

Zeitschrift für Pilzkunde

Organ der Deutschen Gesellschaft für Pilzkunde und
des Bundes zur Förderung der Pilzkunde (Berlin).

Mykorrhiza.

Von Dr. Heinrich Zeuner-Würzburg.

Es ist eine allgemein bekannte Erscheinung, daß gewisse Pilzarten nur in unmittelbarer Nähe ganz bestimmter Laubbäume auftreten. So findet sich *Boletus viscidus* nur unter Lärchen oder in geringer Entfernung davon, *Hydnum imbricatum*, *Am. junquillea* und *porphyrea* ausschließlich in Kiefernwaldungen, *Limacium pudorinum* und *Craterellus cornucopioides* nur in Buchenwäldern. Groß ist auch die Zahl jener höheren Pilze, die sich in ihrem Auftreten lediglich auf Laubbaum-, bzw. Nadelbaumformationen beschränken.

Der Botaniker Frank¹ ist der erste, der diese Erscheinung untersuchte und im Jahre 1885 die erste Arbeit darüber veröffentlichte. Seitdem hat diese Frage die Fachwelt in steigendem Maße beschäftigt und eine große Zahl von Arbeiten veranlaßt, ohne daß man bis heute imstande wäre, alle Ursachen, Zusammenhänge, die physiologische Bedeutung restlos aufzuklären.

Wenn zwei Organismen ein derartig genossenschaftliches Zusammenleben führen, daß beide aus diesem Zusammenleben Nutzen ziehen, oder jedenfalls nicht einer von beiden einseitig Nutzen daraus zieht, so spricht man von Symbiose (*de Bary*). Ein Musterbeispiel von Symbiose stellen die Flechten dar. Bei diesen Pflanzen besteht bekanntlich eine innige Vergesellschaftung von Algen und (mikroskopischen) Pilzen derart, daß einer der beiden Organismen für sich allein nicht zu existieren vermag. Während sich der Pilz von den durch die Algenzellen

erzeugten organischen Stoffen nährt, liefert er andererseits den Algen anorganische Stoffe und Wasser, die diese wiederum zu ihrem Aufbau benötigen. Pilz und Alge leben also in einem symbiotischen Verhältnis zusammen, jeden einzelnen der beiden Teile nennt man Symbionten.

Frank hat nun gefunden, daß zwischen dem Myzel der Pilze und den Wurzeln blütentragender Bäume (*Phanerogamen*) ein inniger Zusammenhang besteht, den er Mykorrhiza nannte. Es wird sich im Laufe der Ausführungen herausstellen, daß das Verhältnis von Pilz zu Pflanzenwurzel sehr viele gemeinschaftliche Züge mit einer Symbiose aufweist, nicht aber schlankweg in allen Fällen einer solchen gleichkommt.

Unter Mykorrhiza versteht man also ganz allgemein eine symbiotische Vereinigung zwischen Pilz und *Phanerogamen*wurzel. Sie kommt in zwei Formen vor.

Bei der ersten, der sogenannten endotrophen Mykorrhiza leben die Pilze zu meist in den Zwischenräumen der Wurzelzellen und entsenden in die Zellen Hyphen-Enden, die als Saugorgane fungieren und Haustorien genannt werden. Oft auch leben sie in den Zellen der Wurzeln selbst oder auch sie wachsen außerhalb der Wurzeln und dringen nur in die äußerste Schicht (*Epidermis*) ein.

Das Verhalten der die Zellen bewohnenden Pilze ist nicht gleich. In einzelnen Zellen liegen die Pilzhyphen in Knäueln zusammengerollt, zehren vom Protoplasma, ohne die Zelle zu zerstören. In anderen Zellen wird der Pilz von der Zelle zum Teil aufgezehrt und sein Gehalt an Eiweiß von der Pflanze verdaut.

¹ B. F. Frank: „Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze“. *Ber. d. D. Bot. Ges.* 1885, Bd. III.

