

die Instinkte. Auch das bleibt höchst fraglich, wie so manches andere, das sich der Erwähnung in einem Referate entzieht. Bohns Zerstörungsmethode wird hier zum Axiom und führt auf falsche Bahnen. Seine Revolutionstheorie ist schliesslich nichts anderes als eine jener Hypothesen, die er sonst mit ätzendem Spott überschüttet. Die 2. psychische Revolution ermöglicht neue „Kombinationen“, die Autor für einen günstigen Boden zur Entstehung der Intelligenz hält, bis endlich eine andere, die menschliche Intelligenz auftaucht, der Geist und der aus der Vernunft entspringende Wille. Das bedarf zu seiner Klärung doch mehr als 3 Druckseiten.

Als Zur Strassen vor wenigen Jahren in einem Vortrage der Naturforscherversammlung seine physico-chemische Erklärungsweise psychischer Reaktionen bei den niederen Tieren auseinandersetzte, sollen seine Zuhörer gebannt gewesen sein von der Klarheit und Beweiskraft seiner Argumente. Als er aber mit der mechanistischen Methode auch in die höchst differenzierten psychischen Phänomene einzudringen versuchte, schlug die Begeisterung in abweisende Kälte um. Ähnliches haben wir bei der Lektüre des Bohnschen Buches empfunden; nur hielt die Begeisterung weniger lange an. Dexler.

Das Mykorrhizaprobem.

Von Dr. E. Strecker (Brünn).

Als de Bary in einem auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte zu Kassel gehaltenen Vortrage (1878) zum erstenmal die Aufmerksamkeit auf das Zusammenleben von Pflanzen mit Pflanzen hinlenkte und dieses mit dem Namen Symbiose belegte, konnte er ausser der Vergesellschaftung von Pilzen und Algen in den Flechten nur das Vorkommen von Nostocarten in bestimmten, dazu eingerichteten Höhlräumen von Land- und Wasserpflanzen als Beispiel dafür anführen. Seitdem ist als ein interessantes Beispiel in dieser Richtung das Zusammenleben von Pilzen mit höheren Pflanzen bekannt geworden. Schon seit sehr langer Zeit wussten die Trüffelzüchter allenthalben, dass der Trüffelpilz in einem gewissen geheimnisvollen Zusammenhange mit lebenden Baumwurzeln steht: an baumlosen Stellen kann man keine Trüffel züchten. Es dauerte lange, bis sich botanische Forscher für diese Frage interessierten, aber dann wurde der Zusammenhang auch plötzlich klar. Die Botaniker Rees und Frank stellten fest, dass die von der Trüffel ausgehenden, sich weithin im Boden verzweigenden Pilzfäden

sich auf das innigste mit den feinsten Wurzelverzweigungen der in der Nähe befindlichen Kiefern verspinnen und es lag nahe, anzunehmen, dass der Pilz den Baumwurzeln Nahrungsstoffe entziehe. Frank untersuchte daraufhin auch die Wurzeln anderer Waldbäume und überzeugte sich, dass die Wurzeln von Buchen, Eichen, Birken, Fichten, Tannen und vieler anderer Waldbäume ganz allgemein mit Pilzfäden überzogen sind; er gab dieser engen Verbindung von Pilz und Würzelchen, die fest miteinander verwachsen sind und gemeinschaftlich weiter wachsen, den Namen Pilzwurzel, Mykorrhiza. Schon in den ersten Lebensjahren des Baumes gelangen die betreffenden Pilzmyzelien auf seine Wurzeln und während des ganzen Lebens, so weit auch sein Wurzelsystem sich vergrössern mag, befindet er sich mit allen seinen Saugwurzeln in dieser Symbiose. Auf Grund weiterer Untersuchungen unterschied Frank die Mykorrhiza in zwei Kategorien, je nachdem der ernährende Pilz auf der Oberfläche oder im Innern der Zellen der peripherischen Wurzelgewebe seinen Sitz hat; jene nannte er ektotrophe, diese endotrophe Mykorrhiza.

Bei der ektotrophen Mykorrhiza zieht sich ein aus innig verflochtenen Hyphen bestehender Pilzmantel lückenlos über die Wurzel und auch über den Vegetationspunkt hin. Die Pilzfäden bilden in ein- oder mehrfacher Lage ein Pseudoparenchym, welches mit den ziemlich grossen Wurzelepidermiszellen organisch fest vereinigt ist, indem es nicht bloss auf ihren Aussenwänden aufgewachsen ist, sondern auch zwischen die Seitenwände in dünner Lage vordringend, diese Zellen umklammert. Da sich der Pilzmantel auch über den Vegetationspunkt der Wurzel erstreckt, muss er mit letzterer im Längenwachstum gleichen Schritt halten. Die Mykorrhiza ist auch gestaltlich von der unverpilzten Wurzel unterschieden. Die Saugwurzeln von Cupuliferen und anderen Laubhölzern sind, wenn sie pilzfrei kultiviert werden, bei verhältnismässiger Dünne ziemlich lang, ihre Seitenwurzeln entspringen monopodial in ziemlich weiten Abständen; demgegenüber zeigt die Mykorrhiza ein sehr verlangsamtes Längenwachstum, nimmt aber meist eine grössere Stärke an, so dass sie einen kurzen, relativ dicken Körper bildet, der infolge grösserer Neigung zur Verzweigung ein mehr oder minder korallenartiges Aussehen gewinnt. Seltener besitzt die Mykorrhiza Fuchsschwanzform (bei *Pinus pinaster* vom Kap) oder ist langästig mit wurzelhaarähnlichen Seitenbildungen. Die auffallendste Eigentümlichkeit ist aber die geringe Ausbildung oder das Fehlen der Wurzelhaare, die sich sonst als die hauptsächlichsten Aufnahmeorgane der Nahrung an den Wurzeln der Landpflanzen finden.

