

Die physiologische und ökologische Bedeutung der Mykorrhiza

Von Wolfgang R a w a l d *

Seit die Pioniere der Mykorrhiza-Forschung (Stahl, Frank, Pfeffer, Kamienski, Hartig usw.) in der zweiten Hälfte des vergangenen Jahrhunderts die ersten Originalarbeiten zum Mykorrhizaprobem veröffentlicht haben, ist außerordentlich viel Neues hierüber erschienen. Doch nicht nur die Intensität, mit der dieses Gebiet bearbeitet wurde, läßt die Mykorrhiza sehr aktuell und interessant sein; vielmehr enthalten diese Arbeiten neben zahlreichen sehr wertvollen Ergebnissen und Erkenntnissen eine Fülle verschiedener Ansichten und Theorien, die sich zum Teil – wie auch einige Ergebnisse – nicht unwesentlich widersprechen. Das ist weitgehend auch heute noch so.

Forscher aus aller Welt haben sich an der Bearbeitung des Mykorrhizaproblems beteiligt: aus Japan, Polen, Italien, Portugal, Frankreich, Österreich und den USA. Die Schwerpunkte der Mykorrhiza-Forschung sind aber in England, in der Sowjetunion und nicht zuletzt in Schweden zu suchen, das man, ohne zu übertreiben, als das klassische Land der Mykorrhiza-Forschung bezeichnen darf. In Deutschland ist diese Forschung, so gut sie sich dank der Arbeiten von Stahl, Frank, Pfeffer, Hartig, Tubeuf u. a. anfangs auch anließ, sehr vernachlässigt worden. Nur die speziellen Gebiete der *Orchideen-* und *Ericaceenmykorrhiza* fanden in Burgeff einen klassischen Bearbeiter, dessen Ergebnisse durch Freisleben, Fuchs, Ziegenspeck u. a. wertvolle Ergänzung erfahren haben. Davon abgesehen, ist über Mykorrhiza, speziell über die Forstpflanzenmykorrhiza, in Deutschland während der letzten Jahrzehnte kaum gearbeitet worden. Um so erfreulicher ist es, daß in den letzten Jahren ein nicht zu verkennender Aufschwung in der Mykorrhiza-Forschung zu verzeichnen ist. Denn heute arbeiten in Deutschland auf diesem Gebiete: Burgeff (Würzburg), Bergemann (Hamburg), Linnemann (Hann. Münden), Lyr und Werlich (Eberswalde), die Winter-Schule (Köln), Otto (Pillnitz) und Rawald (Weimar); nicht zu vergessen eine Arbeit mit speziell antibiotischen Aspekten (Müller, Jena).

»Mykorrhiza« – ein Begriff, der, aus dem Griechischen stammend, wörtlich übersetzt »Pilzwurzel« bedeutet – wurde von Frank (1885) auf Grund der Beobachtung geprägt, daß Baumwurzeln mit Pilzhyphen in Kontakt treten. Frank sagte dazu: »Der ganze Körper ist weder Baumwurzel noch Pilz allein, sondern eine Vereinigung verschiedener Wesen zu einem einheitlichen morphologischen Organ, welches vielleicht passend als ‚Pilzwurzel‘, Mykorrhiza, bezeichnet werden kann.« Der Begriff »Mykorrhiza« hat im Laufe der Zeit eine Sinnverschiebung erfahren. Verstand man noch um die Jahrhundertwende darunter das morphologische Organ »Pilzwurzel«, d. h. den engen

* Aus dem Institut für Spezielle Botanik der Universität Jena (Abtlg. Mykologie Weimar). – Vorgetragen auf der Deutschen Mykologentagung in Dresden (1957).

morphologischen Kontakt zwischen der Pilzhyphe und der Wurzel höherer Pflanzen, so sind dem Begriff allmählich solche Fälle zugrundegelegt worden, in denen die Pilzhyphe nicht nur engen Kontakt mit der Wurzel aufnimmt, sondern auch in andere Teile der Pflanze, also in Sproßteile, eindringt.

