten zum Ausdruck bringen würde. Leider ist aber dieser Ausdruck schon für eine Pflanzengattung vergeben und würde Anlaß zu Verwechslungen bieten. Ich schlage deshalb vor, die Gebilde Rhizothamnien (Wurzelbüschel, von *ἡ ῥίζα* die Wurzel und *ὁ θάμνος* der Busch) zu nennen.

In ihrer einfachsten Form, die auch wohl als das Initialstadium der komplizierteren zu betrachten ist, stellen die Rhizothamnien einzelne

Fig. 1.

Seitenwurzeln dar, die ganz kurz bleiben und wesentlich dicker als die normalen Wurzeln sind. Meist aber sind diese gestauchten Kurzwurzeln verzweigt; zwei, drei bis viele sind zu einem kleinen Nest oder Büschel vereinigt. Im höchst entwickelten Zustande führt eine solche Verzweigung zu umfangreichen kugligen Gebilden, die aus radial gestellten Kurzwurzelsystemen zusammengesetzt sind. Ihre Enden schließen an

der Oberfläche oft so dicht zusammen, daß auf den ersten Blick ei solide mit höckriger Oberfläche versehene Kugel vorzuliegen schei oft ist aber auch der radiale büschlige Bau noch ohne weiteres deutli zu erkennen. Die Verzweigung der Rhizothamnienäste ist meist au geprägt dichotom. Schon äußerlich erkennt man dies an der seicht Einbuchtung, die viele Ästchen zeigen, und in vorgeschrittenerem St dium an ihrer Zweizipfligkeit. Die mikroskopische Beobachtung b stätigt dies, sie zeigt, daß sich das Scheitelmeristem der Kurzwurze verbreitert und in zwei neue embryonale Gewebe sondert. Der zwei entscheidende entwicklungsgeschichtliche Faktor ist die ausgepräg Hemmung des Längenwachstums. Sie kann soweit gehen, daß sich d Ästchen nur unvollkommen voneinander loslösen, d. h. miteinand verwachsen bleiben, und da die Ebenen der Verzweigung wechsel und die Verzweigung selber sehr rasch weitergeht, resultieren massige Komplexe, die nach dem Verlauf der Gefäßbündel in ihnen den Eindru machen, als könnten sie auch durch polyton Teilung des Scheitelmeristems entstanden sei Die Fig. 2 zeigt dies z. B. ganz gut. Inde die Rhizothamnien in der beschriebenen Weis fortwachsen, können sie schließlich größeren Un fang erreichen. Die größten, die ich an Materi beobachtete, das mir später Herr Dr. Hj. Je sen die Freundlichkeit hatte zu senden, hatte einen Durchmesser von etwa 3 cm. Man kan sie wahrscheinlich auch für entsprechend alt ha ten, wenn mir auch keine Beobachtungen darüber vorliegen. Jedenfal machen aber die Rhizothamnien den Eindruck dauerhafter Gebilde[1] wenn auch wahrscheinlich ein Absterben einelner Partien dauernd i Innern erfolgt.

Fig. 2.

Welcher Art ist nun der Symbiont, der in diesen Büscheln g stauchter Wurzeln lebt? Es ist ein sehr dünnfädiger Pilz. Betrachte wir einen medianen Längsschnitt durch den Gipfel eines Rhizothamnie ästchens, wie ihn die Abbildung Taf. VI, Fig. 1 darstellt! Die Obe fläche ist von einem mehrschichtigen Periderm überzogen, das aus mei in regelmäßigen Reihen angeordneten flachen Korkzellen besteht. Ein deutlich abgesetzte Wurzelhaube ist nicht vorhanden, höchstens ließe sich die spärlichen kugligen Zellen auf dem Scheitel als Reste derselbe

1) Wie sich in der Hinsicht die Knöllchen mehrjähriger Leguminosen ve halten, scheint meines Wissens bisher nicht festgestellt worden zu sein.

auffassen. Wurzelhaare fehlen vollständig. Die Mitte ist von einem Gefäßbündel durchzogen. Mächtig entwickelt ist das Rindengewebe, das den Sitz des Symbionten darstellt. Merkwürdigerweise ist es ganz ohne Interzellularen. Ich vermochte wenigstens an den Schnitten durch mein konserviertes Material nirgends eine Spur von Lücken zwischen den Zellen zu entdecken. In geringer Entfernung von dem Scheitelmeristem bemerkt man einzelne Zellen, deren Inhalt kräftiger gefärbt ist. Bei starker Vergrößerung kann man in ihnen die Hyphen eines Fadenpilzes erkennen, allerdings recht undeutlich, wahrscheinlich wohl deshalb, weil die dünnen Hyphen in dem hier noch ziemlich dichten Plasma verlaufen, bzw. von Plasmahüllen umgeben sind. Es ist deshalb auch nicht möglich, den Verlauf einzelner Hyphen im Zellraum über eine größere Strecke zu verfolgen. Sehr schön kann man aber in hintereinander liegenden Zellen erkennen, wie der Pilz von Zelle zu Zelle fortwuchert und was mit ihm weiter geschieht. Man sieht ganz deutlich die an dieser Stelle schärfer hervortretenden Hyphen die Wände durchsetzen (vgl. dazu Taf. VI, Fig. 2). Diese Haupthyphen, die gewöhnlich gradewegs von Zelle zu Zelle eilen, sind stets wesentlich dicker als das äußerst dünnfädige Hyphengewirr, das den übrigen Zellraum erfüllt. Sehr merkwürdig ist, daß schon wenige Zellagen hinter der vordringenden Spitze des endophytischen Myzels sich die Spuren des Absterbens und des Zerfalls bemerklich machen. So sind es an Stellen, wo sich die Infektionslinien deutlich verfolgen lassen, nur ein oder zwei Zellen an der Spitze, die mit plasmareichen, also wohl in kräftiger Wachstumstätigkeit begriffenen, aber an Masse gegen das Plasma der Wirtszelle zurücktretenden Hyphen durchzogen werden. Dann folgen zwei oder drei Zellen, die von einem dichten, aber schon weniger stark färbbaren Hyphenknäuel erfüllt sind. Die folgende Zelle zeigt dann aber schon den schwach gefärbten Pilzinhalt im Zustande der Auflösung. Abgesehen von den stärkeren, von Durchtrittsstelle zu Durchtrittsstelle verlaufenden Hyphen, die aber in der Mitte der Zelle auch nur noch schattenhaft hervortreten, ist von dem übrigen Myzel nichts mehr zu sehen als eine gerinslige oder flockige oder körnige Masse. Weiter zurück ist das Hyphenknäuel auch in seinen Resten bis auf ganz feine Suspensionen verschwunden, die nach dem Flemming'schen Färbeverfahren einen schwachen orangegelben Farbton zeigen. Sehr merkwürdig ist nun aber, daß die die Wände durchsetzenden Hyphenstückchen von diesem kräftigen Auflösungsvorgange verschont bleiben. So kommt das überall im Rindengewebe anzutreffende, ja häufig allein die Erkennung der ehemaligen Mykoblasten ermöglichende Bild zustande,