Endotrophe Mykorrhizen zeigen heide- und moorbewohnende Kleinsträucher, wie die Heidekräuter (Ericaceen) und Krähenbeergewächse (Empetraceen). Die sehr langen, haardünnen Wurzeln sind fast konstant als Mykorrhizen ausgebildet; aber die Pilzfäden nisten hier in den relativ weiten Epidermiszellen, deren Lumen meist ganz erfüllend, als eine knäuelartige Masse, von welcher jedoch auch Fäden durch die Wände der Epidermiszelle nach außen in das Substrat sich erstrecken. Eine andere Form endotrophischer Mykorrhizen zeigt die Eigentümlichkeit, dass die Myzelfäden des Pilzes bis in die primäre Rinde vordringen. Diese Mykorrhizenform war schon seit längerer Zeit bekannt für die Orchideen,¹⁾ — schon Schleiden gibt sie für die Nestwurz (*Neottia*) an — wo die Wurzeln, bei den wurzellosen Formen (Korallenwurz) die Rhizome, in dieser Weise verpilzt sind. Wurzelhaare fehlen den Ericaceen und Empetraceen vollständig, bei den Orchideen sind sie öfters reichlich entwickelt.²⁾

Der Pilz dringt immer direkt von aussen in oder an die Wurzel. Doch kann es vorkommen, dass eine Pflanze den wurzelbewohnenden Pilz sozusagen erblich übernimmt, aber nur gelegentlich vegetativer Vermehrung, z. B. bei der Vermehrung durch Brutsprosse bei *Psilotum triquetrum* Sw. Der Pilz dringt in solche Gewebe, die physiologisch nicht hervorragend aktiv tätig sind und Kohlehydrate enthalten. Er pflegt sich in dem mit Stärke gefüllten Parenchym auszubreiten, verschmäht aber Zellen, die z. B. Raphiden enthalten. Die Richtung und das Vordringen des Pilzfadens wird wahrscheinlich durch den von den Nährstoffen ausgehenden chemischen Reiz bedingt, wie auch Bernard und Burgeff für die Orchideen betonen. Die Art des Eindringens des Pilzes und seine Ausbreitung sei nach Burgeff an der Orchidee *Laelio-Cattleya* geschildert. Die normale Infektion des Samens kann erfolgen, wenn die Quellungserscheinungen beendet sind und aus dem als Reservestoff vorhandenen Öl etwas Stärke gebildet ist; diese Umwandlung pflegt immer der Infektion voranzugehen. Die Eintrittsstelle des Pilzes findet sich an den unteren, toten Zellen des Suspensors; der Pilz wird wahrscheinlich chemotropisch angelockt. In den über dem Suspensor gelegenen Zellen ist eine Anhäufung von im Plasma feinverteilten Eiweißstoffen zu bemerken: Burgeff bezeichnet diese Zellen als „Einlasszellen“. Vom Suspensor durch die Einlasszellen

¹⁾ Literatur bei Wahrlich: Zur Kenntnis der Orchideenwurzelpilze, Botan. Zeitg., 1886.

²⁾ Eine genaue Darstellung der verschiedenen Formen endotropher Mykorrhiza bei Gallaud, über die Mykorrhiza der Orchideen bei Burgeff.

wachsend, gelangt der Pilz in die grossen inneren Zellen des Embryos, wo er sich alsbald ausbreitet. In den Einlasszellen ist die Stärke und das Eiweiss verschwunden: der Pilz hat augenscheinlich die ihm hier gebotenen Stoffe aufgenommen. Die Überernährung mit Kohlehydraten bedingt als Anomalie die Bildung weitläufiger Knäuel von Hyphen, die nach Burgeff den verdauenden Enzymen des gewaltig angewachsenen Zellkerns leicht unterliegen. Der Keimling differenziert sich unterdessen weiter. Auch die wasserabsorbierenden Haare werden infiziert und es erreicht im vierten Monat die Ausdehnung der Verpilzung ihren Höhepunkt. Mit der nun eintretenden Anlage der ersten Wurzel wird der Pilz in der Pflanze gänzlich resorbiert. Erst in den Durchlasszellen der jungen Wurzel werden die Stellen geschaffen, die dem Pilze eine neue Infektion gestatten und ihm den Zugang zu den inneren Geweben der Wurzel erlauben. Die Durchlasszellen der Wurzel sind wieder genau so organisiert wie die Einlasszellen des Embryo. Mit der Verpilzung der Wurzel ist die junge Pflanze wenigstens in Beziehung auf ihre Mykorrhiza erwachsen.

Bei der ekto- und endotrophen Mykorrhiza treten die Pilze mit der ganzen Wurzel in Symbiose; morphologisch davon unterschieden, aber doch nur einen Spezialfall der endotrophen Mykorrhiza darstellend, sind die Mykodomatien (Pilzwohnungen), wo die Pilze in besonderen von ihnen verursachten Gallen oder Kammern auftreten. Wir finden sie an den Wurzeln der Erlen (*Alnus*), Ölweidengewächse (*Elaeagnaceen*), bei verschiedenen Arten der Conifere *Podocarpus* und den Gagelgewächsen (*Myricaceen*). Diese Gebilde weichen in der Gestalt von den gewöhnlichen Wurzeln dieser Pflanzen wesentlich ab, indem sie korallenähnliche, kurze, dicke und vielfach verzweigte Ästchen darstellen. Sie wachsen an ihrer Spitze mit einem Vegetationspunkt und sind oft zu faustgrossen, knollenartigen Komplexen vereinigt. Die Wurzelanschwellungen der Erlen wurden von Woronin (1866), die der *Elaeagnaceen* von Warming aufgefunden und untersucht. Die den zentralen Gefässbündelstrang umgebende Rinde enthält teils kleinere, stärkehaltige, pilzfreie, teils relativ weite Parenchymzellen mit eigentümlichem Inhalt, den zuerst Woronin als einen Pilz deutete; wie Brunhorst und Moeller gezeigt haben, handelt es sich um einen äusserst feinen Fadenpilz, dem jener den Namen *Frankia* gegeben hat.