Man hat nachzuweisen versucht, daß die Mykorrhizenpilze befähigt seien, Stickstoff zu binden, während umgekehrt durch Versuche und Untersuchungen festgestellt ist, daß bei vielen Formen der endotrophen Mykorrhiza eine Stickstoffbindung nicht vorliegt. So viel ist jedoch auf jeden Fall sicher, daß sie für viele Pflanzen von Nutzen ist. Dies gilt namentlich für die farblosen phanerogamen Humuspflanzen, insbesondere für die Orchideen. Alle diese Orchideen besitzen die endotrophe Mykorrhiza, und man hat gefunden, daß sie aus den Pilzen ihren ganzen Nährstoffbedarf beziehen. Die Abhängigkeit der Orchidee von dem Mykorrhizenpilz geht bei einzelnen Arten so weit, daß die Keimung der Orchideensamen unmöglich ist ohne Infektion derselben durch den Pilz. Der Pilz ist imstande, Stoffe aus dem Humus auszunützen, die der Pflanze unzugänglich sind. Nach den Untersuchungen Weylands kommen als auf diese Weise gewonnene Stoffe in erster Linie Stickstoff, außerdem Phosphorsäure und Kalium in Betracht. In einzelnen Fällen wird der Pilz von der Blütenpflanze mit Kohlehydraten versorgt.

Die zweite Form ist die ektotrophe Mykorrhiza, bei der der Pilz überhaupt nicht in die Wurzeln der Blütenpflanzen eindringt, sondern sie äußerlich mit einem dichten Geflecht von Hyphen und Myzel umgibt. Bei starken Verpilzungen sind alle Wurzeln, namentlich die feinen Saugwurzeln, wie mit einem dichten Mantel von Pilzflechtwerk eingehüllt. Vielfach unterbleibt sogar die Ausbildung der Wurzelhaare, die bekanntlich die Wasser- und Nährstoffaufnahme besorgen, völlig, so daß diese Funktionen alle durch die Vermittlung des Pilzes möglich sind. Darin unterscheidet sich die ektotrophe von der ersten Form am wesentlichsten. Sie findet sich hauptsächlich bei unseren Waldbäumen vor. Da man jedoch unter den verschiedensten Bedingungen sowohl verpilzte wie unverpilzte Waldbäume angetroffen hat, da vor allem Waldbäume auch in der Kultur ohne Pilze üppig gedeihen können, so herrschen über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza die verschiedensten Meinungen. Während

Stahl² der Ansicht ist, daß sich eine Reihe höherer Pflanzen „aus Hunger nach Aschensubstanzen gewisse Pilze tributär gemacht haben, um so aus rücksichtslosen Konkurrenten nützliche Helfer zu erhalten“, glaubt Fuchs,³ daß keine Symbiose vorliegen kann, bei der die Wirtspflanze einen nennenswerten Nutzen habe. Andere Autoren wieder (Weyland⁴) halten die ektotrophe Mykorrhiza für echten Parasitismus des Pilzes auf der Pflanze. Wieder andere sehen in der Mykorrhiza eine für beide Symbionten ziemlich bedeutungslose Vergesellschaftung von Pilz und Blütenpflanzen. Soviel darf heute als sicher angenommen werden, daß es sich (wenigstens bei der ektotrophen Mykorrhiza) nicht um eine biologisch einheitliche Erscheinung handelt, sondern daß sich das Verhältnis von Pilz und Phanerogame, vor allem beeinflusst durch die Eigentümlichkeit der Bodenart — ob nährsalzreicher Humus oder nährstoffreiches Substrat — vom ausgesprochenen Parasitismus sowohl des Pilzes als auch der Samenpflanze über eine Symbiose, bei der beide Teile von einander Nutzen ziehen, bis zur „harmlosen Vergesellschaftung“ zu verschieben vermag. Die neuerlichen Versuche, die Rexhausen⁵ mit *Picea excelsa* (Fichte), *Pinus silvestris* (Kiefer), *Pinus Cembra* (Zirbelkiefer), *Quercus sessiliflora* (Wintereiche) und *Monotropa Hypopitys* (Fichtenspargel) angestellt hat, führten u. a. zu dem Ergebnis:

„Die Mykorrhiza ist kein festes symbiotisches Verhältnis, sondern von den biologischen Verhältnissen des Bodens abhängig. Sie kann in Substraten, in denen der Pilz keine ausreichenden Lebensbedingungen findet, dieser infolgedessen auf die parasitische Lebensweise

² E. Stahl: „Sinn der Mykorrhizenbildung“ 1900, Jahrbuch der wissenschaftl. Botanik, Bd. 34.

