Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss foresty journal = Journal forestier suisse

Herausgeber: Schweizerischer Forstverein

Band: 121 (1970)

Heft: 5

Artikel: Über das Zusammenleben der höheren Pflanzen mit den Mikroorganismen des Bodens unter besonderer Berücksichtigung der Mykorrhizen

Autor: Schüepp, H.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-766902

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: 17.08.2025

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

Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen
Journal forestier suisse

121. Jahrgang Mai 1970 Nummer 5

Über das Zusammenleben der höheren Pflanzen mit den Mikroorganismen des Bodens unter besonderer Berücksichtigung der Mykorrhizen

Von *H. Schüepp*, Wädenswil Oxf. 181.35

(Eidg. Forschungsanstalt für Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil)

In den letzten Jahrzehnten hat sich die Forderung, die Lebewesen vermehrt in ihrer natürlichen Umgebung zu studieren, in zunehmendem Maße durchgesetzt. Die Ökologie, das heißt die Wissenschaft, die sich mit den gegenseitigen Beziehungen der Lebewesen untereinander und zu ihrer Umwelt befaßt, hat sich denn auch zu einem sehr bedeutenden Zweig der Biologie entwickelt. Die Erforschung der Vielgestaltigkeit der Lebensvorgänge im Boden steht jedoch weitgehend noch in ihren Anfängen, und die erzielten Fortschritte nehmen sich relativ bescheiden aus gemessen zum Beispiel an den auf dem Gebiete der Biochemie der Mikroorganismen hervorgebrachten Resultaten. Die an internationalen Kongressen vorgetragenen Forschungsergebnisse sowie die neulich erschienenen Literaturbearbeitungen (Alexander, 1964, Müller, 1965) zeigen jedoch deutlich, daß in den letzten Jahren das Interesse an den Wechselbeziehungen der Mikroorganismen unter sich und zu ihrer biotischen und abiotischen Umwelt beträchtlich zugenommen hat, und daß vermehrt experimentelle Untersuchungen anstelle von beschreibenden Studien traten.

Die Wurzeln stehen in einem viel engeren und vielseitigeren Kontakt mit den sie umgebenden Organismen als die oberirdischen Teile der Pflanzen. Bezüglich der oberirdischen Pflanzenteile ist neben der Konkurrenz um Raum und Licht der Befall von krankheitserregenden Bakterien und Pilzen sowie von tierischen Schädlingen von ökologischer Bedeutung, wodurch eine Pflanzengesellschaft wesentlich beeinflußt oder umgestaltet werden kann.

Im Boden bestehen enge Beziehungen zwischen den Wurzeln der verschiedenen Pflanzen. In diesem Zusammenhang sei an die Konkurrenz um Wasser und Nährstoffe, an toxische Wurzelausscheidungen oder an wurzelparasitische Blütenpflanzen erinnert. Daneben sind jedoch die vielseitigen Wechselwirkungen zwischen Wurzeln und Mikroorganismen von überragender Bedeutung.

Auf die Vielzahl und Mannigfaltigkeit der im Boden vorhandenen Mikroorganismen kann hier nicht näher eingegangen werden, doch soll im folgenden anhand der Einteilung der Bodenmikroorganismen, die nach verschiedenen Gesichtspunkten erfolgen kann, auf einige Zusammenhänge und Probleme hingewiesen werden.

I. Gruppierung der Mikroorganismen nach bestimmten Lebensräumen

Nicht für alle Mikroorganismen ist der Boden als Lebensraum von gleicher Bedeutung. Früher oder später kommen praktisch alle Mikroorganismen oder deren Fortpflanzungsorgane in den Boden. Die meisten Organismen sterben ab und zerfallen; ein Teil ist imstande, eine Zeitlang im Boden weiter zu vegetieren oder aber in einem Ruhestadium oft recht lange zu überdauern. Daneben gibt es Organismen, für die der Boden den natürlichen Lebensraum darstellt. Die Mikroorganismen, die im Boden gefunden werden, können nach Burges (1965) somit in drei Gruppen eingeteilt werden: Solche, die den größten Teil ihres Lebens im Boden verbringen; solche, die in erster Linie Pflanzen oder Tiere befallen, jedoch in der Erde wenigstens eine Zeitlang ihr Wachstum fortsetzen; und jene, die auf irgendeine Weise in die Erde gelangen und in einer Dauerform auf unbestimmte Zeit im Boden verharren.

Oft werden die in bestimmten Lebensräumen vorkommenden Mikroorganismen in Gruppen zusammengefaßt. So spricht man etwa von streuabbauenden oder holzzerstörenden Organismen; daneben gibt es besonders geartete Populationen von Mikroorganismen unter extremen Umweltbedingungen wie zum Beispiel in einer Geröllhalde, in einem Hochmoor, in Steppe, Wüste oder unter andern klimatisch oder geologisch besonders gearteten Voraussetzungen.

Von besonderer Bedeutung sind die auf die Rhizosphäre der höheren Pflanzen spezialisierten Mikroorganismen. Unter Rhizosphäre versteht man jenen Bodenbereich, der durch die Wurzel physikalisch, chemisch und biologisch beeinflußt wird. Die Wurzeln bieten in ihrer unmittelbaren Umgebung, auf ihrer Oberfläche oder in ihrem Gewebe spezifische Lebensräume mit den für Wachstum und Entwicklung vieler Mikroorganismen erforderlichen Bedingungen. Der Transport von Substanzen, bedingt durch Aufnahme von Nährstoffen, die Ausscheidung von Stoffwechselprodukten und der ständige Zerfall und Abbau der äußersten Wurzelgewebe geben der Rhizosphäre ein besonderes Gepräge. Die Besiedlung dieser Zone durch Mikroorganismen ist überaus dicht, verglichen mit dem übrigen Bodenbereich. An der Wurzeloberfläche vermögen in gewissen Fällen sehr dichte Bakterienpopulationen die Wurzeln von ihrer weitern Umwelt abzuschirmen und somit die Ernährungsvorgänge der Pflanze weitgehend zu bestimmen; diese Erscheinung wird etwa als Bakteriorhiza (Bakterienwurzel) bezeichnet (Müller, 1965). Auch von Pilzen ist die Rhizosphäre meist stark

besiedelt. Dichte und Zusammensetzung der Pilzpopulation ist sehr verschieden je nach Art und Alter der Pflanze.

