Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal =

Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 76 (1925)

Heft: 7-8

Artikel: Die neueren Untersuchungen über die Beziehungen zwischen höheren

Pilzen und Waldbäumen

Autor: Fischer, E.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-767856

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 01.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen

Organ des Schweizerischen Forstvereins

76. Jahrgang

Juli/August 1925

Aummer 7/8

Die neueren Untersuchungen über die Beziehungen zwischen höheren Pilzen und Waldbäumen.

Bon Professor Ed. Fischer, Bern.

Es ift eine seit ältester Zeit bekannte Tatsache, daß viele höhere Vilze in ihrem Vorkommen an bestimmte Holzgewächse gebunden sind. Schon die Römer benutten als Führer zum Auffinden der von ihnen geschätzten Trüffeln aus der mediterranen Gattung Terfezia einen Strauch, Cistus tuberaria. Und auch für unsere Trüffeln weiß man, daß sie vorzugsweise unter bestimmten Bäumen, besonders Gichen, Hainbuchen und Buchen vorkommen. Ühnliches gilt für manche Hut= pilze aus der Gruppe der Hymenomyzeten, unter denen es neben Ubiquisten und solchen, die gewisse Waldarten vorziehen, auch andere gibt, die ganz streng an einzelne Baumarten gebunden sind. Dahin gehört Boletus elegans, der nur in Gesellschaft von Lärchen vorkommt. was besonders durch die Tatsache illustriert wird, daß dieser Pilz in Schweden vor der Einführung der Lärche nicht bekannt war. — Solche Beobachtungen ließen darauf schließen, daß zwischen den betreffenden Vilzen und Bäumen eine vielleicht parasitäre Beziehung bestehe. Eine präzisere Fassung erhielt diese Vermutung durch Boudier, der 1876 die Beobachtung machte, daß die in unmittelbarer Nähe von Hirschtrüffeln (Elaphomyces) befindlichen Baumwurzeln zum Teil entartet, aufgedunsen und von einem dünnfädigen Vilzmycel über= zogen sind, und Rees konnte die Verbindung zwischen diesem Vilz und den Wurzeln nachweisen. Aber der erste Forscher, der eine ge= nauere und umfassende Untersuchung dieser Erscheinung durchführte, war Frank. Im Jahre 1885 zeigte derselbe, daß gewisse Baumarten, besonders die Aupuliferen, in den letten Verzweigungen ihres Wurzel= systems von einem Vilzmantel umkleidet sind, und gelangte dabei zur Auffassung, daß diese Bäume sich nicht selbständig ernähren, sondern

daß hier eine Symbiose vorliegt, bei welcher das Pilzmycelium dem Wurzelsystem Ammendienste leistet und die ganze Ernährung des Baumes aus dem Boden übernimmt. Das ganze Gebilde, welches aus der Vereinigung von Pilz und Wurzel besteht, bezeichnet er als Pilzwurzel, Mykorrhiza.

Allein die Waldbäume sind nicht die einzigen Pflanzen, deren Wurzeln von Vilzen besiedelt sind: Schon Schleiden hatte ähnliches bei der Orchidee Neottia beobachtet und Kamienski beim Fichten= spargel Monotropa Hypopitys. Weitere Untersuchungen ergaben immer zahlreichere derartige Beispiele, und zwar bei allen möglichen Pflanzen= familien. Dabei stellte sich ferner heraus, daß auch die Art der Be= siedelung nicht überall die gleiche ist: In den einen Fällen siel vor allem eine dichte Verflechtung von Pilzfäden auf, welche die Wurzel überziehen und auch zwischen die Rindenzellen dringen, in den andern dagegen fand man die Vilzfäden nur im Innern der Wurzelrinden= zellen. Frank unterschied danach eine ektotrophe und eine endotrophe Mykorrhiza. Erstere ist besonders den Waldbäumen eigen, lettere findet man z. B. bei den Orchideen und bei den Vorkeimen der Bär= lappgewächse. Doch besteht zwischen beiden Typen keine scharse Grenze: einen Mittelfall zeigen die Erikazeen, und wir werden unten zeigen, daß bei den Waldbäumen der Pilz doch auch in das Innere der Zellen dringt.

Die wichtigsten Fragen, die sich nun stellten, sind diese:

- 1. Um was für Pilze handelt es sich?
- 2. Welches ist die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza?