das wir in der Fig. 3c auf Taf. VI wiedergegeben haben. Man sieht hier die Hyphenreste als kurze Röhrchen in der Wand stecken, mit der sie in bezug auf ihre Färbbarkeit übereinstimmen. Sie sind nämlich wie jene kräftig rot gefärbt. Ob das Myzel septiert ist oder nicht, habe ich mit Sicherheit nicht feststellen können.

Manche Präparate zeigen etwas andere Bilder. Hier ist nämlich die Auflösung des Pilzes nicht so weit und allgemein vorgeschritten, so daß man noch in den meisten Rindenzellen die dicht gepackten Hyphenmassen erkennen kann. Die Unterschiede beruhen vermutlich auf dem verschiedenen Entwicklungszustand einzelner Teilwurzeln oder ganzer Wurzelnester. Was nun ferner das Aussehen solcher besser erhaltener Pilzmassen anlangt, so machen sie oft den Eindruck, als ob sie aus sehr dicht gelagerten bakterienartigen Körperchen bestünden, wie das z. B. die Fig. 3b auf Taf. VI versucht wiederzugeben. Da auch Freihandschnitte das gleiche Bild zeigen, braucht es nicht von den besonderen Verhältnissen sehr dünner Schnitte abzuhängen. An den Rändern der Schnitte, namentlich aber in der Nachbarschaft von Pilzklumpen, die durch das Messer herausgerissen wurden, sieht man kleine Stäbchen oder kurz verzweigte Stückchen. Zerreibt man ein Rhizothamnium, so kann der Eindruck, als ob in der Aufschwemmung Bakterien von der Art der Knöllchenbakterien enthalten seien, sehr stark werden. Bei genauerer Betrachtung sieht man freilich, daß die Formen doch nicht ganz typisch sind, und vor allem erfolgt auch hier keine homogene Verteilung, wie sie leicht beim Zerdrücken eines echten Knöllchens erzielbar ist. Die Struktur eines dichten und noch dazu sehr dünnfädigen Hyphengeflechtes ist an Schnitten überhaupt nicht direkt festzustellen, auch die Herstellung von Zupfpräparaten ist so gut wie ausgeschlossen in unserem Falle. Aus der Gesamtbetrachtung ergibt sich jedoch mit genügender Sicherheit, daß wirklich ein fädiges Myzel vorliegt. Es wird von stärkeren Hyphenästen gebildet, von denen immer feinere Verzweigungen abgehen. Diese scheinen schließlich sehr dichtbüschlig und die Ästchen kurz und gedrungen zu werden. Daß zuletzt auch eine Art von Zerfall eintreten kann, halte ich für ganz gut möglich. Auffällig ist ferner, daß in manchen Präparaten kleine blasige Auftreibungen vorhanden sind. Man sieht in solchen Zellen kleinere und größere Blasen, sowie blasig aufgetriebene Hyphenstücke in schwer zu analysierendem Verein. Ich glaube nicht, daß es sich in diesen Erscheinungen um Sporen oder Sporangien handelt, da sie ganz inhaltsarm sind. Hier und da begegnet man im Gewebe Zellen, die mit wesentlich dickeren Hyphen, die etwa die Dimensionen der Haupt-

stränge haben, locker durchzogen werden. Man kann nun gelegentlich mit aller Deutlichkeit einen Zusammenhang dieses typischen Myzels mit dem in körnigem Zerfall begriffenen Inhalt der Nachbarzelle konstatieren. Man kann dieses Verhalten wohl dadurch erklären, daß die Zelle (vor oder nach der Infektion) abgestorben ist, der Pilz mithin nicht der Auflösung anheimfiel. Der Fall ist insofern bemerkenswert, als auch aus ihm mit aller Deutlichkeit der Fadenpilzcharakter des Symbionten hervorgeht.

Was nun die Beschaffenheit der pilzbeherbergenden Zellen, der Mykoblasten, anlangt, so sei hierüber noch folgendes bemerkt. Der Zellkern ist in den jungen Mykoblasten kräftig gefärbt und wesentlich größer als in den nicht infizierten Zellen (vgl. Taf. VI, Fig. 3d). Er fällt ferner durch unregelmäßig gebuchtete oder gelappte Form auf. In älteren Mykoblasten, deren Bewohner schon vollkommen aufgelöst sind, wird der Zellkern ganz außerordentlich substanzarm, so daß man ihn nur bei genauester Beobachtung und oft nur an dem etwas stärker hervortretenden kleinen Nucleolus erkennt (Taf. VI, Fig. 3c). Bisweilen ist es aber auch ganz vergeblich, den Kern aufzufinden. Er scheint verschwunden zu sein. Inwieweit dies allgemein der Fall ist und gar die ganze Zelle abgestorben ist, läßt sich nur schwer entscheiden. Zum mindesten das letztere kommt mir wenig wahrscheinlich vor; denn auch in den älteren Teilen des Gewebes ist von einer Schrumpfung der Zellen oder einer Obliteration des Rindengewebes nichts zu bemerken. Auch zeigt eine Durchmusterung von Freihandschnitten, daß doch in recht vielen älteren Mykoblasten die Zellkerne vorhanden waren, wenn sie auch recht inhaltsarm erschienen. Auffällig ist noch das Verhalten der Mykoblastenzellwände. Sie sind deutlich dicker als die der gewöhnlichen Rindenzellen und bevorzugen im Gegensatz zu diesen, die gewöhnlich blau gefärbt sind, das Safranin. Die Membranen sind also irgendwie verändert. Eine Aufklärung brachte die mikrochemische Untersuchung. Bei Anwendung von Jod und Schwefelsäure bleiben die Mykoblastenzellwände hellbraun gefärbt, während die Wände der nicht infizierten Rindenparenchymzellen die bekannte blaue Färbung zeigen. Nur diese letzteren bestehen also aus reiner Zellulose, jene sind verändert. Worin die Veränderung besteht, zeigte sich, als die Schnitte mit Phlorogluzin und Salzsäure behandelt wurden. Jetzt färbten sich die Zellwände der Mykoblasten rot, die gewöhnlichen, zwischen ihnen zerstreut liegenden Parenchymzellen blieben dagegen ungefärbt. Die Rotfärbung war um so kräftiger, je weiter die Zellen vom Vegetationspunkt entfernt lagen, ganz junge, eben infizierte Zellen