Eine besondere Form des Zusammenlebens zwischen Pflanze und Pilz bilden die Mykorrhizen (Pilzwurzeln), wobei die jungen, für die Nahrungsaufnahme verantwortlichen Wurzelpartien völlig von Pilzgewebe umhüllt oder aber von Pilzhyphen und andern pilzlichen Organen besiedelt werden. Über Beobachtungen von Mykorrhizen wurde schon vor mehr als hundert Jahren berichtet. Seither wurden zahlreiche Erscheinungsformen auf sehr vielen Pflanzenarten beschrieben.

Die Mykorrhizen werden in erster Linie nach ihrer Erscheinungsform charakterisiert und entsprechend als ektotroph oder endotroph bezeichnet; die beiden Gruppen sind jedoch durch verschiedene Übergangsformen miteinander verbunden.

Bei ektotrophen Mykorrhizen (Abbildung 1) umgibt der Pilz die Wurzel samt Wurzelspitze mit einer aus mehreren Schichten von Pilzzellen bestehenden Hülle. Von dieser Hülle oder diesem Mantel dringen Pilzhyphen in die Interzellularräume der Wurzel ein (Abbildung 2 und 3). Durch den Pilzbefall wird das Längenwachstum der Wurzel reduziert, die Wurzelverzweigungen verändert und die Ausbildung von Wurzelhaaren unterdrückt. Ektotrophe Mykorrhizen sind besonders bei Nadelhölzern und Buchengewächsen bekannt, kommen jedoch auch auf andern Waldbäumen sowie auch auf Obstbäumen vor.

Als endotrophe Mykorrhizen werden die übrigen histologischen Vereinigungen von Pilz und Wurzel bezeichnet, die kaum durch äußerlich sichtbare Merkmale hervortreten und nur bei mikroskopischen Untersuchungen von Wurzelschnitten erkennbar sind. Die Pilzhyphen dringen in die Zellen und Interzellularräume der Wurzeln ein; die Leitungsbahnen werden jedoch meist nicht besiedelt. In den Pflanzenzellen bilden die Pilze oft charakteristische bäumchenartige Hyphengebilde (Arbuskeln) oder bläschenförmige Hyphenanschwellungen (Vesikeln). Endotrophe Mykorrhizen kommen bei krautigen und verholzten Pflanzen sowie auch bei Moosen und Farnen vor. Ihre Verbreitung läßt sich nur schwer überblicken; es liegen Schätzungen vor, wonach mehr als die Hälfte der in Europa vorkommenden Pflanzenarten mit Wurzelpilzen vergesellschaftet sind (Rippel-Baldes, 1952). Am besten untersucht sind die Mykorrhizen der Orchideen. Die Orchideen und einige Vertreter anderer Familien sind obligate Mykorrhiza-Pflanzen, das heißt Pflanzen, die sich nicht ohne Pilze entwickeln können; sie werden auch obligat mykotrophe Pflanzen genannt. Die übrigen Mykorrhiza-Pflanzen sind fakultativ mykotroph, das heißt, sie können sich mit oder ohne Pilz entwickeln. Eine Übersicht über den heutigen Stand der Mykorrhiza-Forschung wurde kürzlich von Boullard (1968) veröffentlicht.

II. Systematische Stellung der Boden-Mikroorganismen

Die Einteilung der in einem gegebenen Lebensraum vorhandenen Organismen nach ihrer systematischen Stellung ist von grundlegender Bedeutung. Unter den im Boden vorhandenen Bakterien und Pilzen finden sich Vertreter aus sehr vielen über das ganze System verteilten Gruppen, wobei gewisse Ordnungen und Familien durch besonders zahlreiche Formen vertreten sind. Da es sich dabei um Zehntausende von Pilz- und Bakterienarten handelt, besteht die Gefahr, daß der Aufwand für die Bestimmungen, die Aufzählungen und Beschreibungen ins Endlose wächst. Der Bodenmikrobiologe steht in der schwierigen Situation, sich einerseits nicht in der Mannigfaltigkeit der Formen zu verlieren, anderseits aber die zu untersuchenden Mikroorganismen doch eindeutig beschreiben zu müssen und im System einzuordnen, um sie wiederzuerkennen, sie andern Mikroorganismen gegenüberzustellen und um die eigenen Resultate mit denjenigen anderer zu vergleichen.

Als Partner bei den ektotrophen Mykorrhizen der Wald- und Obstbäume sind besonders Pilze der Ordnungen *Agaricales* und *Lycoperdales* bekannt. Die *Agaricales* umfassen gegen 10 000 Arten, worunter die meisten der eßbaren oder giftigen Pilze unserer Wälder gezählt werden. Unter den etwa 200 Arten der *Lycoperdales* sind besonders die Bovisten zu erwähnen. Es ist nicht bekannt, wie viele Vertreter der beiden genannten Pilzgruppen zur Mykorrhiza-Bildung befähigt sind.

Über die systematische Zugehörigkeit der Pilze endotropher Mykorrhizen ist noch wenig bekannt. In den letzten Jahren wurde besonders über *Endogone*-Arten als Mykorrhiza-Partner verschiedener Kulturpflanzen berichtet (vergleiche Mosse, 1963, Gerdemann, 1968). Die fehlenden Kenntnisse bezüglich der endotrophen Mykorrhizen sind besonders auf die Schwierigkeiten bei der Isolation der entsprechenden Pilze zurückzuführen.