J a h n (1934) erweiterte die »Mykorrhiza« noch dahingehend, daß er den Begriff der »peritrophen Mykorrhiza« prägte. Er bezeichnet damit die Gesamtheit der in der Rhizosphäre der Baumwurzeln befindlichen Pilze, die u. U. als spezifische Begleiter für die Pflanze sehr wichtig sind, aber keinerlei morphologische Beziehungen zur Pflanzenwurzel haben. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Mykorrhiza letztlich ein Rhizosphären-Problem ist. Man darf aber ein Zusammenleben von Pilz und Pflanze nur dann als eine Mykorrhiza bezeichnen, wenn in der Tat ein enger morphologischer Kontakt besteht. Insofern ist der Begriff der »peritrophen Mykorrhiza« abzulehnen; denn es handelt sich hier nur um das Verhältnis der Pflanze zum Anteil der Pilze an der Rhizosphären-Flora.

Heute versteht man unter Mykorrhiza nicht mehr das Organ »Pilzwurzel« (oder wenn man will »Pilzpflanze«), sondern vielmehr die Form des Zusammenlebens zwischen Pilz und Pflanze, die eine mehr oder weniger starke wechselseitige Beeinflussung der Partner zur Folge hat.

Nach Melin unterscheidet man die unechte oder Pseudo-Mykorrhiza von der echten Mykorrhiza. Die Pseudo-Mykorrhiza wird von anderen Pilzarten gebildet als die echte und zeichnet sich dadurch aus, daß die Pilzhypfen ausschließlich innerhalb der Wirtszellen anzutreffen sind. Anders die echten oder Eu-Mykorrhizen, bei denen ein Kontakt der in den Pilzwurzeln befindlichen Hyphen mit dem im Boden befindlichen Außenmycel eindeutig zu beobachten oder zumindest anzunehmen ist. Diesen echten Mykorrhizen gilt unsere Betrachtung.

Bekanntlich gibt es zwei große Gruppen von echten Mykorrhizen, die sich durch offenkundige morphologische und anatomische Besonderheiten auszeichnen: Das Kriterium der ektotrophen Mykorrhiza liegt darin, daß die im Sinne der Wasser- und Nährstoffaufnahme aktiven Kurzwurzeln von einem dicken, dichten, plektenchymatischen Hyphenmantel umgeben sind, der durch ausstrahlende Hyphen mit dem Außenmycel des Bodens in engster Verbindung steht und andererseits Hyphen in die Wurzeln hinein entsendet, die sich dort interzellulär verbreiten und das sog. Hartig-Netz bilden. Bei der endotrophen Mykorrhiza sind gänzlich andere Verhältnisse anzutreffen. Den Pilzmantel sucht man dort vergeblich. Vielmehr findet man im histologischen Präparat Hyphen im Wurzelgewebe interzellulär und vor allem auch innerhalb der Zellen, in denen sie Versikeln und Arbuskeln bilden. Von entscheidender Bedeutung ist, daß die Kurzwurzeln der Pflanzen, die ektotrophe Mykorrhiza bilden, morphologisch und anatomisch weitgehende Veränderungen erfahren: Sie sind kürzer und dicker als »unbefallene«, nicht mit Pilzhypfen in Kontakt getretene Kurzwurzeln. Bei der endotrophen Mykorrhiza dagegen ist selbst im histologischen Präparat kein anatomischer Unterschied zwischen den Geweben »befallener« und »unbefallener« Kurzwurzeln nachzuweisen. Eine dritte und recht interessante Form echter Mykorrhiza ist die sog. ektendotrophe Mykorrhiza, die einerseits die charakteristischen Merkmale der ektotrophen Mykorrhiza – wenn auch in weniger typischer Ausbildung –, andererseits aber auch das Kriterium der endotrophen Mykorrhiza aufweist, indem nämlich die Hyphen auch in die Zellen eindringen und sich dort ähnlich wie bei jener verhalten. Sie ist ein Zwischending zwischen der ektotrophen und der endotrophen Mykorrhiza und nimmt eine hervorragende Stellung hinsichtlich der Bedeutung der Mykorrhiza ein.