Die Unsicherheit in der systematischen Stellung des Pilzes veranlasste Zach, die Wurzelknöllchen von *Elaeagnus incana* unter stetem Vergleich mit *Alnus glutinosa* zu unter-

suchen. Der Pilz erwies sich in beiden Fällen als identisch und als echter Hyphomyzet.

* * *

Über die Verbreitung der Mykorrhiza liegen seit langer Zeit Beobachtungen vor; dies gilt besonders von den in den Wurzeln und Rhizomen der Orchideen sehr verbreiteten Pilzmyzelien. Th. Hartig lieferte eine schöne Darstellung der Mykorrhiza von *Pinus silvestris* in seiner vollständigen Naturgeschichte (1840—51). In Dänemark veröffentlichte P. E. Müller 1878 Untersuchungen über die Saugwurzeln der Buchen, die er von Pilzmyzelien umspinnen und durchsetzt fand. Rees (1880) beschrieb die Verpilzung der Kieferwurzeln an Orten, wo *Elaphomyces* vorkommt, genauer. Gibelli (1883) konstatierte die Wurzelverpilzung der Edelkastanie in Italien, Kamienski (1881) machte auf das Zusammenleben von Pilzen mit der Wurzel des chlorophyllfreien Fichtenspargels aufmerksam. Es waren aber immer nur vereinzelte Beobachtungen. Auch nach den Untersuchungen Franks (1885) hätte man noch annehmen können, dass die Wurzelverpilzung für gewisse Gruppen charakteristisch sei. Erst Schlicht (1889) zeigte, dass nicht nur bestandbildende Waldbäume und Heidesträucher, Saprophyten und Halbsaprophyten, wie die chlorophyllreichen Orchideen, Symbiose mit Pilzen eingehen, sondern auch zahlreiche andere grüne Pflanzen, an deren selbständiger Ernährungsfähigkeit man bisher niemals gezweifelt hatte. In Bezug auf unsere einheimische Flora lässt sich nach den ausgedehnten Forschungen Stahls (1900) sagen, dass die Mykorrhiza führenden Gefäßpflanzen mindestens ebenso zahlreich sind, wie diejenigen, welche dieser Bildung entbehren. Nur einige Familien pflegen mit ihr nicht versehen zu sein, z. B. die Dickblattgewächse (Crassulaceen), Kreuzblütler (Cruciferen), Mohngewächse (Papaveraceen), Nelkengewächse (Caryophyllaceen), unsere einheimischen Farne der Familie der Polypodiaceen, die Schachtelhalme (Equisetaceen), ebenso alle Wasserpflanzen. Auch bei den Moosen kennen wir ganze Abteilungen (so die beblätterten Jungermanniaceen), welche Pilzhyphen im Innern oder an der Oberfläche ihrer wurzelartigen Organe beherbergen.

* * *

Über die Bedeutung der Mykorrhiza und vor allem darüber, welche Rolle den Wurzelpilzen bei der Ernährung der sie beherbergenden Pflanzen zuzuschreiben sei, gehen nicht nur in untergeordneten Punkten, sondern im Wesen der ganzen Auffassung die Ansichten weit auseinander.

Die Mehrzahl der Forscher nimmt eine gegenseitige Förderung der Symbionten oder wenigstens einen fördernden Einfluss des Pilzes an; es fehlt aber auch nicht an solchen, welche die Mykorrhiza als ein mehr oder minder harmloses Zusammenleben anzusehen geneigt sind, während einige in ihr eine Art Parasitismus, ein Kampfverhältnis, zu erblicken glauben.

Der erste, welcher den Wurzelpilzen eine funktionelle Bedeutung für den Stoffwechsel zuschrieb, war Pfeffer. Er äusserte in seiner Arbeit über insektenfressende Pflanzen (1877) die Vermutung, dass bei den Orchideen die von den Wurzeln in den Boden ausstrahlenden Pilzfäden die physiologische Rolle der Wurzelhaare übernehmen. Später (1881) hat dann Kamienski an den Wurzeln des Fichtenspargels die Pilzscheide entdeckt und ihr eine weitgehende Bedeutung für die Ernährung der Pflanze zuerkannt. Der erste, der diese Frage genauer studierte, war Frank (1885). Er fasst die exotrophe Mykorrhiza anders auf als die endotrophe. Bei der ersteren Form zieht sich der Pilzmantel lückenlos über die ganze Saugwurzel und auch über ihren Vegetationspunkt hin; die Wurzelhaare fehlen entweder ganz oder sind nur in geringer Zahl vorhanden. Frank nimmt daher an, dass die Pilzmyzelien bei der Ernährung der grünen Pflanze sich in der Weise beteiligen, dass sie die gesamte Zufuhr von Wasser und von Bodennährsalzen besorgen; denn die Nahrung könne nur durch den lebenden Pilzmantel in die Wurzel gelangen. In Bezug auf diese Ernährung würde der Pilz als Amme des Baumes funktionieren. Ein besonderes Gewicht legte er ausserdem auf die durch die Pilze vermittelte Nutzbarmachung der organischen Humusbestandteile, indem er die aus der Betrachtung des chlorophyllfreien Fichtenspargels (*Monotropa Hypopitys*) gewonnenen Anschauungen auch auf die chlorophyllreichen Mykorrhizapflanzen übertrug. Dass die Symbiose der betreffenden Pflanzenarten mit Bodenpilzen die ersteren tatsächlich günstig beeinflusst, wurde von Frank auch experimentell nachzuweisen versucht. Junge Buchen wurden in Blumentöpfen mit humushaltigem Waldboden gezogen, wovon ein Teil vorher durch Erhitzen auf 100° C sterilisiert worden war. Die in nicht sterilisiertem Humus wurzelnden Buchen bekamen sehr bald typische Mykorrhiza und entwickelten sich kräftig weiter. Die in sterilisiertem Boden wachsenden Exemplare dagegen bildeten unverpilzte Wurzeln und gingen nach und nach zugrunde.³⁾