³ J. Fuchs: „Über die Beziehungen von Agarizinen und anderen Humus bewohnenden Pilzen zur Mmkorrhizabildung der Waldbäume“. Bibliotheca botanica 1911.

⁴ H. Weyland: „Zur Ernährungsphysiologie mykotropher Pflanzen“, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. 51, 1912, Heft 1.

⁵ Rexhausen, L. R.: „Über die Bedeutung der ektotrophen Mykorrhiza für die höheren Pflanzen“. Beiträge zur Biologie d. Pflanze 1920, Bd. 14, pag. 55.

in der Wurzel angewiesen ist, der höheren Pflanze zu großem Schaden gelangen, da er sich ihrer Nährstoffe bemächtigt und von der Pflanze nicht zurückgehalten werden kann. In Böden, in denen der Pilz reichlich Nahrung findet, kann er leicht von der höheren Pflanze zurückgedrängt werden, da er nicht mehr so sehr das Bestreben hat, parasitisch zu leben; daher verschwinden in guten Böden die Mykorrhizen allmählich, jedenfalls wird die Verpilzung schwächer. Aus den dargelegten Verhältnissen geht hervor, daß der Nutzen, den die Mykorrhiza als dauernde Einrichtung bietet, an den natürlichen Standorten, vor allem im Humus, groß und wertvoll für die höhere Pflanze ist und an jedem Ort von Wert sein kann, wo der Pilz außer dem Kohlenstoff sein Auskommen findet, wo aber andererseits die höhere Pflanze gewisse Schwierigkeiten bei der Beschaffung der nötigen Nährsalz mengen hat.“

Was die Zahl der Mykorrhizen führenden Phanerogamen betrifft, so geht aus den Untersuchungen Stahls hervor, daß sie mindestens ebenso groß, wenn nicht größer als die Zahl jener Blütenpflanzen ist, die diese Erscheinungen nicht aufweisen. Vor allem findet sich die endotrophe Mykorrhiza weit häufiger, als man bisher angenommen hatte, z. B. bei den Koniferen (Nadelhölzern), vielen Laubhölzern und sehr vielen krautartigen Pflanzen. Geringe Wurzelverpilzungen zeigen unter den Holzgewächsen Birken, Weiden, Pappeln, Ulmen und Eschen. Von Sambucus (Holunder) und Juglans (Walnuß), einigen Sträuchern und unter den krautartigen Pflanzen besonders von den Familien der Cruciferen (Kreuzblütler), Cyperaceen (Riedgräser), Polypodiaceen (Farnkräuter) und Equisetaceen (Schachtelhalme) konnten Mykorrhizenbildungen nicht nachgewiesen werden.

Wie schon erwähnt, kommt dem Standort ein besonderer Einfluß auf die Mykorrhiza zu. Der Humus ist das natürlichste Substrat der Mykorrhizenbildung. Hier tritt sie am reichsten auf. Mit dem Abnehmen des Humusgehaltes tritt auch die Mykorrhiza zurück, ohne jedoch völlig

zu verschwinden. Die Feststellung, daß gewisse Pflanzen auf unkultivierten Böden zumeist Wurzelpilze führen, daß dieselben Pflanzen in kultivierten Böden entweder keine oder nur geringe Verpilzungen zeigen und trotzdem gut gedeihen, veranlaßt Stahl eine Unterscheidung zwischen obligaten und fakultativen Mykorrhizenpflanzen einerseits und mykorrhizenzfreien Gewächsen andererseits vorzunehmen. Kienitz-Gerloff⁶ gibt über die Standortverhältnisse folgende Erklärung:

„Die in Betracht kommenden Pilze sind ja ebenso wie die höheren Pflanzen ganz bestimmten und je nach ihrer Art verschiedenen Substraten angepaßt, und es kommt für sie ein ganz bestimmter Gehalt des Bodens an Feuchtigkeit, an Nährsalzen und, da sie Saprophyten (Fäulnisbewohner) sind, auch an organischen Stoffen bestimmter Art und bestimmten Zersetzungsgrades, endlich auch der Luftgehalt, die Erwärmung und Beleuchtung des Bodens sehr in Betracht. Es kann also kaum befremden, wenn z. B. Pflanzen, welche in vollkommen durchnäßtem Boden wachsen, ebensowenig Mykorrhizen führen als typische Landpflanzen. Und wenn auch auf Böden, welche an mineralischen Nährstoffen reich sind, wie auf Äckern, Gärten, Schutthaufen, die Mykorrhizenpflanzen zurücktreten und auch solche Gewächse sich pilzfrei erweisen, die auf unkultiviertem Boden Mykorrhizen führen, so ist doch auch zu erwägen, daß auf derartiger Unterlage höhere Pilze überhaupt selten beobachtet werden, selten wenigstens im Vergleich mit jedem humusreichen Boden.“

Welche Pilze verursachen nun die Wurzelverpilzungen? Hier liegen nur einige sehr spärliche Ergebnisse der experimentellen Forschung vor. Der Grund liegt darin, daß es nur in verhältnismäßig seltenen Fällen gelingt, Pilze in Reinkultur zur Bildung von Fruchtkörpern zu bringen, die fast ausschließlich für die Bestimmung der Familie oder Art in Betracht kommen. Fuchs hat sich ver-

⁶ Kienitz-Gerloff: „Über die Symbiose von Pflanzenwurzeln und Pilzen“. Naturwissenschaftl. Wochenschrift 1903, Nr. 12.

geblich bemüht, bei Abietineen (Tannen), die in steriler Kultur gezogen waren, durch künstliche Infektion von Pilzsporen Mykorrhizenbildung zu erzeugen. Die Versuche sind vollständig fehlgeschlagen. Von vielen Pilzen konnte man noch nicht einmal die Sporen zur Keimung bringen. Und wenn es doch in diesem oder jenem Falle geglückt war, so war es unmöglich, nach dem sich bildenden Myzel allein Familie oder Art des betreffenden Pilzes zu bestimmen. Man hat nur sichere Anhaltspunkte (beispielsweise die Schnallenbildung), daß die Mykorrhizenpilze zu den höheren Basidiomyceten gehören.

Erst in der jüngsten Zeit ist E. Melin⁷ der Nachweis gelungen, daß *Boletus luteus* und *Boletus elegans* Mykorrhizenpilze von *Pinus silvestris* (Kiefer) bzw. *Larix europaea* (Lärche) sind. Melin isolierte nämlich drei echte Mykorrhizenpilze von *Pinus silvestris*, deren Myzelien, da er ihre systematische Stellung nicht entscheiden konnte, er *Myc. radiceis silvestris* benannte. Gleichzeitig war es ihm geglückt, von fünf Boletenarten Reinkulturen zu erhalten. Es ergab sich, daß das Myzel von *Boletus luteus* große Ähnlichkeit mit dem bereits früher isolierten Myzel *radiceis silvestris* aufwies. Nach Überimpfung auf steril gezogene *Pinus*-Pflänzchen bildete sich innerhalb zweier Monate Kiefern-Mykorrhiza. Derselbe Versuch mit Pflanzen von *Picea abies* (Tannen) schlug jedoch fehl. Dagegen kam es wieder zur Mykorrhizenbildung durch Übertragung von Myzel des *Bol. elegans* auf *Larix*-Pflanzen. Die neuesten Versuche zeigten, daß *Bol. elegans* an Kiefern und Tannen keine Mykorrhizenbildung veranlaßt. E. Melin⁸ schreibt:

„Daraus ist zwar nicht ohne weiteres zu entscheiden, wie sich der Pilz anderen Nadelbäumen gegenüber verhält, im Lichte der Tatsache aber, daß

⁷ E. Melin: „Über die Mykorrhizenpilze von *Pinus silvestris* (L.) und *Picea abies* (L.)“. Karst. Svensk Botanisk Tidskrift 1921.