Das Vorkommen der beiden großen Gruppen echter Mykorrhizen ist unterschiedlich. Während die ektotrophe Mykorrhiza ausschließlich bei Bäumen (wenn auch nicht bei allen Baumarten) auftritt, ist die endotrophe Mykorrhiza im Pflanzenreich außerordentlich weit verbreitet. Sie ist bei Bäumen (Koniferen und Laubböhlzern) wie auch bei Orchideen, bei Pteridophyten u. v. a. anzutreffen.

Es mag angesichts der offenkundigen morphologischen Unterschiede etwas gewagt

erscheinen, die beiden großen Gruppen echter Mykorrhiza-Formen gemeinsam zu behandeln, da man annehmen sollte, daß auch die physiologischen Eigenarten und Wirkungen grundverschieden sind. Dennoch finden sich so zahlreiche gemeinsame Faktoren, daß es geraten erscheint, einmal kurz darzustellen, was der »echten Mykorrhiza« eigen ist und inwieweit Unterschiede in physiologischer Hinsicht zwischen der ektotrophen und der endotrophen Mykorrhiza, nachgewiesen worden oder zumindest anzunehmen sind.

Wert der Mykorrhiza-Bildung für die höhere Pflanze

Will man der Wirkung des Pilzes auf die höhere Pflanze stoffliche Beziehungen zugrunde legen – und wir sind dazu nach allem, was an Tatsachen bekannt ist, berechtigt –, so ist eine der folgenden Möglichkeiten anzunehmen (Harley 1949):

1. Der Pilz ist hinsichtlich bestimmter Nährstoffe, die die Wirtspflanze benötigt, autotroph, produziert diese selbst und gibt davon an den Wirt ab.
2. Die in Frage kommenden Nährstoffe liegen im Substrat bereits vor und werden vom Pilz in solchen Mengen aufgenommen, daß er davon an die Pflanze abgeben kann.
3. Die Pflanze (der Wirt) gewinnt die fraglichen Nährstoffe aus der Verdauung organischen Pilzmaterials.

Die Ansichten über den Wert der Mykorrhiza-Bildung für die Pflanze gehen weit auseinander. So hält man die Mykorrhiza-Bildung für notwendig bei *Orchidaceen*, *Pirolaceen*, *Ericaceen* und *Cistaceen*. Das aber kann nur als belegt, nicht als bewiesen gelten – zumindest nicht in allen Fällen –, da z. B. bei *Ericaceen* auch andere Pilze, die keine Mykorrhiza ausbilden können, in gleicher Weise wirksam sind (Harley 1949). Die Keimung und Entwicklung der Mehrzahl mykorrhizabildender Pflanzen kann bei ausreichender Versorgung ohne Mykorrhiza-Bildung vor sich gehen. Jedoch wird die Entwicklung zahlreicher Pflanzen stimuliert, so z. B. der Koniferen, der Laubbölzer, der Gräser usw. (Fries 1941, 1943, Brown 1946, Harley 1949, Winter und Birgel 1953 u. a.). Für die Eiche hat es sich nachweisen lassen, daß ihre Entwicklung vor allem im Keimlingsstadium infolge Mykorrhiza-Bildung außerordentlich gefördert wird. Dagegen wird in einem anderen Falle die Meinung vertreten, daß »eine übermäßige Pilzinfektion der Eichenwurzel das Absterben der Keimlinge zur Folge hat« (Nadson, n. Asai 1934). Es sei dahingestellt, ob diese Deutung richtig ist, da ja allein schon die Frage der Artpezifität der Mykorrhiza-Bildner nicht berücksichtigt worden ist; d. h. es wäre denkbar, daß in den beiden zur Diskussion stehenden Fällen verschiedene Pilzarten mit unterschiedlichen physiologischen Leistungen im Spiele waren.

Die Funktion der Mykorrhiza hinsichtlich der Auswirkungen auf den Wirt ist zumindest bei der ektotrophen Mykorrhiza in einer Steigerung der Absorption, d. h. der Aufnahme von Wasser und Nährstoffen, zu sehen. Zu dieser Frage existiert eine Reihe von Theorien, die sich z. T. mit dem Problem des Ionen-Austauschs beschäftigen.