Die endotrophen Mykorrhizapflanzen haben eine freie, in vielen Fällen mit Haaren versehene Wurzel; infolgedessen

³⁾ Bei der Sterilisation wird aber die Menge der Humussäuren gesteigert, die dann schädlich wirken kann. (Nach Peklo.)

kann die Aufnahme von Wasser und Bodennährsalzen durch die Wurzel direkt erfolgen. Bei Untersuchungen an Orchideen beobachtete nun Frank, dass die innerhalb der Wurzel lebenden Pilze die Eiweissstoffe an die sie beherbergende Pflanze abgeben. Diese Einrichtung verglich er mit dem Insektenfang der insektivoren Pflanzen, wobei er die endotrophen Mykorrhizen geradezu als Pilzfallen und die sie führenden Gewächse als pilzverdauende Gewächse bezeichnete.

Die pilzfressenden Pflanzen wissen nach Frank „mit raffinierten Einrichtungen Pilze als ihre auserkorenen Opfer in ihr Protoplasma einzufangen, darin gross zu züchten und schliesslich zu verdauen, um so von der reichen Eiweissproduktion gerade der Pilze, die die letzteren ja auch als menschliches Nahrungsmittel wertvoll macht, Nutzen zu ziehen“. — Franks Theorie von der direkten Ernährung der höheren Pflanze durch die Pilze blieb nicht ohne Widerspruch. Von verschiedenen Forschern wurde ihre allgemeine Gültigkeit geleugnet, da die Mykorrhiza in manchen Fällen einfach ein harmloses Zusammenleben darstelle ohne Nutzen für die höhere Pflanze oder den Pilz, als echter Parasit seinem Wirte sogar recht gefährlich werden könne. So ist nach Gibelli (1883) der an den Wurzeln von *Castanea vesca* vorkommende Pilz für diese Cupulifere ohne Bedeutung; er findet als Parasit geduldete Zuflucht, ohne der Wurzel merkbaren Schaden zuzufügen. Bemerkenswert ist es, dass Sarauw (1897—1904), ein Schüler Franks, der eine Reihe von Versuchen ausgeführt hat, um Belege für den Nutzen der Symbiose zu gewinnen, auf Grund dieser Versuche geneigt ist, sich der Auffassung von Gibelli anzuschliessen. Ähnlich denken auch Chodat und Lendner (1898), die aus der Beobachtung, nach welcher in der älteren Wurzelregion des Zweiblatts (*Listera cordata*) Pilzhyphen, sowie Plasma und Kern gleichzeitig degenerieren, die Folgerung ziehen, dass der Pilz von der Orchidee keineswegs aufgesogen und verdaut wird; die Orchidee könne mittels ihres reichlichen Wurzelsystems für ihren Bedarf genügende Mengen gelöster Nährstoffe aufnehmen und der Pilz sei nichts als ein unschädlicher Parasit. Einen ablehnenden oder mindestens skeptischen Standpunkt nehmen auch verschiedene Forstbotaniker ein, welche sich über Franks Ansicht geäussert haben (Hartig, Ramann). Überraschender Weise haben die Studien Möllers (1902, 1903) bei der Kiefer gezeigt, dass die Mykorrhiza im humösen Boden fehlt, während sie auf sandigem Boden auftritt. Der Baum gedeiht aber im Humus ohne Mykorrhiza weit besser als im Sande mit Pilzen.

Nach Bernatsky muss der Pilz als Parasit angesehen

werden, den jedoch der angegriffenen Pflanze gegenüber eine Schwäche kennzeichnet, nämlich die, sich von der Substanz der Zellmembran und wahrscheinlich auch der des Plasmas und Zellkernes nicht ernähren zu können. Parasit sei er deshalb, weil er seinen Bedarf an Kohlehydraten mit den Nährstoffen deckt, die er in dem Gewebe der Wirtspflanze findet; auch seien Anschwellungen und Knollenbildung (z. B. bei der Erle) reaktionäre Erscheinungen, die Folge des Eindringens eines Parasiten.

Němec (1899, 1904), dem wir die Kenntnis der anatomischen Eigentümlichkeiten der Mykorrhiza von *Calypogeia trichomanis*, eines Lebermooses, verdanken, denkt hier an einen harmlosen Parasitismus: der Pilz beraubt die Wirtspflanze gewisser Nährstoffe, ohne sie dafür zu entschädigen, wird jedoch von derselben, so lange sie kräftig und gesund ist, in bestimmten Schranken gehalten. Gegen diese Auffassung könnten seine Kulturversuche angeführt werden, bei denen *Calypogeia*-Pflänzchen, welche verpilzt waren, besonders üppig gewachsen sind. Es ist jedoch möglich, dass der Pilz die Wirtspflanze zu diesem üppigen Wachstum anregt, ähnlich vielleicht, wie es auch von einigen Giften bekannt ist; Förderungen hat man ja auch bei echten Parasiten kennen gelernt: so bewirken manche Brandpilze, ferner auch *Erysiphe guttata* eine reichliche Chlorophyllbildung im Wirte.