Dis jest waren es vor allem die endotrophen Mykorrhizen der Orchideen, für die man diese Fragen näher untersuchen konnte. Die wichtigsten Ausklärungen darüber verdanken wir Bernard und Burgess. Es gelang denselben, den Pilz zu isolieren, indem sie ihn unter bestondern Kautelen aus abgeschnittenen Wurzelstücken auf geeignete Kulsturböden auswachsen ließen. Er brachte es in diesen Keinkulturen auch zur Sporenbildung, aber diese Sporen waren nur sogenannte Konidien, die eine Zuweisung zu einer bestimmten Pilzgruppe nicht gestatten. Das interessanteste Ergebnis dieser Versuche bestand aber darin, daß bei vielen Orchideen die Keimung der Samen einsach unterbleibt, wenn letztere nicht durch den Wurzelpilz infiziert werden. In andern

Fällen trat zwar Keimung ein, aber die Entwicklung des jungen Pflänzchens stand in einem gewissen Stadium still, wenn der Pilz nicht hinzutrat. Daraus und aus analogen Beobachtungen von Bruchmann an Vorkeimen von Bärlappgewächsen ergibt sich, daß für die be= treffende Pflanze die Bildung der Mykorrhiza eine Notwendigkeit ist. Es handelt sich also nicht um bloßen Parasitismus von seiten des Vilzes, sondern um ein für beide Teile nühliches Verhältnis, eine Symbiose. Wie hat man sich nun dabei die Rolle des Vilzes zu denken? Es ist darüber sehr viel geschrieben worden. Man hat an eine Mitwirkung bei der Ernährung durch Assimilation des freien Stickstoffs der Luft gedacht. Andere nehmen an, es sei der Bilg befähigt, aus dem Boden solche organische Stoffe (besonders Hu= musstoffe) aufzunehmen und zu verarbeiten, welche die Pflanze sich nicht direkt aneignen kann. Eine dritte Sypothese denkt an eine Mithilfe des Vilzes bei der Versorgung mit Mineralstoffen. Den Vilz macht sich dabei die Pflanze in der Weise nutbar, daß sie seine in ihre Zellen eingedrungenen und hier verknäuelten Fäden teilweise verdaut.

Viel weniger gut als bei den Orchideen war man bis vor kurzem unterrichtet über die Bedeutung der Mykorrhiza der Waldbäume und namentlich auch über die Pilze, die dabei im Spiele sind. Besonders fehlte es bisher an experimentellen Untersuchungen. Und hier setzen nun die wichtigen Arbeiten des schwedischen Forschers Elias Melin ein, die den Hauptgegenstand dieser Zeilen ausmachen sollen.

Melin führte seine Untersuchungen aus an den Mykorrhizen von Riefer, Fichte, Lärche, sowie denen der Virke und Espe, und zwar beziehen sich seine Resultate auf den Bau der Mykorrhiza dieser Bäume, auf die Frage nach den Pilzen, welche diese Mykorrhizen bilden und auf die Bedeutung, die der Vergesellschaftung von Pilz und Wurzel für beide Teile zukommt.

1. Der Bau der Mykorrhiza der Waldbäume. Wie oben erwähnt wurde, bezeichnete Frank diese Pilzwurzeln als ektotrophe, von der Vorstellung ausgehend, daß der Pilz hier die Wurzel nur äußerlich umhüllt und zwischen ihre Nindenzellen vordringt, aber nicht ins Innere der letteren gelangt. Nun haben doch seitherige Beob-achter auch Pilzsäden im Zellinnern gefunden, während wieder andere