Im Zusammenhang damit ist interessant, daß das Verhältnis der Wurzeloberfläche zur transpirierenden Fläche bei Pflanzenarten, die ektotrophe Mykorrhiza bilden, sehr zu Ungunsten der Wurzeloberfläche liegt: Kiefer 0,33, Fichte 0,58, Lärche 0,75. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die für die Aufnahme von Stoffen eingerichtete Oberfläche nur etwa 25 % der gesamten Oberfläche des Wurzelsystems ausmacht. Bei anderen Pflanzenarten treffen wir gänzlich andere Verhältnisse an, z. B. Winterroggen 140 (Lobanov 1949). Das deutet eigentlich darauf hin, daß eine echte Förderung der Aufnahme von Stoffen aus dem Boden nur bei ektotropher Mykorrhiza angenommen werden kann. Dort übernehmen Hyphen die Funktion der Wurzelhaare, d. h. die Aufnahme und die Ableitung von Stoffen. Interessant ist auch die Beobachtung, daß die Wurzelverzweigung in der Regel proportional zur Mykorrhiza-Bildung ist (Misustina, Puskinskaja und Mircoeva 1951).

Bei den Stoffen, die über die Pilzhyphen in die Wurzel gelangen, handelt es sich im wesentlichen um Wasser und Mineralstoffe. So nehmen mykotrophe Kiefern 75 % mehr

Kalium, 234% und 86% mehr Stickstoff auf, als das bei nicht mykotropen Kontrollpflanzen der Fall ist (H a t c h 1937). Insgesamt ist anzunehmen, daß P, K, N, Fe, Mn, und Ca über die Hyphen in die Wurzeln gelangen (A c h r o m e j k o 1950, B e r g e m a n n 1955) und daß auch schwerlösliche Verbindungen auf dem Wege über die Mykorrhizabildung dem Wirt nutzbar gemacht werden (R o s e n d a h l 1942, W i l d e 1954). Die gesteigerte Aufnahme der genannten Stoffe dürfte im wesentlichen auf die unvergleichlich größere Oberfläche zurückzuführen sein, über die der Wirt dadurch verfügt, daß ihm infolge der Mykorrhiza-Bildung als aufnahmeaktive Oberfläche das gesamte Bodenmycel des Pilzes zur Verfügung steht. Nicht nur die Größe des erfaßten Bodenraums wird dadurch gesteigert, sondern auch der erfaßte Bodenraum wird durch das Mycel sehr viel intensiver und enghmaschiger durchsetzt und ausgenützt, als es ein nicht mykotropes Wurzelsystem tun könnte. Hinzu kommt die infolge Mykorrhiza-Bildung unterbleibende oder verminderte Suberin-Einlagerung in den Wurzeln (H a t c h 1937).

Eine hervorragende Bedeutung unter den durch Mykorrhiza-Bildung verstärkt aufgenommenen Stoffen haben Stickstoff und Phosphor. Diese beiden Elemente sind für den Aufbau körpereigener Substanz außerordentlich wichtig; sie liegen aber im Boden häufig in Form organischer - pflanzlicher oder tierischer - Reste vor, die von der höheren Pflanze nicht unmittelbar genützt werden können. Und hier gewinnt die Mykorrhiza-Bildung besonders an Wert, da der Wirt auf dem Umwege über den Mykorrhiza-Pilz solche Stoffe nützen kann. Es wird seit langem vermutet und konnte in neueren Arbeiten mit Hilfe von Isotop-Versuchen nachgewiesen werden, daß Stickstoff sowohl wie Phosphor über die Hyphen in die Pflanze gelangen und dort angereichert werden, wobei es ohne wesentliche Bedeutung ist, ob sie aus organischen oder anorganischen Verbindungen stammen (M e l i n und N i l s s o n 1950, 1952, 1953, 1955, B r i e r l e y 1954, K r a m e r 1951 usw.).