Auch Peklo (1903) ist durch Untersuchungen an Laub- und Lebermoosen, die er auf Anregung von Seite Němec' unternahm, in Bezug auf diese Pflanzengruppe zu der Ansicht gelangt, dass die Symbiose hier nichts anderes sei als ein harmloses, der Wirtspflanze kaum nachteiliges Zusammenleben zweier Organismen, welches für den Pilz sicher vorteilhaft ist, den höheren Pflanzen dagegen, wenn überhaupt irgend welchen, so nur geringen Nutzen bringt. So besass auch eines der kleinsten Lebermoose, die *lungermannia excisa* Hock, deren kaum 4 mm lange Individuen hoch an einem Sandsteinfelsen — mit der Wand fest zusammengewachsen und keine Polster ausbildend — vegetierten, Mykorrhiza; hier kann man nicht von einer Konkurrenz mit Pilzhyphen reden (im Gegensatz zu der später zu erwähnenden Ansicht Stahls), diese entwickelten sich im Gegenteil nur darum aus den hierher verwehten Sporen, weil sie in der *lungermannia* eine Nährpflanze vorfinden, wie sie an ähnlichen Orten die Pilze in der Alge besitzen.

Beim Fichtenspargel (*Monotropa Hypopitys*) konnte Peklo (1908) zweierlei Formen des Wurzelgeflechts unterscheiden, je nachdem, ob es in einem lehmigen oder humösen Substrat lebt. Der Unterschied steht in engem Zusammen-

hang mit der Infektionsstufe seitens des Mykorrhizapilzes. Bei der ersten Form sind die Mykorrhizen wenig ausgebildet, manche Exemplare haben sich gänzlich davon befreit; die andere erweist sich konstant als mykorrhizaführend. Der Pilz bleibt nicht auf die Wurzeloberfläche und die Interzellularräume beschränkt, sondern dringt auch mittels Haustorien in das Innere der Epidermiszellen ein. Doch füllt er das Zellinnere nicht vollkommen aus, wie es bei den verwandten Ericaceen geschieht, sondern bleibt — gewissermassen eine Mittelstufe zwischen ekto- und endotropher Mykorrhiza darstellend — eben bloss auf die Haustorien beschränkt: zur Abwehr dürften den Pflanzen die Gerbstoff-Vakuolen dienen, die den grössten Teil der Zelle erfüllen.

Obzwar also diese Mykorrhiza nicht für das Leben der Art unentbehrlich ist, so muss man sie doch als für die humösen Exemplare notwendig betrachten. Ihre Bedeutung dürfte nicht in einer direkten Ernährung der Pflanze liegen, sondern darin, dass die Hyphen Humuslösungen, welche durchsickernd zu den Würzelchen gelangen, zersetzen; nachdem so diese Lösung den lockeren Pilzmantel, der mit einem Orchideen-Velamen vergleichbar wäre, durchdrungen haben, werden sie von der Wurzeloberfläche selbst elektiv aufgenommen. Andererseits dürfte der ganze Zweck der Ausbildung von Haustorien die Absorption der Nährstoffe aus dem Würzelchen sein, die dann zum Aufbau des Pilzmantels verwendet werden.

Ebenso hatte schon Tubeuf (1895) die Ansicht ausgesprochen, dass bei der ektotrophen Mykorrhiza die Pilze die Zersetzung des Humus so weit bewirken, dass die Baumwurzeln dann genügende anorganische Nährsalze zur Aufnahme finden und diese mit den zeitweilig gebildeten Wurzelhaaren, oder der glatten Oberfläche aufnehmen, trotz der Mykorrhiza.

Äusserst interessant und wichtig für die Beurteilung der Mykorrhiza dürften die Beobachtungen G. A. Nadsons (1908) sein. Im Gouvernement Ekaterinoslaw (Russland) wurde ein Massenabsterben von ein- und zweijährigen Eichensämlingen bemerkt. Nach den Untersuchungen Nadsons war die Ursache das gestörte Gleichgewicht der Mykorrhiza auf den Eichenwurzeln. Der Mykorrhizapilz wurde durch widrige äussere Einflüsse in ungünstige Existenzbedingungen versetzt. Die Hyphenzellen waren stellenweise aufgeblasen und vergrössert. Der Pilz konnte dem Baume nicht nur nicht von Nutzen sein, sondern verwandelte sich in einen Parasiten und drang in das Wurzelinnere vor. Dieser Fall ist also einem schon früher von Delacroix und Camara-Pestana (1897) für die Edelkastanie beschriebenen ähnlich. Auf Grund dieser Beobachtung fasst Nadson die Mykor-

rhiza folgendermassen auf: Der Mykorrhizapilz ist ein Parasit, der in verschiedenen Fällen sich verschiedeneträgt. Meist parasitiert er nur mässig und beschränkt sich auf die äussersten Zellschichten der Wurzeln. Er schont sein Opfer und nimmt sogar die Zufuhr von Wasser und Nährstoffen für die Pflanze auf sich. Es wird das biologische Gleichgewicht hergestellt: die mutualistische Symbiose. Der Baum ist aber der unfreiwillige Genosse und es kommen Fälle vor, wo der Pilz sich in einen aggressiven Parasiten verwandelt. Somit stellt die Symbiose des Pilzes mit den Pilzwurzeln als sogenannte ektotrophe Mykorrhiza im Grunde genommen verschiedene Formen und Stadien des Parasitismus eines Pilzes dar.

Die Anschauungen Franks suchte insbesondere Schlicht zu stützen, indem er zahlreiche neubeobachtete Fälle von Mykorrhiza als Belege für seine Theorie anführte.