zeigten keine oder nur sehr schwache Reaktion. Bemerkenswert ist, daß auch die oben erwähnten, in den Membranen steckenden Hyphenstückchen rot gefärbt sind. Es ergab sich also, daß die von den Pilzen besiedelten Zellen verholzte Membranen besitzen. Da das Rindenparenchym gewöhnlicher Wurzeln von Casuarina dieses merkwürdige Mosaik verholzter und nicht verholzter Zellen nicht aufweist (nur ganz ausnahmsweise zeigte sich an einzelnen Zellwänden ein ganz schwacher lokaler Anflug), müssen wir annehmen, daß die Verholzung der Mykoblastenzellwände eine spezifische Reaktion der Zellen auf die Infektion mit dem Pilz darstellt. Auch können wir uns jetzt ganz gut vorstellen, weshalb die Durchtrittsstücke der Hyphen der Auflösung entgehen. Die Infektionshyphe treibt vermutlich den Plasmaschlauch erst ein Stück weit vor sich her, bevor sie ihn durchbohrt. Diese Partie wird dann weiterhin mit Zellulose überzogen und mit Holzsubstanzen imprägniert, kann also der enzymatischen Wirkung der Zellsäfte nicht völlig erliegen.

Stärke findet sich nur ganz selten in Form kleiner Körner, sie spielt als Rersevestoff in den Rhizothamnien keine Rolle. Unerwartet war der negative Ausfall der Reaktion auf Eiweißstoffe, indem das Reagens Millon's nirgends eine Rotfärbung hervorrief. Möglicherweise muß man frisches Material verwenden. Von anderen Inhaltsbestandteilen erwähne ich noch Gerbsaftschläuche in der Nähe des Zentralzylinders und ganz vereinzelt im Rindengewebe verstreute Kristallzellen. Beide sind immer ohne Pilze.

Wie ein Blick auf die Fig. 1 der Taf. VI lehrt, ist hier die Zahl der Zellen, in denen deutlich erkennbare Myzelien enthalten sind, nur ganz auffallend klein. Diese Zellen sind in der Zeichnung an ihrem dunkler gehaltenen Inhalt zu erkennen. Die meisten befinden sich in der Kolonisationszone, die aber auch recht schmal ist. Der Pilz stirbt also bald, nachdem er sich in einem Mykoblasten ausgebreitet hat, ab. Nur die vordringenden Infektionshyphen setzen seine Existenz fort. Demgemäß enthält hier die überwiegende Mehrzahl der Zellen des Rindengewebes keine lebenden Pilze mehr, ja, wie wir sahen, nicht einmal deutlich erkennbare Reste von ihnen. Nur die in den Wänden steckenden Hyphenstückchen weisen noch auf die ehemalige Besiedelung hin. In der Zeichnung sind diese Zellen durch einen hellgrauen Farbton gekennzeichnet, der aber nicht als Maß für die Dichte des Inhaltes gelten soll. Wie man sieht, bleiben stets einzelne wenige Zellen oder Zellenzüge frei von Pilzen, die weiß gelassen wurden. Nun sieht man aber auch im älteren Rindengewebe hier und da noch einzelne eben

nfizierte Zellen. Die Reihenfolge der Besiedelung entspricht also nicht immer dem Alter der Zellen, die Pilzhyphen dringen nicht alle geschlossen in einer Richtung vor. Vielmehr zweigen sich Bahnen ab, die sich durch ursprünglich frei gebliebene Zellen nach verschiedenen Richtungen fortsetzen.

Besonders darauf hingewiesen muß schließlich noch werden, daß die Hyphen nie in das Gefäßbündel eindringen und vor allem keinerlei Verbindung nach außen herstellen, was nach dem dicken Peridermmantel auch kaum anders erwartet werden konnte.

Die Verbreitung von Rhizothamnien bei Casuarina equisetifolia ist, wie eingangs bemerkt wurde und wie das auch aus den erneuten Befunden von Kamerling hervorgeht, am natürlichen Standorte ganz allgemein. Auch an einem großen Baume in dem Garten des Herrn Dr. Jensen in Wedi (Vorstenlanden) waren sie reichlich und in schöner Ausbildung vertreten. Dagegen habe ich sie an Topfpflanzen verschiedenen Alters, die in den Gewächshäusern des Leipziger botanischen Gartens kultiviert werden, stets vermißt. Das betrifft sowohl C. equisetifolia wie andere Arten. Auch Proben von Wurzeln, die ich durch die Freundlichkeit des Herrn Dr. Snell aus Ägypten bekam, waren ohne Rhizothamnien; desgleichen sollen sie nach freundlicher Mitteilung von Herrn Dr. Gast an den Casuarinen der Villa nazionale zu Neapel fehlen. Um welche Arten es sich in den beiden letzten Fällen handelt, ist nicht festgestellt. Dagegen fand Janse Rhizothamnien bei verschiedenen im Berggarten von Tjibodas kultivierten Arten von Casuarina; jedenfalls besitzt C. muricata typische. Man kann wohl annehmen, daß der Besitz von Rhizothamnien den Arten der Gattung Casuarina ganz allgemein zukommt, wenigstens an den natürlichen Standorten. Daß sie anderwärts (so namentlich an C. equisetifolia der Gewächshäuser) fehlen, zeigt, daß der symbiontische Pilz keine kosmopolitische Verbreitung hat, es zeigt aber auch, daß die Rhizothamnien nur durch den Reiz des eingedrungenen Pilzes entstehen. Die Casuarinen würden sich also von Cycas und Ceratozamia unterscheiden, die nach Brunchorst[1]) auch algenfreie Rhizothamnien besitzen sollen. Wie der Pilz in die Wurzel hineingelangt, konnte ich an meinem Material nicht ermitteln. Ich untersuchte junge Wurzelspitzen, die dicht mit Wurzelhaaren besetzt sind, ohne Erfolg. Nur in einem Präparat sah ich an einzelnen Wurzelhaaren Knäuel eines sehr dünnfädigen Pilzes. Es gelang mir aber nicht,