das Gegenteil behaupten. Die Meinungen gehen also sehr auseinander. Melin zeigt nun, daß auch bei dieser Baummykorrhiza das Eindringen in das Zellinnere eine ganz regelmäßige Erscheinung ist. Daß dies bisher übersehen wurde, liegt einerseits an der Schwierigkeit, diese eingedrungenen Vilzschläuche in Präparaten sichtbar zu machen, an= derseits an dem Umstande, daß sie oft nur vereinzelt auftreten. Es erset daher Melin den Ausdruck ektotroph durch die Bezeichnung ektendotroph. Im einzelnen läßt die Mykorrhiza auf verschiedenen Baumarten gewisse Verschiedenheiten im Aufbau erkennen. Wir besprechen als Beispiel die Verhältnisse, wie sie und bei der Virke und Espe entgegentreten: Zu äußerst ist die dichte Vilzhülle zu unterscheiden, welche die Wurzel rings überkleidet. Infolge der engen Verflechtung sind die einzelnen Vilzfäden als solche nicht unterscheid= bar, sie bilden vielmehr ein kleinzelliges "pseudoparenchymatisches" Gewebe. Die Wurzelhaare find ganz unterdrückt. Unter diesem Bilz= mantel findet man dann eine Lage von großen, palissadenförmigen Rindenzellen, zwischen die ebenfalls Vilzfäden eingedrungen sind, welche sie rundum umschließen. Es ist das die Erscheinung, welche man als das Hartigsche Net bezeichnet hat. Von dem Vilzmantel aus dringen aber auch Pilgfäden ins Innere dieser Zellen, und zwar in zweier= lei Form: einerseits als dicke, eiweißführende Schläuche, anderseits als dünnere "Saughpphen". Unter der Palissadenschicht folgt dann die sogenannte Verdauungsschicht, die aus zwei bis drei Lagen von Rindenzellen besteht. Auch in diese dringen die Eiweißschläuche und Saughyphen ein und verknäueln sich hier. Untersucht man ältere Mykorrhizen, so findet man die Eiweißschläuche degeneriert, noch später find sie ganz verschwunden, offenbar verdaut. Dagegen die Saughuphen und das Hartigsche Net sind am Leben geblieben.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß auch bei den Waldsbäumen eine Verdauung von Pilzschläuchen im Innern der Wurzelszellen stattfindet, analog wie bei der endotrophen Mykorrhiza der Orchideen.

Das bei weitem interessanteste Resultat der Melinschen Untersuchungen besteht aber

2. in der Feststellung der Pilzarten, welche die Mykor= rhiza der Waldbäume bilden. Der Weg, welcher hierbei ein= geschlagen wurde, war folgender: Zuerst versuchte Melin ebenso zu

verfahren, wie Bernard und Burgeff bei den Orchideen, und es ge= lang ihm in der Tat, von der Mykorrhiza der Kiefer und Fichte den Vilz zu isolieren und ihn auf künstlichem Nährboden zu züchten. Es entstanden dabei ziemlich große und gut entwickelte Vilzrasen. Sie wuchsen kräftig, wenn auch langsam; und wenn man sie mit pilzfreien Keimlingen von Kiefern oder Fichten zusammenbrachte, so bildeten sie an deren Wurzeln wieder Mykorrhizen. Aber in keinem Falle konnten sie dazu gebracht werden, Fruchtkörper zu entwickeln, so daß nicht festgestellt werden konnte, zu was für Arten sie gehören. Melin mußte sich infolgedessen darauf beschränken, diesen Vilzen provisorische Namen zu geben: Aus der Kiefer hatte er drei verschiedene Formen isoliert, die er Mycelium Radicis Silvestris α , β , γ , δ nannte, aus der Fichtenmykorrhiza nur eine, der er den Namen Mycelium Radicis Abietis gab. Die Frage nach den Vilzarten, die sich an der Mykorrhizabildung beteiligen, war also auf dem Wege der Folierung nicht zu lösen. Es mußte daher ein anderer Weg gesucht werden, nämlich die Synthese: Wir haben bereits erwähnt, daß es höhere Vilze gibt, die an ganz bestimmte Baumarten gebunden sind; hierher gehört vor allem Boletus elegans. Das Nächstliegende wäre nun ge= wesen, die Sporen solcher Pilze zu benützen, um Reinkulturen zu machen und diese dann mit den Wurzeln zusammenzubringen. Aber dem stellte sich das Hindernis entgegen, daß die Sporen der meisten waldbewohnenden Hutpilze nicht zum Keimen zu bringen sind. Melin versuhr daher so: Er nahm sehr junge Hüte von Boletus elegans, zerbrach sie vorsichtig und brachte Stückchen davon auf einen geeig= neten Nährboden. Es wuchsen nun aus denselben Fäden hervor und diese entwickelten sich zu Pilzrasen, ähnlich denen, wie sie aus den Mykorrhizen erzogen worden waren. Sie zeigten allerdings ein sehr langsames Wachstum: nach vier Monaten hatten die Rasen nur einen Durchmesser von 75 mm erreicht und zur Bildung von Fruchtkörpern kam es auch hier nicht. Solche Pilzkulturen wurden nun mit kleinen, pilzfrei in Glaskolben auf Sand mit Nährlösung erzogenen Lärchenkeimpflanzen zusammengebracht. Nach $2^{1/2}$ Monaten konnte als Resultat festgestellt werden, daß der Pilz in Verbindung mit der Lärche viel kräftiger gewachsen war als für sich allein; das ganze Wurzelsnstem war von den Vilzfäden umsponnen und Vilzfäden strahlten von da aus auch auf den Sand, der als Kulturboden diente; vor allem aber