Die Frage, ob atmosphärischer Stickstoff von der höheren Pflanze auf dem Wege über die Mykorrhiza-Bildung genutzt werden kann, ist noch problematisch. Man vermutet es in älteren Arbeiten bei *Calluna* und *Ericaceen* und hält es für wahrscheinlich, daß *Phoma*-Arten dazu in der Lage sind (T e r n e t z 1907, D u g g a r und D a v i s 1916, A s a i 1934). Die *Hymenomycesen* aber, die ektotrophe Mykorrhiza bilden, können den gasförmigen Stickstoff nicht binden (M e l i n 1925).

Ohne Zweifel können - wie gesagt - höhere Pflanzen infolge Mykorrhiza-Bildung organische Substanz verwerten. Ob man freilich annehmen darf, daß organische Moleküle als solche über die Hyphen in die unverletzte Wurzel gelangen, bleibe dahingestellt. Es ist auch problematisch, ob der Pilz aus dem organischen Material, das er dem Boden entnimmt, in der Regel eigene Kohlehydrate aufbaut, die er an die Pflanze zu einem Teil weitergeben kann (Y o u n g 1940). Das sollte man aber bei nichtgrünen *Orchidaceen* und -keimlingen annehmen, die mangels eigener Assimilationstätigkeit darauf angewiesen sind, Kohlehydrate aufzunehmen. Auf diese Frage wird an anderer Stelle noch einmal einzugehen sein. Auf jeden Fall dürfte zwischen den beiden ökologischen Gruppen der Streu- und Mykorrhizapilze hinsichtlich der Verwertung organischer Nahrung keine scharfe Trennung bestehen (R o m e l l 1939, M i k o l a 1948, N o r k r a n s 1950). Das deutet sich schon darin an, daß Mykorrhizapilze in humusarmen Böden fehlen (H o w a r d, n. A s a i 1934).

Zweifelsohne haben auch Vitamine eine gewisse Bedeutung hinsichtlich der Wirkung, die die Mykorrhiza-Bildung auf den Wirt ausübt. Denn sowohl solche Pflanzen, die ektotrophe Mykorrhiza bilden, wie auch solche mit endotropher Mykorrhiza werden in der Regel durch Vitamine im Wachstum gefördert, obgleich zahlreiche Pflanzenarten, z. B. Koniferen, vitaminautotroph sein dürften (M e l i n 1925). In einigen Fällen bleiben reine Vitamine ohne Wirkung, dagegen wirken in der Regel wäßrige Auszüge der Mykorrhiza-Pilze (D o w n i e, n. H a r l e y 1949) und pilzliche Ausscheidungsprodukte (B j ö r k m a n 1956).

Erbsenkeimlinge, die infolge Entfernung der Kotyledonen in ihrer Entwicklung ge-

hemmt sind, können durch Vitamingaben – bei ausreichendem Nährstoffangebot – zur normalen Entwicklung angeregt werden (H a u s e n 1948). Das ist ein wertvoller Hinweis auf die Verhältnisse bei reservestoffarmen oder -freien Samen (Orchideen), die unter natürlichen Bedingungen in der Regel nicht ohne Mykorrhiza-Bildung aufzulaufen können. Freilich ist die Wirkung, die die Mykorrhiza-Bildung auf den Keimling ausübt, auch in anderer Hinsicht zu vermuten, da bekanntlich die Samen zahlreicher Orchideenarten auch ohne Mykorrhiza-Bildung auf entsprechend zusammengesetztem künstlichen Nährboden (nach B u r g e f f) zur Entwicklung und zur Keimung gebracht werden können. Das ist um so wahrscheinlicher, als die Wirkung von Vitamingaben bei Mais nur gering ist, wenn lösliche Zucker anwesend sind (S p o e h r 1943). In künstlicher Kultur ist – bei entsprechend gewähltem Substrat – die Anwendung von Vitaminen für das Pflanzenwachstum anscheinend ohne größere Wirkung (L a z a r 1936, M i n a r i k 1942, H a r l e y 1949, C l a r k 1942).

Es wird die Ansicht vertreten, daß Pflanze und Pilz, die eine Mykorrhiza eingehen, verschiedene, vielleicht sogar komplementäre Wuchsstoffe bilden (M o s e r 1951). Natürlich darf auch die Konzentrationsabhängigkeit der Vitaminwirkung nicht außer acht gelassen werden, die bekanntlich Stimulation oder Hemmung zur Folge haben kann (L o b a n o v 1949).