III. Gliederung nach den Ansprüchen in bezug auf physikalische Umweltbedingungen

Die Mikroflora ist von zahlreichen physikalischen Eigenschaften des Bodens, wie Feuchtigkeit, Säuregrad, Temperatur, Durchlüftung, Bodenstruktur und -textur, abhängig. Die Mikroorganismen können bezüglich ihres Verhaltens gegenüber physikalischen Faktoren betrachtet und in Gruppen zusammengefaßt werden.

Je nach der Konzentration des Sauerstoffes oder dessen Fehlen zum Beispiel wird der Abbau oder Umbau des organischen Materials durch verschiedene Gruppen von Mikroorganismen vollzogen, was eine veränderte Zusammensetzung der Abbauprodukte zur Folge hat und somit die Ernährung der Pflanzen beeinflußt. In schlecht durchlüfteten Böden geht der Gehalt an basischen Mineralstoffen zurück, und es tritt eine Versauerung des Bodens ein.

Eine andere Möglichkeit ist zum Beispiel die Einteilung bezüglich der Temperaturansprüche. Es können psychrophile (kälteliebende), mesophile (mittlere Temperaturen bevorzugende) und thermophile (wärmeliebende) Organismen unterschieden werden. Psychrophile Mikroorganismen können bei Temperaturen zwischen 0 und 10 °C und gewisse Vertreter sogar bis gegen −10 °C eine noch rege Lebenstätigkeit aufweisen. Die Lebensvorgänge der thermophilen Mikroorganismen können sich bei Temperaturen über 30 °C abspielen. Einige Vertreter vermögen bei Temperaturen bis gegen 70 °C organisches Material abzubauen (Glathe, 1959) und sind besonders bei der Umsetzung von Kompost oder Mist sowie bei der Gründüngung beteiligt.

IV. Gruppierung nach den Ansprüchen bezüglich der Nährstoffbedingungen und nach der Stellung im Kreislauf der Stoffe

Die Fähigkeiten der Mikroorganismen, den Pflanzen Nährstoffe zugänglich zu machen, ist von großer Bedeutung, sei es durch die Freisetzung von Stoffen aus den Mineralien des Muttergesteins oder durch den Abbau des organischen Materials tierischen oder pflanzlichen Ursprungs zu niedermolekularen Verbindungen (Mineralisierung). Die Mikroorganismen können somit nach ihren Fähigkeiten, im Kreislauf der Stoffe einzugreifen, betrachtet und in Gruppen zusammengefaßt werden.

Eine große Zahl von Pilzen und Bakterien vermögen Eiweiße und andere stickstoffhaltige Verbindungen abzubauen, was als Ammonifikation bezeichnet wird. Andere Arten sind zum Abbau von Zellulose und Lignin, von Hemizellulosen, Pektinen, Fetten, Gerbstoffen usw. befähigt. Zu besonderen Bakteriengruppen werden die Nitrit- und Nitratbildner zusammengefaßt, die Ammoniak zu Nitrit beziehungsweise Nitrit zu Nitrat zu oxydieren vermögen. Kleine Gruppen von Mikroorganismen haben sich spezialisiert, atmosphärischen Stickstoff zu binden (freilebende Stickstoffbinder und Knöllchenbakterien) oder gar Schwefelwasserstoff zu oxydieren, Arsenverbindungen umzuwandeln oder viele andere spezifische Reaktionen zu bewirken.

Die Beurteilung und Einteilung der Mikroorganismen nach ihrer Eignung, in den Abbau oder Umbau der Stoffe einzugreifen, ist von großer praktischer Bedeutung, da die Fruchtbarkeit des Bodens in enger Beziehung steht mit dem Kreislauf der Stoffe. Obwohl allgemein angenommen wird, daß die Bedeutung der Mikroflora der Rhizosphäre für die Ernährung und Entwicklung der höheren Pflanzen sehr groß ist, liegen diesbezüglich noch relativ wenig Ergebnisse vor.

In den Schlußbetrachtungen am internationalen Symposium über Bodenmikrobiologie in Liverpool im vergangenen Jahr kam Starkey (1968) zu folgenden zusammenfassenden Feststellungen: Alle Teilnehmer sind sich bewußt, daß die Bodenorganismen und deren Bedeutung bezüg-

lich Beschaffenheit und Zustand des Bodens zuwenig Beachtung finden und noch viel zuwenig erforscht sind. Er führt dies zurück auf die Vielgestaltigkeit der ökologischen Verhältnisse im Boden, auf die Vielfalt der Bodenlebewesen mit deren verschiedenartigen Aktivität sowie auf das Fehlen von auf der Hand liegenden Möglichkeiten zur praktischen Bodenverbesserung und zur Steigerung des Ertrages. Als größtenteils unbeantwortete Fragen bezeichnet Starkey (1968) die folgenden: Was sind die günstigen und ungünstigen Einflüsse der Rhizosphären-Mikroorganismen auf die Entwicklung der Pflanzen? Inwieweit beeinflussen die Mikroorganismen die Aufnahme von mineralischen Substanzen sowie von organischen Verbindungen? Werden von Mikroorganismen gebildete organische Verbindungen von den Pflanzen aufgenommen und wie wirken sich diese möglicherweise auf Vitalität und Wachstumsgeschwindigkeit der Pflanzen sowie auf deren Qualität als Futter und Nahrung aus? Was gibt es für Möglichkeiten, die Population der Mikroorganismen durch Bodenbeimpfung oder anderswie zum Vorteil für die Entwicklung der Pflanze zu modifizieren? Die verschiedenartigen Bedingungen zwischen Mikroorganismen und höheren Pflanzen sind noch relativ wenig erforscht. Die vorhandenen Ergebnisse lassen jedoch Bedeutung und Dringlichkeit, die einer eingehenden und umfassenden Erforschung der komplexen Wechselwirkungen zukommt, klar erkennen.