waren Mykorrhizen aufgetreten von genau gleicher Beschaffenheit wie die in der freien Natur an den Lärchenwurzeln vorkommenden. Mit andern Worten: es war gelungen, mit Boletus elegans auf der Lärche die Mykorrhiza zu erziehen.

Nachdem dies zustande gebracht war, konnte nun auch eine Ansahl weiterer Fragen untersucht werden, nämlich:

- a) Db Boletus elegans auf die Lärche allein beschränkt ist oder ob er auch auf andern Nadelhölzern Mykorrhizen bildet? Es wurden zu diesem Zwecke Rasen dieses Pilzes mit kleinen, pilzsrei erzogenen Kiesern und Fichten zusammengebracht. Auch hier entwickelten sie sich gut, aber sie brachten es nicht zur Bildung typischer Mystorrhizen. Es entstand kein Pilzmantel um die Wurzeln herum und auch das Hartigsche Netz kam nicht zur Entwicklung. Wohl aber drangen Zweige des Pilzes in die Rindenzellen ein, aber wahrscheinlich wurden sie dort nicht verdaut. Melin ist der Anssicht, daß sich in diesem Falle der Boletus elegans als Parasit verhält und bezeichnet diese Art der Pilzentwicklung als Pseudosmykorrhiza. Boletus elegans scheint es somit nur auf der Lärche zur typischen Mykorrhizabildung zu bringen.
- b) Umgekehrt erhob sich die Frage, ob auch Mykorrhizapilze anderer Bäume auf Lärchen Pilzwurzeln bilden? Melin verwendete zur Beantwortung dieser Frage die Myzelien, die er aus Kiefernund Fichten-Mykorrhizen erzogen hatte und es ergab sich, daß Mycelium Radicis silvestris α und β wirklich auch auf der Lärche Pilzwurzeln bilden, während Mycelium Radicis silvestris γ und Mycelium Radicis Abietis nur Pseudomykorrhizen produzierte.

In ähnlicher Weise, wie ex für Boletus elegans geschehen, nahm nun Melin auch andere Boletus-Arten in Kultur, so z. B. Boletus luteus. Und da die auf Nährsubstraten erzogenen Kasen dieser Art sehr große Ähnlichkeit mit Mycelium Radicis silvestris a, also einem der Kiesernsmykorrhizenpilze zeigten, so wurden Syntheseversuche mit Boletus luteus und Kiesernpslänzchen ausgesührt. In der Tat führten diese ebenfalls zu einem positiven Resultat. Auch mit Kulturen von Boletus granulatus, variegatus und badius ließen sich auf Kiesern Mykorrhizen erziehen. Weitere Versuche zeigten sodann, daß die meisten Vilze,

welche auf der gewöhnlichen Kiefer Mykorrhizen bilden, sich auch bei der Pilzwurzel der Bergkiefer beteiligen können.