1) Brunchorst, J., Über einige Wurzelanschwellungen, besonders diejenigen von Alnus und den Elaeagnaceen. Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen 1886—1888, Bd. II, pag. 154.

den Pilz innerhalb der Wurzelhaare oder im Rindengewebe wahrz nehmen. Er muß aber selbstverständlich von außen in die Wurzel d jungen Keimlings einwandern, da eine nur auf die Wurzel beschränk Symbiose niemals eine zyklische [1]) sein kann. Wann dies aber geschie und wo, ob es vielleicht besondere entgegenkommende Anpassungen b der Pflanze gibt, muß einstweilen unbekannt bleiben. Erwähnen w ich schließlich noch, daß es nicht gelang, junge Pflanzen von Casuari equisetifolia mit einer Aufschwemmung zerriebener Rhizothamnien d Erle zu infizieren[2]). Trotz größter Ähnlichkeit der entsprechende Organe ist also der Pilz nicht austauschbar, was freilich auch von vor herein wahrscheinlich war. Leider erzielte ich auch mit Material, d mir Herr Dr. Jensen aus Java sandte, keine Infektion, wie es m auch nicht gelang, aus ihm einen Pilz herauszuzüchten, der etwa a Symbiont in Frage kommen konnte. Die Rhizothamnien waren offenb auf der langen Reise abgestorben und der Pilz mit ihnen.

Vergleichen wir noch die Befunde Janses und Kamerling mit den meinigen! Das morphologische Bild, das Janse[3]) auf sein Taf. X in den Fig. 3—5 für C. muricata hat darstellen lassen, en spricht ziemlich gut demjenigen von Casuarina equisetifolia; nur d zahlreichen feinen Wurzeln, die aus dem in der Fig. 3 dargestellte Knöllchen heraustreten, habe ich an meinem Objekt nicht wahrgenomme Auch die Beschreibung auf pag. 88, sowie die morphologische Charal teristik stimmt mit der meinigen durchaus überein. Anatomisch dagege wird nur angegeben, daß das Rindengewebe eine große Zahl von Zelle enthalte, die mit einer „masse grumileuse“ erfüllt seien. Hier klaf also eine Lücke, indem genauere Angaben über den Symbionten fehle Wie er sich die krümligen Massen entstanden denkt, wird in eine Bemerkung auf pag. 159 angedeutet. Er weist nämlich hier auf di an vielen endophytischen Pilzen zu beobachtenden „Sporangiolen“ hi die aufplatzen und eine krümlige Masse entleeren sollen. In diese Zustande ähnelten die dicht mit Krümeln erfüllten Mykoblasten de bakteroidenführenden Zellen der Leguminosen. In einer Anmerkun macht er dann auf den körnigen Inhalt der Mykoblasten von C. muricat aufmerksam und bezeichnet ihn, allerdings mit einem Fragezeiche dahinter, als „Bakteroiden“. Außer den typischen Rhizothamnien bilde er ab und beschreibt er noch bei C. quadrivalvis auf seiner Taf. X

1) Miehe, H., Weitere Untersuchungen über die Bakteriensymbiose b Ardisia crispa II. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1917, Bd. LVIII, pag. 60.

2) Die geimpften Topfexemplare wurden 2 Jahre hindurch beobachtet.

3) l. c.

Fig. 1 und 2, eigenartige gestauchte Würzelchen von intermittierendem Wachstum, die ganz den Mykorrhizen von Podocarpus entsprechen sollen. Ähnliche kleine, aber weniger auffallende Wurzeln habe ich auch gesehen, einen Pilz habe ich jedoch nicht darin entdecken können. Kamerlings[1]) Angaben sind noch weniger eingehend als die Janses, sie beschränken sich nur auf wenige oberflächliche Feststellungen. Er bezeichnet die Wurzelnester als „typische wortelknolletjes", die handförmig verzweigt, oft aber aber auch mehr oder minder kugelförmig seien. Im „Bastgewebe" fielen Gruppen von Zellen mit dichtem körnigen Inhalt auf, der deutliche Eiweißreaktion gäbe. Gefärbte Ausstriche von frischem Knöllcheninhalt zeigten Körperchen, die mit den Bakteroiden der Leguminosen übereinstimmten, woran sich dann die Vermutung knüpft, daß auch C. equisetifolia Stickstoff sammle. Von Interesse ist, daß auch er nicht in allen „Bakteroidenzellen" einen Kern nachweisen konnte.

Wenn wir mit ganz wenigen Worten die Rhizothamnien von Casuarina mit anderen Mykorrhizenbildungen vergleichen, so stimmen sie morphologisch sehr gut mit denen von Alnus, Elaeagnus und Myrica überein. Namentlich die Ähnlichkeit mit den Wurzelnestern der Erle ist außerordentlich auffallend. Auch das anatomische und zytologische Bild ist im ganzen ähnlich, wenn wir Shibatas[2]) Beschreibung und Abbildungen vergleichen. Nur ist die Durchtrittstelle der Pilzhyphen anscheinend bei Alnus sehr viel weniger deutlich, auch der Auflösungsvorgang ist etwas anders, namentlich tritt die Bläschenbildung, auf die auch Peklo[3]) viel Gewicht legt, bei Casuarina nicht so frappant hervor. Desgleichen fehlen die strahlig angeordneten Keulen, die das endophytische Myzel bei Myrica nach Shibata[4]) so merkwürdig machen. Hier ist auch, abgesehen von der stengeren lokalen Beschränkung des Pilzgewebes, ein Unterschied zwischen Wirts- und Verdauungszellen (Shibata, pag. 669) vorhanden, der bei Casuarina fehlt. Vor allem aber vermissen wir bei Casuarina die Exkrementierung der Pilzreste innerhalb der Zelle, wie sie nach Magnus[5]) auch für die Orchi-

---

1) l. c. pag. 21.