Wert der Mykorrhiza-Bildung für den Pilz

Auch die Frage, welche Auswirkungen das Zusammenleben mit dem Wirt auf den Pilzpartner hat, ist problematisch. Teils besteht die Auffassung, daß der Pilz ohne Mykorrhiza-Bildung nicht existenzfähig sei (A c h r o m e j k o 1950). Man schließt das u. a. aus dem Umstand, daß obligate Mykorrhiza-Bildner in künstlicher Kultur kaum oder gar nicht zum Wachsen zu bringen sind. Andererseits wird die Möglichkeit erwogen, daß Mykorrhiza-Pilze ohne den Wirt kurze Zeit lebensfähig bleiben können (G a r r e t t 1950), oder auch, daß mykorrhizabildende Pilzarten wohl lebensfähig bleiben, aber nicht in der Lage sind, Fruchtkörper auszubilden (M e l i n 1923, R o m e l l 1938). Schließlich wird auch die Auffassung vertreten, daß Mykorrhiza-Pilze auf jeden Fall lebensfähig bleiben, daß aber ihre Eigenschaft, Mykorrhiza eingehen zu können, mit der Zeit nachläßt und bis zur Wiedererlangung der Aktivität eine gewisse Zeit vergehen muß, in der bestimmte Einflüsse direkter oder indirekter Art seitens des Wirts auf den Pilz einwirken (V o z n j a k o v s k a j a 1954).

Da Mykorrhiza-Pilze in künstlicher Kultur – gemessen an Streubewohnern – nur unbefriedigendes Wachstum zeigen, ist wahrscheinlich eine stoffliche Beeinflussung der Pilzpartner durch den Wirt infolge der engen morphologischen Beziehungen gegeben. Auch die Förderung, die durch die Zugabe von Pflanzenextrakten erzielt werden kann, deutet darauf hin. Welcher Art die wirksamen Stoffe sind, ist nicht erschöpfend bekannt. Es ist aber erwiesen, daß im Regelfalle der Pilz verwertbare Kohlehydrate vom Wirt erhält, die er nicht nur zur Synthese körpereigener organischer Verbindungen, sondern auch zur Energieversorgung seiner Lebensvorgänge – wie jeder Organismus – dringlich benötigt. Damit wird das Mykorrhiza-Problem zu einem Energieproblem (B j ö r k m a n 1949, 1956).

Auch zelluloseabbauende Pilzarten benötigen zunächst einmal löslichen Zucker (N o r k r a n s 1950, F a h r a e u s 1947), obwohl sie offensichtlich von der Kohlehydratlieferung durch die Wirtspflanze nicht abhängig sind (L i n d e b e r g 1948, 1955). Der Kohlehydrat-Haushalt der Mykorrhiza nichtgrüner Orchideen ist ebenfalls problematisch. Die Tatsache, daß die Pilzpartner dieser Orchideenarten in der Regel Zellulase-Produzenten sind, deutet die Möglichkeit an, daß die von solchen Orchideen benötigten Zuckermengen aus der durch die Mykorrhiza-Pilze im Boden vorgenommenen Zellulase-Spaltung stammen (Y o u n g 1947, M e l i n 1953). Andererseits besteht die Möglichkeit, daß bei Mykorrhiza-Bildung nicht assimilationsfähiger Pflanzen der vom Pilz gelieferte Zucker nicht aus der eigenen Produktion

des Pilzpartners oder aus dessen enzymatischem Abbau organischer Verbindungen des Bodens stammt, sondern aus einem dritten Organismus, dem sog. Hauptwirt, z. B. einem Baum (Björkman 1956). Nichtgrüne Orchideenkeimlinge erhalten zunächst Kohlehydrate von dem Pilzpartner, liefern jedoch nach Einsetzen der Assimilation nun ihrerseits solche an den Pilz (Montfort und Küsters 1940).