Neben den Untersuchungen mit Nadelhölzern nahm sodann Melin auch solche mit Laubhölzern vor, und zwar speziell mit Birke und Espe. Zu den in Birken= und Espenbeständen häufigen Hutpilzen ge= hören Boletus scaber und rufus. Auch bei diesen wurde von Frucht= körperstückchen ausgegangen: Boletus scaber bildete auf künstlichem Nährsubstrat gutentwickelte Rasen, aber Boletus rusus wuchs aus den Fruchtkörperstücken nur ganz schwach aus und bildete keine Rasen. Doch in beiden Fällen setzte eine reichliche Entwicklung ein, sobald der Pilz mit Birken= oder Espenpflänzchen zusammengebracht wurde. und in beiden Fällen auch entstanden Mykorrhizen. — Allein Boletus scaber und rufus sind nicht die einzigen Mykorrhizabildner auf der Birke; vielmehr wurden erfolgreiche Synthesen ebenfalls erreicht mit Tricholoma brunnea und mit dem Fliegenschwamm Amanita muscaria, also mit Agaricaceen. Ebenso dürfte der Steinpilz, Boletus edulis, hierher gehören. Das auffälligste ist aber der weitere Befund Melins, daß auch das Mycelium Radicis silvestris y der Kiefer auf der Birke Pilzwurzeln entwickeln kann.

Das Bild, welches sich aus diesen Versuchen ergibt, ist also ein recht buntes: Es gibt Pilze, die streng spezialisiert zu sein scheinen, so Boletus elegans auf der Lärche, andere können im Gegensatz dazu nicht nur auf verschiedenen Nadelhölzern, sondern auch auf Laubhölzern Mykorrhizen bilden, und umgekehrt können auf demselben Baum verschiedene Pilze auftreten. Weitere Ausdehnung dieser Untersuchungen wird jedensalls die Mannigfaltigkeit der möglichen Kombinationen noch vermehren. Und was hier für die Hymenomyceten nachgewiesen wurde, das dürste auch für manche Gastromyceten und für die Tuberaceen gelten.

3. Zum Schlusse müssen wir noch auf die Frage eintreten, wie das Verhältnis zwischen Pilz und Wurzel aufzufassen sei. Frank hatte, wie wir bereits sahen, die Mykorrhiza der Waldsbäume als Symbiose aufgefaßt und bei der endotrophen Orchideens Mykorrhiza ist durch Bernard und Burgeff der Nachweis für diese Ansschauung geleistet. Zu was für Schlüssen führen nun Melins Versuche? Ganz klar ergibt sich aus denselben zunächst, daß jedenfalls

der Pilz von der Wurzel einen Vorteil zieht, denn in allen Kulturen erfuhr seine Entwicklung eine Förderung, sobald er mit der Wurzel in Beziehung trat. Ferner scheint die Fruchtkörperbildung nur im Zusammenhang mit der Mykorrhiza zu Stande zu kommen. Wie verhält es sich aber mit der Abhängigkeit des Baumes vom Vilz? Die Versuche zeigen, daß hier im Gegensatzu den Orchideen seine Reimung ganz ebensogut ohne den Vilz erfolgen kann, und Nobbe hat schon früher Kiefern, Fichten, Lärchen und Buchen ganz ohne Vilz während 25 Jahren in üppigster Entwicklung gehalten. Die Bäume brauchen also den Pilz nicht unbedingt. Man kann es daher verstehen, daß manche das Verhältnis als ein von Seiten des Vilzes einseitig parasitisches ansehen. Dem gegenüber wirft Melin in die Wagschale, daß eine Verdauung der in die Zellen eindringenden Bilzfäden ftatt= findet, und daß sich doch unter gewissen Bedingungen die Pflänzchen in künstlichen Kulturen mit dem Pilz besser entwickeln als ohne ihn. Er hält deshalb daran fest, daß Wurzel und Pilz einander gegenseitig fördern, daß es sich also um eine wirkliche Symbiose handelt. Diese ift aber für den Baum nicht unter allen Umständen unentbehrlich, vielmehr liegt die Sache so, daß "auf gewissen Böden die Mykorrhizen notwendig sind, wenn sich die Bäume optimal entwickeln ober über= haupt wachsen sollen. Mit andern Worten: dank den Mykorrhizapilzen hat der Wald auf einen Boden vordringen können, den er sonst nicht hätte erobern können".

Wenn auch in Beziehung auf das gegenseitige Verhältnis von Pilz und Wurzel noch vieles abzuklären bleibt, so haben die Untersuchungen Melins vor allem den großen Fortschritt gebracht, daß es jetzt zum ersten Male gelungen ist, in ganz unzweideutiger Weise bestimmte Arten von höheren Pilzen, und zwar Hymenomyceten als Myskorrhizabildner festzustellen und dadurch zugleich für das Auftreten gewisser Pilzarten in bestimmten Waldbeständen eine klare Begründung zu geben.