2) Shibata, K., Zytologische Studien über die endotrophe Mykorrhiza. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1902, Bd. XXXVII, pag. 662.

3) Peklo, J., Die pflanzlichen Aktinomykosen. Zentralbl. f. Bakt. usw., II. Abt., 1910, pag. 10 ff.

4) l. c. pag. 669.

5) Magnus, W., Studien an der endotrophen Mykorrhiza von Neottia Nidus avis L. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1900, Bd. XXXV, pag. 32, 50.

deen so charakteristisch ist, vollständig. Auch bei Alnus bleibt ein deutlicher Klumpen zurück, der allerdings ganz desorganisiert ist. In diesem Punkte ergibt sich dagegen eine Ähnlichkeit mit Podocarpus, bei dem nach Shibata (pag. 646) genau die nämliche vollständige Resorption des Pilzes erfolgt, wie bei Casuarina. Hier findet aber ein Absterben des pilzhaltigen Gewebes statt, was für die Mykoblasten mit innerer Exkrementierung (Alnus, Myrica, Orchideen) nicht zutrifft, die sich völlig erholen. Bei Casuarina konnten wir ein deutliches Absterben des Rindengewebes nicht feststellen. Soweit mir bekannt, ist es bisher nur Peklo[1]) geglückt, den Symbionten, und zwar bei Alnus und Myrica, rein zu kultivieren; allerdings wird ein auf Impfung beruhender Identitätsbeweis nur für Alnus und auch hier nicht völlig befriedigend geführt. Ich halte es aber für wahrscheinlich, daß er die echten Pilze in Händen gehabt hat. Es sollen nach diesem Autor Strahlenpilze (Actinomyzeten) sein, die nach Shibata auch die Wurzeln von Myrica bewohnen sollen. Ein Urteil über die systematische Stellung des Tjemara-Symbionten vermag ich auf Grund der Präparate allein noch nicht abzugeben. Er könnte aber nach der Feinheit seiner Hyphen ganz gut in die Verwandtschaft der Actinomyzeten gehören, die allerdings, was oft übersehen wird, auch noch durch andere Eigenschaften charakterisiert sind.

Da es leider die Umstände verhinderten, die Untersuchung nach der physiologischen Seite hin zu ergänzen, würde es überflüssig sein, das interessante, oft diskutierte und immer wieder zum Nachdenken reizende Mykorrhizenproblem an diesem neuen Beispiele typischer Pilzsymbiose eingehender zu erörtern. Immerhin möge der Versuch erlaubt sein, wenigstens eine ganz allgemeine Aufklärung des schwierigen Geländes vorzunehmen, wenn dabei auch vielfach Bekanntes und oft Besprochenes wiederholt und anderes nur andeutungsweise berührt werden kann. Dabei wollen wir als allgemein ausgemacht annehmen, daß die Symbiose weder eine Krankheit noch einen Kommensalismus darstellt, sondern eine ernährungsphysiologische Bedeutung für die Pflanze hat. Das braucht wohl kaum noch von neuem begründet zu werden.

Der Pilz hat keinerlei Verbindung mit dem umgebenden Boden. Er muß sich also von Stoffen ernähren, die er innerhalb der von ihm bewohnten Zellen des Wirtes vorfindet. Dies können einmal Stoffe sein, die durch die eigene auf- resp. abbauende Stoffwechseltätigkeit der Wirtspflanze in der Zelle selbst gebildet oder in sie von anderen

1) l. c. pag. 33 ff.

Bildungsorten aus hineingeleitet wurden, oder Stoffe, welche die Pflanze durch ihr Bodenabsorptionssystem von außen aufnahm und unverändert durch die Leitbahnen dem Mykoblastengewebe zuführte. Zu der ersten Art von Stoffen gehören alle, die das lebende Plasma zusammensetzen und die sich innerhalb der Zellen vorfinden können. Unter ihnen kommt aber wahrscheinlich das Körpereiweiß des Wirtes nicht in Frage, da ja der Protoplast nicht vom eindringenden Pilze getötet wird. Dagegen kommen in Betracht die Kohlehydrate (unter ihnen aber Stärke bei Casuarina nicht), ferner organische Säuren, die ja meist von Pilzen gut ausgenutzt werden, vielleicht auch Fette, Amidoverbindungen, wie das häufige Asparagin, sowie Albumine, Proteine usw. Die zweite Kategorie von Stoffen, die als Nährsubstrat für den Pilz dienen könnten, wäre einmal das selbstverständlich durch den Wasserstrom zugeführte Wasser samt seinen gegebenenfalls darin ursprünglich enthaltenen anorganischen Salzen und ferner die auf demselben Wege geleiteten löslichen Produkte der mikrobiologischen Zersetzungsvorgänge im Boden, die unter dem Sammelnamen „Humussubstanzen" begriffen und fast in allen Böden in größerer oder geringerer Menge angetroffen werden. Sie enthalten die Elemente, welche die tierischen und pflanzlichen Abfallstoffe zusammensetzen, wenn auch in einfacherer Bindung. Neuerdings haben wir auch, namentlich durch die Untersuchungen von Schreiner[1]) und seinem Mitarbeiter Shorey, einen genaueren Einblick in die Bestandteile jenes bunten Stoffgemisches erhalten, das man mit dem Sammelnamen „Humussubstanzen" bezeichnete. Von den zahlreichen wohldefinierten Verbindungen, die die Autoren aus verschiedenen Böden isolierten, interessieren hier die aus C und H und aus C, H und O bestehenden organischen Körper weniger, um so mehr aber die übrigen. Sie fanden an stickstoffhaltigen Verbindungen die Hexonbasen Arginin, Histidin und Lysin, die Purinbasen Xanthin, Hypoxanthin und Adenin, sowie das Zytisin, das Cholin und das Trimethylamin, ferner eine organische Schwefelverbindung (Trithiobenzaldehyd) und eine Nukleinsäure unbekannter Zusammensetzung, also auch eine organische Phosphorverbindung. Da nach Dumont[2]) organische Bestandteile des Bodens durch tierische Blase oder Pergamentpapier dialysieren, so ist es wahrscheinlich, daß manche der den Humus zusammensetzenden Stoffe von

1) Schreiner, O. und Shorey, E. C., Chemical nature of soil organic matter. U. S. Department of Agriculture, Bureau of soils. Bull. 1910, Nr. 74; Shorey, E. C., Some organic soil constituents. Ebenda. Bull. 1913, Nr. 88.