Eine besondere Stellung im Kreislauf der Stoffe nehmen die Mykorrhiza-Pilze ein. Bei den ektotrophen Mykorrhizen sind die zur Nahrungsaufnahme befähigten Wurzeln in einem Pilzgewebe eingehüllt. Die Stoffaufnahme bei den Waldbäumen erfolgt also in der Regel nicht direkt aus dem Boden, sondern über den die Wurzeln umgebenden Pilzmantel. Es steht daher außer Zweifel, daß die Mykorrhizen einen bedeutsamen Einfluß auf die Nährstoffaufnahme haben; wie sich jedoch im einzelnen die Beziehung zwischen Pilz und Wirtspflanze auswirkt, ist noch weitgehend unerforscht. Es wird allgemein angenommen, daß die Gehaltswerte an Stickstoff, Phosphor und Kalium bei Bäumen mit Mykorrhizen höher liegen als bei Bäumen ohne Pilzpartner. Besonders bei nicht optimalen Standortsverhältnissen wirken sich die Mykorrhizen auf die Ernährung günstig aus. Man nimmt an, daß schwer zugängliche, gebundene Nährstoffe durch den Pilzpartner aufgeschlossen werden.

Die Mykorrhiza-Bildung wird durch Konzentration und Verhältnisse der Nährstoffe im Boden und in der Wurzel beeinflußt sowie durch die Fähigkeit der Wurzel, das Pilzwachstum zu hemmen oder aufzuhalten.

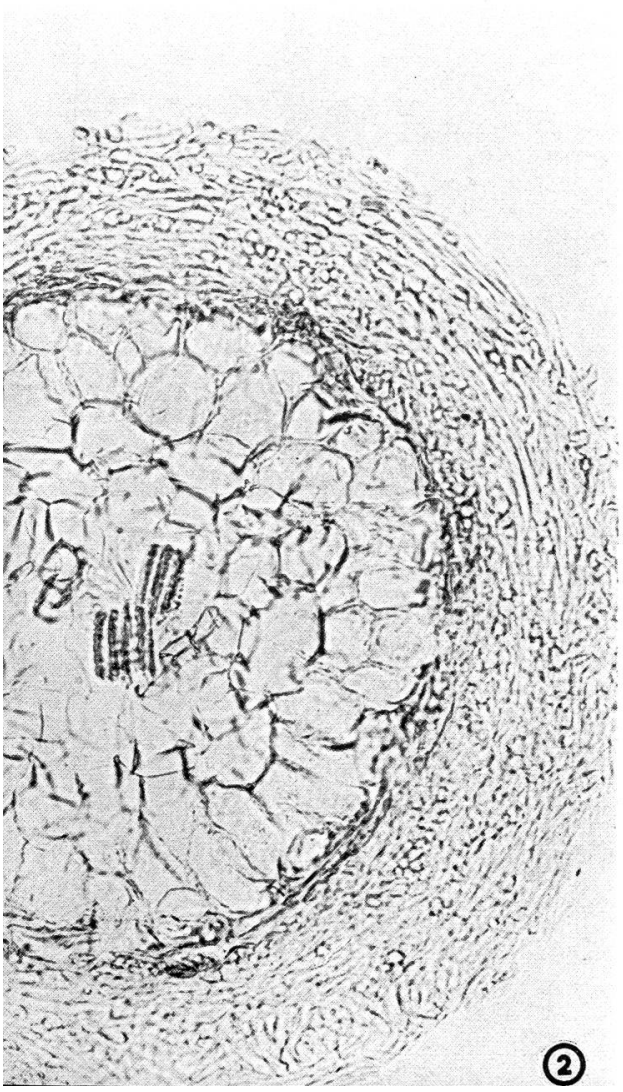
Abbildung 1

Im Rohhumus wachsende Mykorrhizen einer Buche (Vergrößerung 3mal).

Abbildung 2 und 3

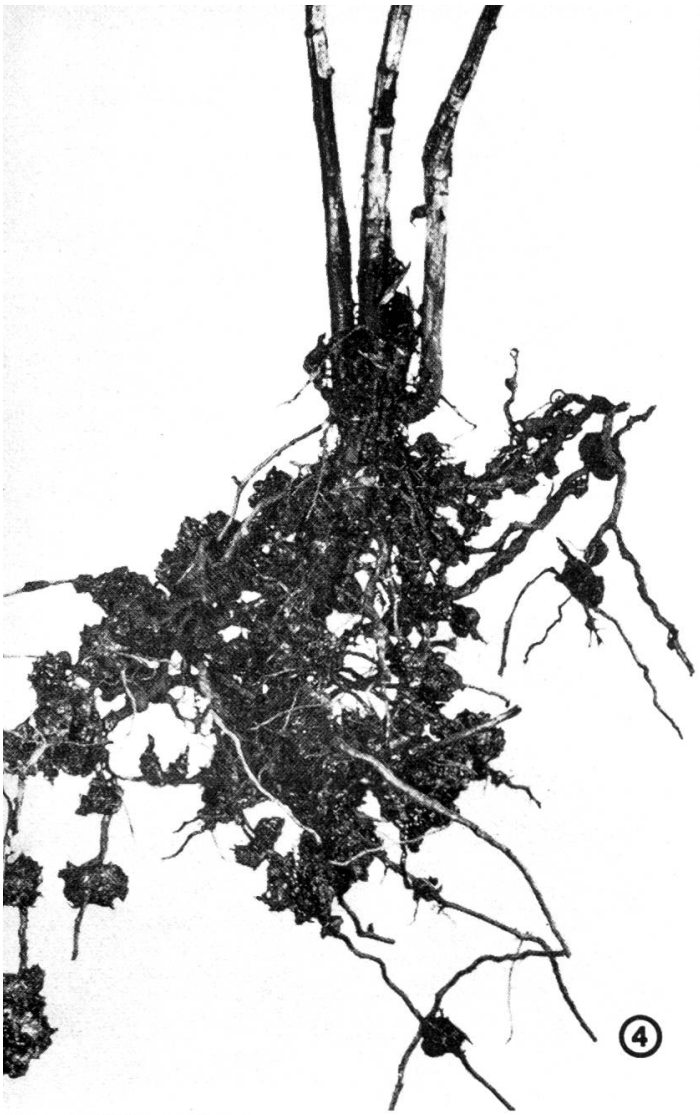
Querschnitt durch Mykorrhizen einer Buche. Der kräftige Pilzmantel besteht aus einem hyphenartigen Gewebe (Vergrößerung etwa 150- bzw. 500mal).