Unabhängig von Frank hatten Treub, Goebel und Bruchmann wohl ausgebildete Mykorrhiza für die hemisaprophytischen Prothallien der Lycopodiaceen beschrieben. Der Pilz tritt in der Rinden- und Pallasadenschicht reichlich auf und erfüllt mit seinen aus feinen Hyphen bestehenden spiraligen Wickeln — abgesehen von den zwei äusseren Zelllagen — Zelle für Zelle.

Nach Bruchmann (1898) spielt dieser ununterbrochene Mantel der pilzbeherbergenden Zellen eine vermittelnde Rolle zwischen der die Nahrung herbeischaffenden äusseren Schicht und dem ganz mit Nährstoffen vollgepropften Speichergewebe: er bilde eine Verdauungsschicht, welche die von den Trichomen herbeigeführten Humusextrakte in brauchbare Bildungstoffe umsetzt, die dann im Speichergewebe angesammelt und nach Bedarf gelöst und verbraucht werden. Dass auch hier das Myzel des Endophyten, nachdem es für das Prothallium gearbeitet hat, noch von demselben verspeist wird, hält Bruchmann für sehr wahrscheinlich, da an älteren Prothallien die Myzelnester sehr ausgesaugt und degeneriert vorkommen.

Könnte Bruchmann die Ansicht Franks von der Pilzverdauung für die Lycopodiaceen als wahrscheinlich annehmen, so wurde sie von Magnus und Shibata für die von ihnen untersuchten Pflanzen fest begründet.

Magnus (1900) untersuchte an der Nestwurz (*Neottia Nidus avis*) die Veränderungen, die Pilz und Pflanze während ihres Zusammenlebens erfahren. Nach ihm sind alle diese Veränderungen nur Episoden eines erbitterten Kampfes. In der einen Art von Zellen wird der Pilz niemals besiegt, während die von ihm befallene, mit ihm kämpfende Zelle dahinsieht; der Pilz wächst in solchen Zellen rein parasitär, schädigt den Protoplasten und bildet schliesslich dickwandige Hyphen aus, die nach

dem Verfaulen der Wurzel weiterwachsen (Pilzwirtzellen). In der Mehrzahl der Fälle dagegen gruppieren sich die Hyphen in Klumpen, die vom Protoplasten verdaut werden. Die unverwertbaren Reste werden in Zellulose verwandelt und so ausgeschieden. Dabei erleidet auch der Kern Veränderungen: er verzweigt sich in amöboider Form und wird stark hyperchromatisch, kehrt aber nach dem Verdauungsprozess in den normalen Zustand zurück. Die Bedeutung dieser Zellen besteht also in einem ausschliesslichen Nutzen für die höhere Pflanze (Verdauungszellen). Weil die Pilzhypen nur spärlich und unregelmässig nach aussen treten, kann der Pilz nicht als Absorptionsorgan der Pflanze aufgefasst werden. Die Produkte, die die Pflanze ihm entnimmt, wären also dann dieselben, die sie selbst aus dem Substrat aufgenommen, die Funktion des Pilzes in der Zelle wäre nur, diese Stoffe in seinem Körper dissimilatorisch oder assimilatorisch umzuändern und für die höhere Pflanze mundgerecht zu machen.

Diese Angaben bestätigte Shibata (1902) durch seine Untersuchungen an *Podocarpus*, einer in Ostasien einheimischen Konifere, und an *Psilotum triquetrum*. Die Symbiose zielt darnach in letzter Instanz, ganz analog der Carnivorie, auf die Erwerbung von eiweissartigen Nährstoffen ab. Das Vorhandensein eines proteolitischen Enzyms beweist diese Ansicht und macht zugleich die Analogie mit den insektenfressenden Pflanzen viel wahrscheinlicher.

Von Interesse ist die Beobachtung Golenkins (1902), dass Mykorrhiza-ähnliche Bildungen, wie sie bei einigen Marchantiaceen vorkommen, einigen Anklang an die bei höheren Pflanzen festgestellten Verhältnisse zeigen: die degenerierenden, dünnwandigen Hyphen von *Calypogeia* haben eine grosse Ähnlichkeit mit den Eiweisshypen bei *Neottia*.

Auf Grund ausgedehnter Studien bezeichnet Gallaud (1905) die endophytischen Pilze als *saprophytes internes*, die mit ihren sehr verschieden ausgebildeten Saughypen nicht lebende Nährstoffe aus den Rindenparenchymzellen der Wurzeln, in denen sie leben, aufnehmen. Diese Zellen reagieren sehr rasch auf den Pilz, töten die intrazellulären Saughypen und verdauen sie. Dann beginnen sie ihr normales Leben wieder, das für einen Moment gestört war. Man kann nicht sagen, dass eine harmonische Symbiose zwischen den 2 Pflanzen vorhanden wäre, sondern viel eher ein Kampf zwischen dem eindringenden Pilze, der aber wenig schädlich ist, und den Zellen, die verteidigen, dank ihres Verdauungsvermögens. Unzweifelhaft ist, dass der Pilz von der Pflanze Nutzen zieht und dass er aus ihr bei seinem Vorwärtsmarsch die notwendigen Elemente schöpft. Hingegen lässt ihn die Pflanze durch

Verdauung der bäumchenartigen Verzweigungen nicht in die zarteren Gewebe eintreten. Die Ansicht Gallauds deckt sich also im wesentlichen mit der Auffassung von Magnus und Shibata.

Einen schon von Frank geäußerten Gedanken baute Janse (1896) weiter aus, der den endophyten Pilz wie die Rhizobien der Leguminosen als einen fakultativ aeroben Organismus betrachtet, der im Innern der Wurzel dem Sauerstoff entzogen, im Stande sein soll, den freien Stickstoff zu fixieren. Die Wirtspflanze würde dann dem Endophyten den grössten Teil der von ihm gebildeten organischen Stickstoffverbindungen entziehen und sich auf diese Weise den gewährten Schutz und die gelieferten Kohlehydrate bezahlen lassen.