2) Compt. rend. Paris Acad. 1897, Nr. 124, pag. 1051; zitiert nach E. Ramann, Bodenkunde. Berlin 1911, pag. 162.

der Pflanze aufgenommen werden können. Für etliche der oben erwähnten Stickstoffverbindungen, sowie andere ähnliche Abbauprodukte von Eiweißstoffen, glauben Schreiner und Skinner[1]) sogar aus Ernährungsversuchen schließen zu können, daß sie in den pflanzlichen Stoffwechsel gelangen und zum Teil als N-haltige Nährstoffe verwandt werden können. Jedenfalls würden sie für den symbiontischen Pilz als Nahrung dienen können. Als eine Quelle besonderer Art würde schließlich noch der durch das Interzellularsystem eindringende atmosphärische Stickstoff in Frage kommen können. Wir möchten aber, um den Gedankengang nicht zu komplizieren, vorläufig diesen speziellen Punkt absondern.

Aus allen diesen Stoffen könnte der Pilz seine Körpersubstanz aufbauen; welche er im einzelnen benutzt, ist bisher nicht ermittelt. Wir müssen aber, wenn wir überhaupt eine Bedeutung für die Pflanze annehmen, ausschließen, daß sich der Pilz allein von den Stoffen ernährt, die die Pflanze produziert. Nun verfällt die Substanz des Pilzes der Auflösung; was mithin der Pilz aufbaute, geht in Form von löslichen Abbauprodukten in die Säfte der Pflanze ein. Ausscheiden tut sie ja nichts[2]). Dabei braucht man zunächst nicht einmal anzunehmen, daß das Absterben und die Auflösung durch eine spezifische, zweckmäßige Reaktion der lebenden Mykoblasten vermittelt werde. In jedem Pilzmyzel sterben die rückwärtigen Teile dauernd ab, und daß die Pflanzenzelle allgemein über proteolytische Enzyme verfügt, ist bekannt. Die enzymatische Kraft scheint aber nach den interessanten Versuchen Shibata's[3]) erheblich gesteigert zu sein; denn der Saft der Rhizothamnien von Alnus z. B. löst im Gegensatz zu dem der gewöhnlichen Erlenwurzeln Albumin énergisch auf. Auch darf auf die rasche und ungewöhnlich intensive Auflösung hingewiesen werden, der bei unserer Casuarina das Pilzmyzel mit Stumpf und Stiel verfällt. Das die aufgelöste Pilzsubstanz auch im aufbauenden Stoffwechsel der Pflanze verwandt wird,

---

1) Schreiner, O. und Skinner, J. J., Nitrogenous soil constituents and their bearing on soil fertility. U. S. Department of Agriculture, Bureau of soils. Bull. 1912, Nr. 87. Da die Wasserkulturen nicht steril waren, muß freilich die ganze Frage der Aufnahme und Bearbeitung als noch nicht einwandfrei entschieden gelten. Doch geben Hutchinson und Müller (Zentralbl. f. Bakt. 1911, II. Abt., Bd. XXX, pag. 513) an, daß für steril gehaltene Erbsen Azetamid, Harnstoff, Alloxan u. a. gute N-Quellen seien.

2) Nur z. B. bei den Orchideen würde eine innere Exkrementierung in Betracht kommen und z. B. bei Podocarpus eine eventuelle Abstoßung nutzloser Reste bei dem normal eintretenden Absterben des Pilzgewebes.

3) l. c. pag. 670.

kann man wohl als sehr wahrscheinlich annehmen. Das scheint nun allerdings auf den ersten Blick ein merkwürdiger Umweg zu sein. Weshalb richtet die Pflanze ihr Vermögen, organische Stoffe zu verarbeiten, nicht direkt auf die gegebenenfalls aufnehmbaren organischen Substanzen des Bodens? Der Widersinn löst sich aber durch die Überlegung, daß in diesem Falle die Pflanze auf die Spaltprodukte fremder Zersetzungstätigkeit angewiesen ist, im Gegensatz zu der legitimen Aufschließung eines nativen organischen Ausgangsproduktes beim Verdauungsvorgang im Mykoblasten. Die fleischfressenden Pflanzen können sich diesen Umweg ersparen, sie erfassen und lösen die organische Masse direkt und zwar schon an ihrer Oberfläche. Im Versuch können wahrscheinlich auch andere weniger spezifisch angepaßte Pflanzen organische Stoffe aufnehmen (der Keimling entzieht sie ja auch dem Endosperm), aber solche direkt assimilierbaren Stoffe werden beim natürlichen Zersetzungsvorgang im Boden vielleicht nur in geringer Menge zur Verfügung stehen. Es würde ganz lehrreich sein, wenn wir Stoffe kennen lernen würden, die gar nicht oder schlecht von einer grünen Pflanze, gut dagegen von einem Pilz verbraucht werden können. Hier könnte man übrigens schon an Ammonverbindungen erinnern, auf die bereits Pfeffer[1]) bei Erörterung des Mykorrhizenproblems aufmerksam macht.