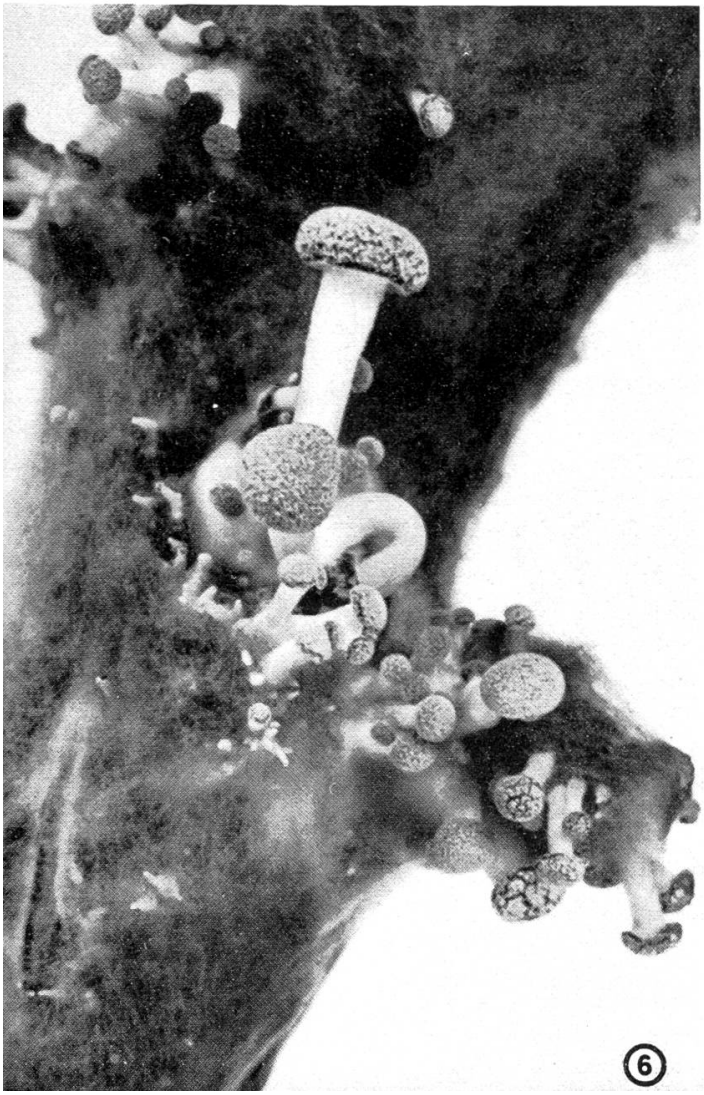
1

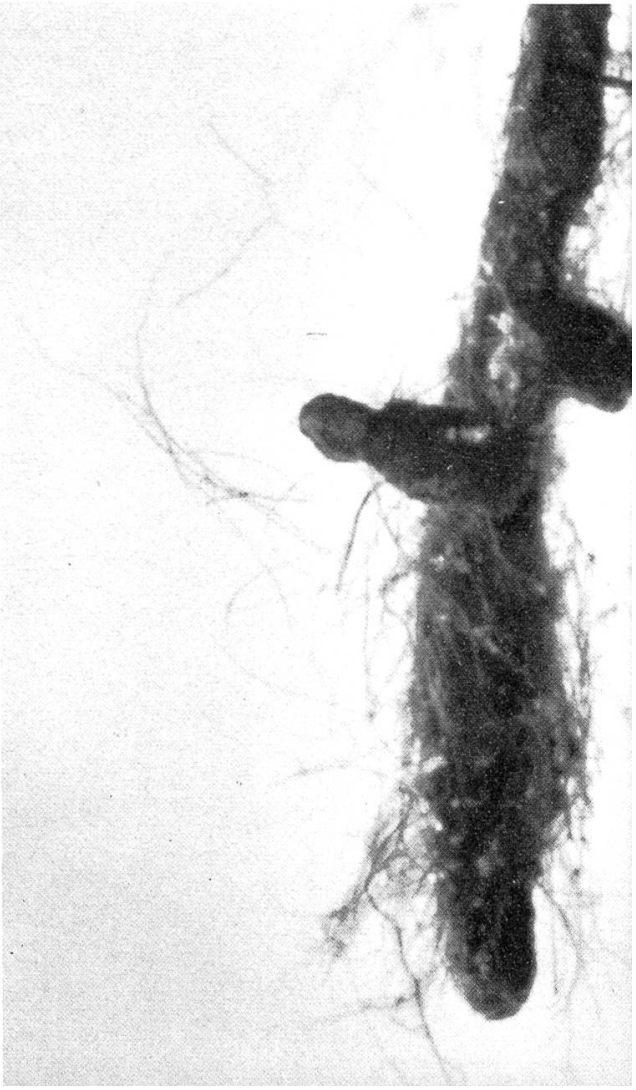


2

3


4


6



Björkman (1942) betrachtet den Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in der Wurzel als den ausschlaggebenden Faktor für die Bildung von Mykorrhizen. So führt Björkman die schwache Entwicklung von Mykorrhizen bei Lichtmangel auf den dadurch bewirkten Rückgang an Kohlenhydraten in der Wurzel zurück. Als weitere Begründung der Kohlenhydrattheorie erwähnt Björkman das Fehlen oder das verminderte Auftreten von Mykorrhizen in stickstoff- oder phosphorreichen Böden, da die Eiweißsynthese in den Pflanzen gesteigert und somit der Kohlenhydratgehalt in den Wurzeln herabgesetzt werde. Meyer (1964) weist darauf hin, daß der Mykorrhiza-Pilz selbst regulierend in den Kohlenhydrathaushalt der Wurzeln einzugreifen vermag, wobei den durch die Pilze gebildeten Wuchsstoffen eine bedeutende Rolle zukommt. Die charakteristische Reduktion des Längenwachstums bei Pilzwurzeln kann als Folge der erhöhten Wuchsstoffkonzentration betrachtet werden. Als Auswirkung der Wuchsstoffzufuhr auf den Stoffwechsel erfolgt zunehmende Stärkehydrolyse sowie die Verlagerung der Zucker von den Stärkereservoiren in die Wurzeln, womit sich der erhöhte Zuckergehalt in den Pilzwurzeln erklären ließe (Meyer, 1964). Die Abscheidung von Wuchsstoffen stellt jedoch nur einen Sektor der komplexen Wechselbeziehungen dar, die für das Zustandekommen und die Entwicklung der Mykorrhizen bestimmend sind.