Die Versuche, welche Janse mit aus Samen gezogenen Pflanzen von *Coffea arabica* und *C. liberica* angestellt hat, ergaben jedoch bloss negative Resultate, da die in sterilisierter Erde kultivierten mykorrhizafreien Exemplare ein ebenso üppiges Gedeihen zeigten wie die in nicht sterilisiertem Substrat stehenden Pflanzen, deren Wurzeln reichlich verpilzt waren.

Während es Janse nicht gelungen ist, durch Versuche die Richtigkeit seiner Hypothese von der Verarbeitung des atmosphärischen Stickstoffes zu beweisen, haben Nobbe und Hiltner (1899) mit *Podocarpus chinensis*, einer Konifere, günstigere Resultate erzielt; die *Podocarpus*pflänzchen wuchsen in stickstoff- und humusfreiem Quarzsande durchaus normal. Das Ergebnis lässt keine andere Deutung zu, als dass die Knöllchen von *Podocarpus*, also eine echte Mykorrhiza, dieser Pflanze die Fähigkeit verleihen, den freien Stickstoff der Luft für sich zu verarbeiten. Durch Verdauung der Pilzhyphen gelangt der Baum in den Besitz des vom Pilze assimilierten Stickstoffes.

Dagegen spricht sich Magnus gegen diese Jansesche Theorie aus, dass es sich bei den Mykorrhiza-Symbiosen überall um die Verwertung des Stickstoffes der Luft handeln soll, weil der gänzliche Mangel von Interzellularen in der pilzbewohnten Schicht von *Neottia Nidus avis* diese Annahme sehr unwahrscheinlich macht. In neuester Zeit zeigte Burgeff (1909), dass die Orchideendophyten auf stickstofffreiem Substrat nicht zu gedeihen vermögen; die Assimilation des freien Stickstoffes scheint also auch dieser Gruppe zu fehlen.

Eine erhöhte Bedeutung gewinnt die Stickstofftheorie Janses durch die Beobachtungen von Charlotte Ternetz (1904, 1907). Bei den Versuchen, den Pilz oder die Pilze, welche

die Wurzelepidermis der Ericaceen bewohnen, zu isolieren und in Reinkulturen zu züchten, erhielt sie acht verschiedene Pyknidenpilze, von denen fünf auf die Fähigkeit, den molekularen Stickstoff zu assimilieren, geprüft wurden. Die Versuche ergaben positive Resultate. Doch hat Ternetz noch keine ganz pilzfreien Wurzeln auf festem Substrat erhalten und konnte somit nicht entscheiden, ob die Pyknidenpilze zu den endophytischen Wurzelpilzen gehören oder nicht. Doch macht die Tatsache, dass im Torf und in torfhaltigem Boden verschiedener Gegenden einige Pilze nachgewiesen wurden, die die Fähigkeit haben, den atmosphärischen Stickstoff zu assimilieren, es sehr wahrscheinlich, dass auch andere endotrophe Mykorrhizen ausser *Podocarpus* der Stickstoffbindung dienen.

Zwei andere Forscher nehmen einen regen Mutualismus zwischen den beiden Symbionen an und sehen in der Mykorrhiza ein Mittel, durch welches höhere Pflanzen saprophytisch werden. Nach M. Dougal (1899) treten die Verhältnisse zwischen Pilz und Wirtspflanze an der Korallenwurz (*Corallorrhiza*) klar auf: die aus dem Substrat vom Pilz absorbierten Nährstoffe bekommt die Wirtspflanze nach Zerstörung desselben als ihre einzige Nahrung. Für neueintretende Hyphen deponiert dann die Pflanze in einer entsprechenden Form Nährstoffe innerhalb der Spitze der Mykorrhiza. *Corallorrhiza* vermag also die Humusstoffe zu verwerten, aber nur durch Vermittlung des Pilzes. Den Endfall würde *Wulfschlaegia aphylla* darstellen, eine chlorophyllfreie westindische Orchidee, die einzige Pflanze, die organische Stoffe aus dem Humus ohne Vermittlung der Pilze (auch ohne Carnivorie) aufnehmen soll.

Stahl (1900) geht bei der Betrachtung über den Sinn der Mykorrhizenbildung von einem ganz eigenartigen Standpunkte aus; er erwägt nämlich Folgendes: die Mykorrhizenbildung wird besonders häufig angetroffen bei Pflanzen mit relativ geringer Wasserbilanz, dagegen fehlt sie oder kann wenigstens fehlen bei Gewächsen mit relativ lebhafter Wasserdurchströmung der Assimilationsorgane; es muss also an die Gegenwart des Pilzes eine Leistung geknüpft sein, durch welche der Nachteil der geringeren Wasserdurchströmung in irgend einer Weise ausgeglichen wird. Wieso kommt es nun, dass besonders auf humusreichem Substrat, in welchem die Nährstoffe günstige Absorptionsbedingungen finden, die Mykorrhiza so grosse Verbreitung zeigt? Für die mykotrophen Gewächse, welche ihren Entwicklungsgang gänzlich unter Ausschluss des Lichtes durchlaufen (unterirdisch lebende Prothallien von *Lycopodium*- und *Botrychium*arten) oder nur zum Blühen und Früchten über

den Waldesboden hervortreten (z. B. *Monotropa*), ist die Unentbehrlichkeit des Humus, aus welchem diese Pflanzen sämtliche organische Nährstoffe beziehen müssen, ohne weiteres klar. Wenn nun auch anderseits für die chlorophyllreichen Mykorrhizapflanzen die Möglichkeit nicht bestritten werden kann, dass sie durch Vermittlung der Pilze organische Verbindungen aus dem Humus beziehen, so würde doch dieser Umstand nur von Bedeutung sein können für waldbewohnende oder sonst an schattigen Standorten vorkommende Arten, die unter ungünstigen Assimilationsbedingungen ihr Leben fristen. Es kann also bei den chlorophyllreichen Mykorrhizenpflanzen nicht auf die Ausnutzung des Humus als Kohlenstoffquelle ankommen; es muss vielmehr der Sinn der Mykorrhizenbildung nach einer anderen Seite gesucht werden.