Wenn nun die Substanz des Pilzes aufgelöst und als Nahrung verwandt wird, so würde der Kohlenstoff nur für die chlorophyllfreien Mykorrhizenpflanzen ein wertvoller Erwerb sein. Die grüne Pflanze braucht ihm nicht nachzujagen. Vielmehr sind es für sie nur die Elemente Stickstoff, Phosphor, Kalium, Schwefel usw., oder einzelne von ihnen, die nunmehr bei Verarbeitung des organischen Stoffes als wertvollster Gewinn auftreten, Elemente also, die gewöhnlich in anorganischer Bindung in der Form der Nährsalze aus dem Boden aufgenommen werden müssen. Darin würden wir den Sinn und eigentlichen Vorteil der Mykorrhizenbildung grüner Pflanzen erblicken. Und dieser Vorteil ist sehr groß! Wie sehr hängen Gedeihen und Verbreitung der Pflanzen von der Gewinnung und dem Nachschub der Nährsalze des Bodens ab! Wie spärlich sind manche von ihnen verteilt, im Gegensatz zu Licht, Kohlensäure und auch zum Wasser, wie schwierig, ja umständlich werden sie oft ersetzt! Da ist jeder neue Weg, sich die wichtigen Elemente zu sichern, von höchster Bedeutung, wir müßten geradezu besondere Anpassungen an diese besondere Situation fordern, wenn auch

1) W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Leipzig 1897, Bd. I, pag. 359.

noch keine Anhaltspunkte vorlägen. Eine solche direkte Ausnutzung von Humus ist direkt wertvoll, wenn das Substrat einen Mangel an anorganischen Nährsalzen oder solchen bestimmter Art zeigt, nicht minder bedeutungsvoll aber auch, wenn solche zwar erreichbar sind, aber die Möglichkeit eröffnet wird, das Quantum der Bodennahrung noch erheblich zu steigern. So werden die mykotrophen Pflanzen, deren Wurzelsystem nicht gänzlich im Sinne dieser Anpassung umgestaltet wurde, also gerade z. B. unsere Pflanzen mit Rhizothamnien, in nährsalzreichem Substrat auch ganz ohne ihre Pilzwurzeln gut gedeihen und tun es ja auch, wie die Gewächshausexemplare von Casuarina zeigen und wie dies auch bei der Erle beobachtet wurde. Überhaupt braucht nicht weiter ausgeführt zu werden, daß wir Übergänge von obligater zu fakultativer und von totaler zu partieller Mykotrophie aufstellen können.

Durch Einschalten eines heterotrophen Gastes in den eigenen Stoffwechselmechanismus würde sich also die Pflanze ganz oder wenigstens teilweise von einer Abhängigkeit befreien, in welcher sie sich gegenüber den Mineralisierungsvorgängen im Boden befindet; die Mykotrophie ist eine mehr oder weniger ausgestaltete Modifikation des Nährsalzerwerbes. So stoßen wir, wenn auch auf einem anderen Wege, auf ein Moment, das zuerst Stahl[1]) in einer an Gedanken wie an Beobachtungen reichen Abhandlung in die Diskussion über das Mykorrhizenproblem hineingetragen hat. Im Kampfe um die Nährsalze des Bodens, sagt er, haben sich gewisse Pflanzen der Pilze als Dienstleute versichert. Nun nimmt er allerdings diese Nährsalze als gegeben an, ohne auch dem Falle nachzugehen, wo alle oder einzelne fehlen, bzw. sehr knapp sind, und erörtert nur, wie sich die Pflanzen auf humösen Standorten ihrer im Wettbewerb mit den zahllosen, den Humus durchwuchernden Pilzen bemächtigen können. Dabei stellt er sich offenbar vor, daß die Pilze die Salze an die Pflanze abgeben. Denn er hat bei seinen Erörterungen in erster Linie die ektotrophe Myhorrhiza im Auge. Auf sie, mit ihrer direkten Verbindung mit dem Boden, ist überhaupt seine Vorstellung zugeschnitten, für die extrem endotrophe Mykorrhiza, wie sie uns gerade als Ausgangspunkt diente, ist dagegen seine Hypothese nicht direkt anwendbar. Wohl aber können die oben angedeuteten Zusammenhänge für beide Arten der Pilzsymbiose gültig sein, man könnte die endotrophe Mykorrhiza als die höhere Entwicklungsstufe der ektotrophen auffassen, wie ja auch beide Formen durch Zwischenglieder

1) E. Stahl, Der Sinn der Mykorhizenbildung. Eine vergleichend biologische Studie. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1900, Bd. XXXIV, pag. 539.

miteinander verbunden sind. Allerdings müssen wir, wenn wir die ektotrophe Mykorrhiza ganz in unseren Gedankengang eingliedern, die notwendige Annahme machen, daß der Pilz Stoffe an die Pflanze abgibt, und zwar in einer geeigneteren Form, als sie die ihr direkt zugänglichen besitzen. Denn ein Eindringen der Pilzhyphen in die Wirtszellen ist nur vereinzelt beobachtet und über eine interzellulare Verdauung wissen wir schon gar nichts. In welcher Weise also die osmotische Ausbeutung der symbiontischen Pilze erfolgt, ist hier noch ein Problem, wie sie auch in der Stahl'schen Hypothese noch im Unklaren geblieben ist. Die merkwürdigen Beziehungen zwischen gewissen physiologischen Eigenschaften und der Mykotrophie, die Stahl aufdeckte und die im wesentlichen auf eine geringere Wasserdurchströmung der Mykotrophen hindeuten, würden auch von unserem Standpunkte aus als die Folge der Verschiebung erscheinen, die die Aufnahme der Bodennahrung erfahren hat. Über die Transpiration der Strandtjemara ist mir nichts bekannt, der xerophile Habitus kann trügerisch sein. Dagegen gilt der Baum als sehr schnellwüchsig.

Die Hebung des im Bodenhumus eingeschlossenen Schatzes wertvoller Elemente unter Umgehung seiner völligen Mineralisierung, ist noch in einer anderen Hinsicht ausgezeichnet, nämlich in Hinsicht auf das Tempo der Abbauvorgänge im Erdboden. Es ergibt sich aus unseren Auseinandersetzungen von selber, daß irgendwelche gegebenen organischen Abfallprodukte rascher in die durch die grünen Pflanzen hindurchgehende Phase des Stoffkreislaufes eintreten, wenn sie vom System Pflanze-Pilz schon vor ihrem vollständigen Abbau ergriffen werden. Inwieweit dies nun auf altem humösem Substrat also z. B. in einem Walde von Vorteil ist, läßt sich schwer übersehen, da das schwierige geschichtliche Moment hinzutritt. Man darf aber in diesem Zusammenhange auf Beobachtungen hinweisen, die jüngst Hesselmann[1]) über die Nitrifikationsvorgänge in verschiedenen natürlichen Böden angestellt hat. Er fand, daß in Fichtenwäldern mit starker Moosdecke sowie in Kiefernheiden, deren Bodendecke aus Flechten und Heidekräutern besteht, keine Nitrifikation stattfindet und dementsprechend so gut wie kein Salpeter auftritt, selbst nicht in Lagerproben. Es gibt also nach diesen Befunden Stellen auf der Erde, wo infolge bestimmter