Bei den endotrophen Mykorrhizen, die eine histologische Verbindung von Wurzel und Pilz darstellen, sind die Verhältnisse noch schwieriger zu erfassen. Es bestehen Übergänge, angefangen bei den Mykorrhizen der obligat mykotrophen Pflanzen bis zu jenen Fällen, wo der Mykorrhiza-Partner als toleranter, nicht gefährlicher Parasit angesehen werden kann. Es wird angenommen, daß die endotrophen Mykorrhizen besonders die Phosphoraufnahme begünstigen können. Murdoch und Mitarbeiter (1967) zeigten, daß Maispflanzen mit Mykorrhizen (Endogone spp.) schwer zugängliche Phosphorquellen viel besser auszuschöpfen vermochten als Maispflanzen ohne Pilzwurzeln.

Abbildung 4

Von Bakterien *(Agrobacterium tumefaciens)* hervorgerufene Tumore auf Himbeerwurzeln; der Krankheitserreger vermag sehr viele Holz- und Krautpflanzen zu befallen.

Abbildung 5

Von parasitischen Pilzen *(Fusarien)* zerstörte Erbsenwurzel.

Abbildung 6

Auf abgestorbener Rebenwurzel saprophytisch wachsender Pilz *(Roesleria pallida)*.

Abbildung 7

Mit Pilzmycel vergesellschaftete, keulig angeschwollene Kirschbaumwurzel (Vergrößerung 10mal).

Obwohl die Mykorrhizen eine besondere Form des Zusammenlebens von Mikroorganismen und Pflanzen darstellen, dürfen sie nicht losgelöst von der Gesamtheit der ökologischen Verhältnisse betrachtet werden, da die beteiligten Pilze zugleich die Wurzeln besiedeln und auf dem im Boden vorhandenen organischen Material leben können. In diesem Zusammenhang ist die Theorie des direkten Mineralisierungszyklus (Went und Stark, 1968) von Bedeutung, wobei die Pilzpartner von totem organischem Material Nährstoffe freisetzen und der Wurzel direkt zuführen. Beim direkten Mineralisierungszyklus werden die Nährstoffe in den Pilzhyphen vom toten Pflanzenmaterial zu den Wurzeln transportiert, wobei sehr wenig Nährstoffe in die Erde abgegeben werden. Die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Mykorrhiza-Partnern sind noch weitgehend unerforscht. Es bedarf auch hier, wie allgemein bezüglich des Kreislaufes der Stoffe im Boden, noch vieler eingehender Untersuchungen. Die in der Literatur vorliegenden Resultate bezüglich des Zusammenlebens von Mykorrhiza-Pilzen und Pflanzenwurzeln wurden von Harley (1968) zusammengefaßt und eingehend diskutiert.

V. Parasitische, saprophytische oder symbiotische Lebensweise

Die Mikroorganismen im Boden können auch bezüglich ihres Verhaltens gegenüber den höheren Pflanzen eingeteilt werden. Man spricht von Parasiten, wenn Pilze oder Bakterien eine Pflanze angreifen, besiedeln und schädigen oder zum Absterben bringen (Abbildung 4 und 5); unter Symbiose versteht man eine Lebensgemeinschaft von zwei oder mehreren Organismen, die sich auf alle beteiligten Partner vorteilhaft auswirkt oder gar für deren Entwicklung und deren Überleben unerläßlich ist; als Saprophyten gelten Organismen, die sich auf abgestorbenem Material entwickeln, ohne die umgebenden Organismen direkt zu beeinflussen (Abbildung 6). Aus der Verhaltensweise gegenüber den höheren Pflanzen ergibt sich jedoch keineswegs eine feste Einteilung in die drei genannten Gruppen. Die verschiedenen, vielfältigen Formen des Zusammenlebens sind durch fließende Übergänge miteinander verbunden. Eine symbiotische Phase wird oft von einer parasitischen Phase abgelöst. Viele Bakterien oder Pilze können je nach den vorliegenden Bedingungen als Saprophyten, als Symbionten oder als Parasiten in Erscheinung treten.

Die vieldiskutierte Frage, ob Mykorrhizen tatsächlich als Symbiose aufgefaßt werden können, läßt sich nicht allgemein gültig beantworten. Einerseits liefert der Pilz der Pflanze wertvolle, in gewissen Fällen für die Entwicklung unerläßliche Aufbaustoffe; anderseits ist die befallene Pflanze ständig bedroht, durch den Pilz geschädigt oder gar zum Absterben gebracht zu werden (Abbildung 7). Das labile Gleichgewicht zwischen den beiden Partnern hängt sehr stark von den Umweltfaktoren ab, welche oft entscheiden, ob es zu einer Symbiose, zu einem eigentlichen Parasitismus oder zu einem

nicht schädlichen, geduldeten Parasitismus kommt. Die über dieses Thema veröffentlichten Kontroversen gehen je nach den zur Diskussion gestellten Beispielen auseinander.