E. Melin: „Boletus-Arten als Mykorrhizenpilze der Waldbäume“. Berichte d. D. Bot. Ges. 1922, Heft 3.

⁸ E. Melin: „Untersuchungen über die *Larix*-Mykorrhiza“. Svensk Botanisk Tidskrift 1922, Heft 2.

er in der Natur nur unter den Lärchen Fruchtkörper erzeugt, dürfte man schließen können, daß er nur an diesen Mykorrhizen bildet. *Boletus elegans* ist meines Erachtens als obligater Lärchenpilz anzusprechen. Er kommt zwar in dem von der Lärche entfernten Boden als steriles Myzel vor, bildet aber nur als deren Mykorrhizenpilz Fruchtkörper aus, indem er dabei Stoffe erhält, die für die optimale Entwicklung notwendig sind. Es sei hervorgehoben, daß auch in den Reinkulturen (in den Synthesenversuchen) der Pilz beträchtlich rascher wächst, sobald er Verbindung mit der Pflanze bekommen hat.

Obschon *Boletus elegans* durch die Mykorrhizen Stoffe vitaler Bedeutung von den Lärchen aus erhält, ist er aber nicht als Parasit zu betrachten. Die *Larix* — *Boletus elegans* — Mykorrhiza stellt eine mutualistische Symbiose dar, wo jeder der beiden Symbionten den andern in irgend einer Weise unterstützt.“

Melin ist der erste Forscher, der experimentell einen Mykorrhizenpilz systematisch festzulegen vermochte. Wenn es gelingt, die von Melin angestellten Versuche auf weitere Phanerogamenpflanzen auszudehnen, so wird das Problem, das für uns im Vordergrund des Interesses steht, einer befriedigenden Lösung näher gerückt werden.

Wir müssen uns bis zur Lösung dieser schwierigen Frage darauf beschränken, in der Natur immer die Pflanzen des Standortes und seiner Umgebung zu beobachten, um auf diese Weise den Symbionten des Pilzes zu erfahren. Denken wir zunächst an typische Vertreter des Laub- und Nadelwaldes. Aus der Tatsache, daß beispielsweise *Tricholoma equestre* oder *Hydnum imbricatum* nur im Kiefernwald vorkommen, können wir mit ziemlicher Sicherheit ein Mykorrhizenverhältnis dieser Pilze mit *Pinus* (Kiefer) annehmen. Ebenso ist die Annahme für Mykorrhiza mit Eichen oder Buchen bei *Limacium russula* berechtigt, da das Auftreten des Pilzes nach verbürgten Beobachtungen immer an das Vorhandensein dieser Bäume gebunden ist. Das Verbreitungsgebiet der ersteren Pilze fiel also zusammen

mit dem der Kiefer, wenigstens soweit als andere Vegetationsbedingungen wie Bodenbeschaffenheit, Temperatur, Feuchtigkeit dieselben oder annähernd dieselben sind. Wie weit der Einfluß dieser Faktoren auf das Wachstum von *Tricholoma equestre* und *Hydnum imbricatum* ist, wissen wir nicht. Ebenso sind wir auch nicht darüber unterrichtet, ob es nicht noch eine andere Phanerogame gibt, die mit diesen Pilzen Mykorrhizen bildet. Erst wenn experimentell der Nachweis erbracht ist, daß *Tricholoma equestre* andere Pflanzen ablehnt, können wir *Pinus* als ausschließliche Mykorrhizenpflanzen von *Trich. equestre* und *Hydnum imbricatum* betrachten. Die bisherigen Beobachtungen in der Natur sprechen sehr für diese Annahme.