1) Hesselmann, H., Studier över Salpeterbildningen i naturliga Jordmaner usw. (Studien über die Nitratbildung in natürlichen Böden usw.). Meddelanden fran Statens Skogsförsöksanstalt 1917, Heft 13—14, pag. 353 ff., sowie Studier över Norrländska Tallhedarnas Föryngringsvillkor II. (Studien über die Verjüngungsbedingungen der Norrländischen Kiefernheiden. Ebenda, pag. 1242 ff.

eigenartiger Bedingungen die Mineralisierung nicht nach dem glatten Schema verläuft, das wir uns nach den Verhältnissen kultivierter Böden gebildet haben. Daß hier die Mykotrophie eine bedeutsame Rolle spielen kann, braucht kaum betont zu werden. Etwas klarere Gestalt gewinnt die Frage, wenn wir sie auf die Verhältnisse übertragen, die bei der Kolonisation jungen Bodens obwalten. Die Pflanze, welche imstande ist, organische Abfallstoffe rascher in ihren Stoffwechsel einzuführen, hat einen bedeutenden Vorsprung und ist als Kolonist besonders geeignet. Allerdings müssen wir die Gegenwart gewisser Mengen von Abfallstoffen voraussetzen. Wir können hier an N-sammelnde Organismen und symbiontische Systeme denken (die wir aber der Einfachheit wegen auch hier nicht näher berücksichtigen), aber auch an andere im Bereich der Möglichkeit liegende Quellen bzw. Transporte. Ist aber erst ein gewisser Anfang gemacht, so würde schon die rasche Ausnutzung der eigenen Reste einen bedeutenden kolonisatorischen Vorteil bedeuten. Hier könnten wir sogar den Versuch wagen, wieder an Casuarina anzuknüpfen. C. equisetifolia ist nämlich ein Bewohner des Meeresstrandes, also eines jungen Bodens, der wohl sicher nicht arm an organischen Abfallstoffen, wie z. B. den Resten von Meertieren, besonders der Korallenpolypen, ist. Auch das Vorkommen anderer Casuarinen ist pflanzengeographisch bemerkenswert. So gedeiht eine Casuarina-Art ausgezeichnet im Wüstensande längs des Suezkanals, und jedem der durch die großen Wälder der Bergtjemaren (C. montana) im vulkanischen Gebiet des Tenger auf Java gewandert ist und das merkwürdige Bild eines in den Tropen so seltenen reinen Bestandes hat auf sich wirken lassen, wird zu der Vorstellung eines Pionierwaldes geführt. Auch darf hier vielleicht noch einmal an die schon früher erörterte[1]) Vegetation anderer Vulkane erinnert werden, auf denen mykotrophe (und bakteriotrophe) Pflanzen eine außerordentlich auffallende Rolle spielen, sowie an den gleichfalls dort diskutierten Zusammenhang zwischen Epiphytismus und Mykotrophie[2]).

Auch der Stickstoff kann natürlich wie andere Elemente auf dem Wege über den Pilzstoffwechsel der Pflanze einverleibt werden. Zu den dergestalt ausnutzbaren Stickstoffquellen des Humus kann aber hier noch eine besondere Quelle hinzukommen, nämlich der atmosphärische Stickstoff, dessen direkte Ausnutzung, wie es scheint, nur innerhalb des Pilz- und Bakterienreiches vorkommt. In diesem Falle würde die

1) Javanische Studien, pag. 380, Anm. 5.
2) Ebenda, pag. 379, 380.

Mykotrophie noch eine spezielle Bedeutung erlangen, die ökologisch auf N-armem oder -freiem Boden entscheidend, aber auch anderswo groß genug sein würde. Da Alnus[1]), Elaeagnus[2]), Podocarpus[3]) in stickstoffreiem Substrat bei Ausbildung der Rhizothamnien gut gedeihen und der Pilz der Erikazeen N zu binden vermag[4]), wird vielleicht für diese Pflanzen die N-werbungskomponente des Mykorrhizenproblems in den Vordergrund treten, ohne damit die alleinige Bedeutung beanspruchen zu dürfen. Freilich dürften für die ersterwähnten Fälle noch genauere und ausführlichere Untersuchungen nicht überflüssig sein.

Wie man sieht, nähern wir uns in unseren obigen Betrachtungen wiederum etwas der Auffassung, die seinerzeit der Begründer unserer Kenntnisse von der Mykorrhiza, B. Frank, entwickelt hat[5]). Weitere Fortschritte würden wir von exakten Ernährungsversuchen erwarten können, die die Ausnutzbarkeit von Humusstoffen oder, allgemeiner gesagt, von organischen Substanzen durch mykotrophe Pflanzen zum Gegenstand haben. Solche würden freilich auf große methodische Schwierigkeiten stoßen.

---

1) Hiltner, L., Über die Bedeutung der Wurzelknöllchen von Alnus glutinosa für die Stickstoffsammlung dieser Pflanze. Landwirtsch. Versuchsstation. 1896, Bd. XLVI, pag. 153.

2) Hiltner und Nobbe, Über das Stickstoffsammlungsvermögen der Erlen und Elaeagnaceen. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft 1904, Bd. II, pag. 366.

3) Dies., Die endotrophe Mykorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung. Landwirtsch. Versuchsstation. 1899, Bd. LI, pag. 241.

4) Ternetz, Ch., Über die Assimilation des atmosphärischen Stickstoffs. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1907, Bd. XLIV, pag. 353.

5) Frank, B., Lehrbuch der Botanik. Leipzig 1892, Bd. I, pag. 263.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: 111-112

Autor(en)/Author(s): Miehe Hugo

Artikel/Article: Anatomische Untersuchung der Pilzsymbiose bei Casuarina equisetifolia nebst einigen Bemerkungen über das Mykorhizenproblem 431-449