Anhand des Beispiels der Orchideenmykorrhizen läßt sich besonders deutlich darlegen, warum die Mykorrhizen nicht schlechthin als Symbiose zwischen Pilz und Pflanze bezeichnet werden können. Die faszinierende Tatsache, daß die meist weniger als ein γ ($1\,\gamma = 0{,}000001$ g) wiegenden, ohne Nährstoffvorräte ausgebildeten Orchideensamen nur im Beisein von Pilzen keimen, hat schon früh das Interesse der Mikrobiologen geweckt. Es konnte gezeigt werden, daß Pilze den Orchideenembryo befallen können, ohne diesen jedoch abzutöten; vielmehr versehen die Pilzpartner den Keimling mit den zur Entwicklung notwendigen Kohlenstoffverbindungen. Der Keimling setzt sich nach erfolgter Pilzinfektion zur Wehr und dämmt den Pilz ein, bezieht von ihm jedoch die lebensnotwendigen Nährstoffe. Nur in wenigen Fällen kommt das subtile Gleichgewicht zwischen Pilzbefall und Abwehr des Orchideenembryos zustande. Dies erklärt, warum nur ein kleiner Teil der Orchideensamen sich zu Pflanzen entwickeln können. Gäumann (1951) bezeichnet das Zusammenspiel von Pilz und Orchideenkeimling als chronischen Krankheitszustand, der sich nach außen als ein harmonisches Gleichgewicht darstellt.

Es gibt relativ wenig exakte Untersuchungen der Wechselbeziehungen zwischen Pilz und Wirtspflanze, welche die Bedeutung der Mykorrhizen in den einzelnen Fällen abschließend zu beurteilen und zu erklären vermöchten. Viele Hinweise und praktische Erfahrungen zeigen jedoch, daß ektotrophe Mykorrhizen bei Aufforstungen in Prärie und Steppe, in Hochmooren oder andern nicht bewaldeten Gebieten von ausschlaggebender Bedeutung sein können. In vielen Fällen entwickeln sich Bäume nicht oder nur mangelhaft ohne Mykorrhizen.

Auf die besondere Bedeutung der Mykorrhizen bei der Nachzucht von Waldbäumen wurde von Göbl (1967) in dieser Zeitschrift hingewiesen. Neue Erkenntnisse über das Zusammenleben der Mykorrhiza-Partner wie auch die Beurteilung der gegenseitigen Beziehungen zwischen Mikroorganismen und höheren Pflanzen allgemein erfordern umfassende und eingehende Untersuchungen und besonders die Weiterentwicklung geeigneter Untersuchungsmethoden.

Résumé

La vie communautaire des végétaux supérieurs et des micro-organismes du sol, en particulier des mycorrhizes

On a, durant les dernières décennies, reconnu de plus en plus l'intérêt présenté par l'étude des êtres vivants dans leur environnement naturel. L'écologie, science s'occupant des rapports mutuels des êtres vivants entre eux et avec leur milieu, s'est en conséquence largement développée et représente aujourd'hui une branche importante de la biologie. L'exploration des processus vitaux multiformes existant dans le sol n'en est encore qu'à ses débuts et, comparativement aux résultats enregistrés par exemple dans la biochimie des micro-organismes, la progression demeure modeste.

Regroupement des micro-organismes selon leur localisation

Le sol n'a pas, en tant qu'espace vital, la même signification pour tous les micro-organismes. Pratiquement leur totalité, ou du moins leurs éléments reproducteurs, y séjournent à un moment donné, la plupart y meurent et s'y décomposent. Quelques uns y végètent un certain temps, d'autres y demeurent souvent assez longtemps en état de diapause.

Les micro-organismes de la zone radiculaire des végétaux supérieurs sont particulièrement importants. Les racines présentent dans leurs environs immédiats, à leur périphérie et dans leurs tissus, des conditions favorables à la croissance des micro-organismes. L'absorbtion des substances nutritives, l'excrétion des résidus du métabolisme et la décomposition ininterrompue des tissus externes créent un échange de substances donnant à la zone radiculaire un caractère particulier.

Les mycorrhizes sont une forme singulière de communauté entre plante et champignon : les jeunes parties de racines auxquelles incombe l'assimilation des substances nutritives sont entièrement enveloppées de tissus cryptogamiques ou colonisées par des filaments mycéliens ou par d'autres organes du champignon. On distingue, selon leur mode d'association, deux types de mycorrhizes, ectotrophes et endotrophes, avec des formes transitoires.

Place des micro-organismes du sol dans la systématique

Les bactéries et les champignons présents dans le sol appartiennent à de très nombreux groupements répartis sur tout le système, certains ordres et certaines familles étant particulièrement bien représentés. Les dizaines de milliers d'espèces cryptogamiques et bactériennes qu'il s'agirait de déterminer, recenser et décrire menacent ce travail de gigantisme. La microbiologie du sol connaît en celà une situation difficile : d'une part ne pas s'égarer dans l'extrême diversité des formes ; d'autre part se trouver, pour les besoins de l'identification ultérieure, de la comparaison avec d'autres micro-organismes et de la mise en parallèle des propres résultats avec d'autres découvertes, dans l'obligation de décrire sans équivoque et d'ordonner les éléments étudiés dans la systématique.

Classement selon des conditions physiques du milieu d'élection

La microflore dépend de nombreuses propriétés physiques du sol telles l'humidité, l'acidité, la température, l'aération, la structure et la texture. Le comporte-

ment des micro-organismes face à ces facteurs physiques peut servir de base de référence pour la classification.

Regroupement selon les exigences nutritives et la position dans le cycle de la matière

Significative est la faculté des micro-organismes de rendre accessibles à la plante des matières nutritives, soit en libérant ces matières à partir de substances minérales du sous-sol, soit en désagrégeant les matériaux organiques d'origine animale ou végétale en composants de faible poids moléculaire (minéralisation). Les micro-organismes peuvent être de la sorte considérés et regroupés selon leur capacité d'intervenir dans le cycle de la matière. La signification pratique de cette façon de procéder est particulière du fait que la fertilité du sol est étroitement liée à ce cycle. Bien que le rôle important de la microflore de la zone radiculaire dans la nutrition et le développement des végétaux supérieurs soit généralement reconnu, les résultats le concernant sont encore peu nombreux.