Stahl stellt daher die Frage: ist nicht etwa Mykorrhizenbildung auf humusreichem Boden deshalb besonders verbreitet, weil diesem gewisse Eigenschaften zukommen, welche den grünen Pflanzen mit unverpilzten Wurzeln den Kampf ums Dasein erschweren? Der Humus erweist sich keineswegs nur als ein Trümmerhaufen einstiger Pflanzenteile, sondern er ist zum Teil eine lebende Masse von zahllosen Pilzfäden, die ihn nach allen Richtungen durchziehen und aus dem Substrat eine erhebliche Menge der auch für die Ernährung grüner Pflanzen unentbehrlichen Nährsalze an sich reißen. Es muss sich also auf humusreichem Substrat und überall, wo im Boden Pilzmyzelien geeignete Wachstumsbedingungen finden, ein heftiger Kampf um die Nährsalze entspinnen, ein Kampf, bei dem die Pilze auch mit den selbst untereinander im Wettbewerb stehenden chlorophyllführenden Pflanzen in Konkurrenz treten. Am besten ausgerüstet für den Kampf mit den Pilzen sind von den höheren Pflanzen diejenigen, welche ein tiefgehendes und zugleich reichverzweigtes Wurzelsystem mit zahlreichen langen Wurzelhaaren führen und bei welchen das durch die Wurzeln aufgenommene Wasser leicht wieder aus der Pflanze austreten kann, sei es, dass es in flüssiger Form durch Wasserspalten oder andere Hydathoden ausgeschieden werde, sei es, dass es durch Verdunstung aus den Blättern entweiche; von Vorteil ist nach Stahl auch die Stärkebildung, wodurch die Konzentration des Zellsaftes vermindert und die Wasserverdunstung gesteigert wird. Die obligaten Mykorrhizenpflanzen könnten bei der geringen Wasserdurchströmung aus eigenen Kräften den Kampf um die Nährsalze mit den Pilzen und anderen stark transspirierenden Gewächsen nicht bestehen; sie haben es aber verstanden, sich gewisse Pilze tributär zu machen, welche sie des selbständigen Nährsalzerwerbes mehr oder weniger ent-

heben, indem sie von ihnen schon weiter verarbeitete organische Verbindungen empfangen. Die zum Aufbau der letzteren notwendigen Kohlenstoffverbindungen können bei grünen Pflanzen den Mykorrhizen von den Blättern herzugeleitet werden, während bei den chlorophyllfreien Arten die Kohlenstoffquelle allein im Waldboden gesucht werden kann.

(Schluss folgt.)

Zur naturwissenschaftlichen Durchforschung Böhmens, V.¹⁾

- Baumgärtel, B., Eruptive Quarzgänge in der Umgebung der vogtländisch-westerzgebirgischen Granitmassive. 5 Tafeln, 3 Fig. Ztsch. D. Geol. Ges. 63. A. Abh. 1911, S. 175—239.
- Engelmann, Rich., Die Terrassen der Moldau-Elbe zwischen Prag und dem böhmischen Mittelgebirge. Inaug. Diss. Berlin 1911.
- Haempel, Untersuchungen an den Versuchsteichen bei Frauenberg während des Jahres 1907. Österr. Fischereiztg. Wien, 5, 1908, S. 291—95, 307—10, 324—27.
- Hibsch, J. E., Geologische Karte des böhmischen Mittelgebirges, Bl. VI. Wernstadt-Zinkenstein, Erläuterungen. Tschermaks min. petrogr. Mitt. 29, 5, 1911, 58 S. 4 Fig., 2 Tafeln.
- Hlava, St., Böhmens Rädertiere, Monographie der Familie Melicertidae. Arch. naturw. Landesdurchf. 13, 2, 1908, 83 S.
- Langhans, V. H., Die Biologie der litoralen Kladozeren (II. T.: Der Grossteich bei Hirschberg in Nordböhmen). Monogr. u. Abh. z. Intern. Revue d. ges. Hydrobiol. Hydrographie, III. Band, 1911.
- Langhans, V. H., Ferienkurse an der biologischen Station Hirschberg in Böhmen. Intern. Revue Hydrobiol. Hydrogr. 1911, 4, S. 230—234 u. Österr. Monatschr. grundleg. naturw. Unterr. VII. 1911, S. 181—186.
- Loos, Kurt, Eine Naturanschauung über den Uhu. Blätter für Naturschutz, I, 1.
- Mrazek, Al., Über eine neue Art der Gattung Archigetes. Vorl. Mitt. Zentrbl. Bakt. Par. Jena, Abt. I. 46. Orig. 1908, S. 719—723.
- Pascher, Ad., Chrysomonaden. Hft. 1, Bd. I: Der Grossteich bei Hirschberg in Nordböhmen. Monogr. Abh. Intern. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 1910.
- Pascher, A., Neue Chrysomonaden aus den Gattungen Chryso-coccus, Chromulina, Uroglenopsis. Österr. bot. Ztschr. 1910, 60, S. 1, 1. Tfl.

¹⁾ Siehe Nr. 6 dieser Zeitschrift.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Lotos - Zeitschrift fuer Naturwissenschaften](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [59](#)

Autor(en)/Author(s): Strecker Emil

Artikel/Article: [Das Mykorrhizapblem 232-246](#)