Es handelt sich hier um einen Fall, in dem Mykorrhizenverhältnis eines Pilzes mit nur einer Blütenpflanze vorliegt. Nach den bisherigen Erfahrungen scheinen solche Fälle die seltensten zu sein. Häufiger sind die Pilze, deren Myzelien sich nicht nur eine Pflanze, sondern eine Gruppe von Phanerogamengewächsen als Symbionten auswählen, z. B. nur Nadelbäume oder nur Laubbäume. Die Zahl der hier in Betracht kommenden Pilze ist naturgemäß sehr groß.

Endlich kennen wir auch noch Pilze,

die ohne Mykorrhizenbildung gedeihen. Zu ihnen gehören vor allem die auf lebendem und faulem Holze wachsenden Arten, in erster Linie viele Polyporaceen. In diesem Falle liegt in der Regel ein rein parasitisches bzw. saprophytisches Verhältnis vor. Von den erdbewohnenden Pilzen wäre vor allem *Psalliota campestris* zu nennen, die auf künstlichen Pferdemistkulturen, wo von Mykorrhiza keine Rede sein kann, üppig gedeiht, ferner die meisten *Coprinarii* und einige *Pezizaceen*.

Die Unterscheidung, die Stahl bei den Phanerogamen macht, wenn er auf der einen Seite von obligaten und fakultativen Mykorrhizenpflanzen, auf der andern Seite von mykorrhizfreien Gewächsen spricht, können wir wohl auch bei den Pilzen treffen. Selbstverständlich wird diese Einteilung wie bei den Blütenpflanzen auch alle Übergangsformen aufweisen.

Bei den nur obligatorisch mykorrhizbildenden Pilzen müßten wir wiederum unterscheiden zwischen solchen, die nur mit einer Phanerogame Mykorrhiza eingehen, und solchen, deren Myzel die Wurzeln mehrerer bestimmter Blütenpflanzen zu befallen imstande ist. Zu dieser Gruppe gehört wohl die Mehrzahl unserer höheren Pilze überhaupt.

Pholiota subsquarrosa Fr.

Ert Soehner - München.

Zu den sehr seltenen Pilzen zählt zweifellos *Pholiota subsquarrosa* Fr. Aufgestellt und beschrieben wurde er von E. Fries im Jahre 1863 in *Monographia* II, p. 298; abgebildet ist er im Fries'schen Pilzatlant *Icones selectae* (1878—84) Tf. 103, 3. Die Literatur versagt diesem Pilz gegenüber fast völlig, d. h. die meisten Pilzfloren, die diesen Sonderling erwähnen, übersetzen mehr oder weniger wörtlich die Fries'sche Diagnose, was eben wohl auf seine außerordentliche Seltenheit zurückzuführen ist. Auch Rickens Stellungnahme in seinen *Blätterpilzen* pg. 195, Nr. 598 ist keine endgültige, denn er schreibt dort: Ob sie (diese von ihm unter *Ph.*

subsqu. beschriebene Form) hierher gehört, wage ich noch nicht zu entscheiden.

Im Herbst 1920 fand ich im Englischen Garten in München eine *Pholiota*-Art mit ausgesprochener *Squarrosa*-haltung, die aber doch in manchen Punkten von *Ph. squarrosa* (Fl. Dan.) abweicht. Auch 1921 und heuer konnte ich diese Art beobachten.

Die von mir entworfene Beschreibung lautet:

H.: Grundton hellgelb bis rostgelb (dunkel gesättigtes Jaune brillante oder blasses, helles Chromgelb bis Indischgelb), gegen den Rand hin heller und blasser; von dunkleren, rostbraunen, in der Mitte kleinen, flockigen, aufstehen-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Pilzkunde](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [1_1922](#)

Autor(en)/Author(s): Zeuner Heinrich

Artikel/Article: [Mykorrhiza 33-37](#)