Starkey (1968) énonce les questions non résolues que voici : Quels sont les effets favorables et défavorables des micro-organismes de la zone radiculaire sur le développement de la plante ? Dans quelle mesure l'absorption des substances minérales et des composés organiques est-elle influencée par les micro-organismes ? Les dérivés organiques formés par les micro-organismes sont-ils assimilés par les plantes, et quelles sont les répercussions de cette absorption sur leur vitalité et leur vitesse de croissance ainsi que sur leur qualité fourragère et nutritive ? Quelles sont les possibilités — inoculation ou autres — de modifier avantageusement pour la croissance de la plante la population de micro-organismes ?

Les mycorrhizes ectotrophes se manifestent par l'enveloppement dans un tissus cryptogamique des racines assurant l'assimilation des substances nutritives. L'absorption ne se fait donc pas, chez les arbres, directement à partir du sol mais par l'entremise du manchon mycélien. On admet généralement que la teneur en azote, phosphore et potassium est plus élevée chez les arbres avec mycorrhizes que chez ceux qui en sont privés. Les conditions sont plus complexes encore chez les mycorrhizes endotrophes, consistant en une liaison histologique entre racine et champignon. Il existe des formes transitoires, allant des plantes à mycorrhizes obligatoires jusqu'aux cas où les mycorrhizes peuvent être considérés comme parasites tolérés et non dangereux.

Bien que les mycorrhizes représentent une forme particulière d'association, on ne peut les considérer que dans un cadre écologique général : les champignons en question peuvent en effet coloniser les racines ou vivre sur le matériel organique présent dans le sol. Il faut souligner dans ce contexte l'importance de la théorie du cycle direct de minéralisation (Went et Stark, 1968) selon laquelle le partenaire cryptogamique libère des substances nutritives à partir du matériel organique dépérissant et le conduit directement aux racines.

Mode de vie parasitaire, saprophytique ou symbiotique

Il est également possible de procéder à la classification des micro-organismes du sol sur la base de leur comportement envers les végétaux supérieurs. Parasites sont les champignons et les bactéries qui attaquent et colonisent une plante en l'endommageant ou la faisant dépérir. La symbiose est une association de deux ou plusieurs organismes, association pouvant être simplement profitable à tous les partenaires concernés ou même indispensable à leur survie et à leur développement. Sapro-

phytes sont les organismes qui croissent sur un support mort sans influencer directement les organismes environnants. Le comportement envers les végétaux supérieurs ne permet cependant aucunement la classification définitive dans l'un des trois groupes sus-nommés. Les diverses formes d'association connaissent en effet de nombreuses transitions. Une phase parasitaire succèdera souvent à une phase symbiotique. De nombreux champignons et bactéries peuvent se manifester selon les conditions sous les trois formes d'association.

La question très discutée de savoir si les mycorrhizes sont réellement une symbiose ne peut être réglée de façon définitive. En effet si le champignon livre à la plante des substances précieuses, dans certains cas indispensables à son développement, celle-ci est constamment sous la menace de se voir endommagée, voire atteinte mortellement par lui. L'équilibre précaire entre les partenaires dépend fortement des facteurs du milieu ; ce sont eux qui déterminent souvent si l'association prendra la forme d'une symbiose, d'un parasitisme proprement dit, ou d'un parasitisme inoffensif et toléré. *Traduction : J.-F. Matter*

Zitierte Literatur

Alexander, M., 1967: Soil microbiology. 472 S. Wiley & Sons, New York.

Björkman, E., 1942: Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. Symb. Bot. Ups. *6,* 1—190

Boullard, B., 1968: Les Mycorrhizes. 135 S. Masson-Editeurs, Paris.

Burges, A., 1965: The soil microflora — its nature and biology. In: *K. F. Baker* und *W. C. Snyder,* Ecology of soil-borne plant pathogens, 21—32. Univ. California Press, Berkeley, Los Angeles.

Gäumann, E., 1951: Pflanzliche Infektionslehre. 681 S. Birkhäuser-Verlag, Basel.

Gerdemann, J. W., 1968: Vesicular-arbuscular mycorrhiza and plant growth. Ann. Rev. Phytopathol. *6,* 397—418

Glathe, H., 1959: Die Selbsterhitzung in der Natur. Zbl. Bakt. II *113,* 18—31

Göbl, Friederike, 1967: Das Mykorrhizaproblem bei der Nachzucht verschiedener Holzarten. Schweiz. Z. Forstwes. *118,* 282—293

Harley, J. L., 1968: Mycorrhiza. In: *G. C. Ainsworth* und *A. S. Sussman,* The fungi, 139—178. Academic Press, New York.

Meyer, F. H., 1964: Neue Erkenntnisse über das Zusammenleben von Pilz und Baum. Umschau *64,* 325—328

Mosse, Barbara, 1963: Vesicular-arbuscular mycorrhiza: an extreme form of fungal adaptation. In: *P. S. Nutman* und *B. Mosse,* Symbiotic associations, 146—170. Cambridge Univ. Press, London und New York.

Müller, G., 1965: Bodenbiologie. 889 S. Fischer-Verlag, Jena.

Murdoch, C. L., Jackobs, J. A., und *Gerdemann, J. W.,* 1967: Utilization of phosphorus sources of different availability by mycorrhizal and nonmycorrhizal-maize. Plant Soil *17,* 329—334

Rippel-Baldes, A., 1952: Grundriß der Mikrobiologie. 404 S. Springer-Verlag, Berlin.

Starkey, R. L., 1968: The ecology of soil bacteria — discussion and concluding remarks. In: *T. R. G. Gray* und *D. Parkinson,* The ecology of soil bacteria, 635—646. Liverpool Univ. Press.

Went, F. W., und *Stark, N.,* 1968: Mycorrhiza. Bio Science *18,* 1035—1039