Bekanntlich sind Wurzelauausscheidungen insofern spezifisch, als damit eine arteigene Wirkung auf die Zusammensetzung der Rhizosphärenflora ausgeübt wird. Je nach Konzentration dieser Ausscheidungen rufen sie Stimulation oder Hemmung nicht nur bei Pilzen und Bakterien, sondern auch bei höheren Pflanzen hervor. Auch Mykorrhiza-Pilze werden davon beeinflusst (Melin 1955, Björkman 1956), und es ist anzunehmen, daß diese Beeinflussung sich nicht nur auf die Existenz der Mykorrhiza-Pilze erstreckt, sondern daß die Wurzelauausscheidungen auch für das Zustandekommen der Mykorrhiza sehr wichtig sind.

Bei sonst recht starker Ähnlichkeit der physiologischen Eigenschaften aller Mykorrhiza-Pilze ist doch ein individueller Bedarf an Vitaminen festzustellen. Während viele endotroph mykorrhizabildenden Pilzarten vitaminautotroph zu sein scheinen (Harley 1949), dürften zahlreiche Arten, die ektotrophe Mykorrhiza bilden, zumindest bedingt vitamin-heterotroph sein. Denn deren Wachstum wie auch Sporenkeimung sind vielfach durch Hefen, Pilzmycelien und Fruchtkörperextrakte, durch Malzgaben u. a. zu stimulieren. Von Bedeutung ist auch der Umstand, daß das Wachstum durch Blattextrakte gefördert werden kann, seit nachgewiesen wurde (Melin 1946), daß Blattstreu Vitamine enthält.

Physiologische Bedeutung der Mykorrhiza

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß trotz verschiedenartiger Deutungen und Theorien die fast einmütige Auffassung herrscht, daß die Mykorrhiza-Bildung für die Wirtspflanzen von Nutzen, zuweilen sogar notwendig ist. Das trifft vor allem für Monokulturen zu, aber auch für nährstoffarme Böden und solche, deren Nährstoffe durch die höhere Pflanze nicht unmittelbar verwertet werden können. Notwendig im Sinne optimalen Gedeihens ist die Mykorrhiza gewiß auch für stark spezialisierte Mykorrhiza-Pilze, die vermutlich nicht in der Lage sind, Zellulase zu produzieren. In den anderen Fällen liegt offensichtliche Förderung des Pilzwachstums vor, wobei diese Förderung (durch Vitamine, Zucker usw.) durchaus auch von anderer Seite, z. B. seitens der Mikroflora, denkbar ist. Wir haben also in der Beeinflussung des Pilzpartners durch das Mykorrhiza-Verhältnis nicht unbedingt ein Kriterium dieser Form des Zusammenlebens zu sehen.

Was das Verhältnis der beiden Mykorrhiza-Partner zueinander betrifft, so hat es dazu von Beginn der Mykorrhiza-Forschung bis zum heutigen Tage verschiedenartigste Ansichten gegeben. Die einen fassen diese Form des Zusammenlebens als einen – u. U. harmlosen – Parasitismus auf, und das sowohl für endotrophe wie für ektotrophe Mykorrhiza (Hartig 1888, Goebel 1888, Romell 1939, usw.). Sie sehen in der Mykorrhiza entweder ein Verhältnis einseitiger Nutzung durch die Pflanze oder schreiben ihr die Bedeutung einer gebändigten pathogenen Infektion, d. h. eines kontrollierten parasitischen Angriffs des Pilzes ohne mutualistische Eigenart zu (Bernard 1909). Demgegenüber vertreten andere Autoren die Auffassung, es liege kein Parasitismus vor; sie stützen sich dabei auf die Tatsache, daß bei echten Mykorrhizen die Pilze niemals im Zentralzylinder anzutreffen sind (Asai 1934, Jelenkin 1907) – eine Deutung, die offensichtlich die Möglichkeit einer kraftvollen Abwehrreaktion seitens der Pflanze nicht in Betracht zieht.

Dritte fassen die Mykorrhiza als ein Verhältnis von wechselseitigem Parasitismus auf, aus dem beide Partner Vorteile ziehen. Sie sehen also in der Mykorrhiza ein eingespieltes Gleichgewicht, das sich bei jeder Störung, z. B. bei der Schwächung eines Partners, verschiebt und zugunsten des anderen Partners tendiert (Norkrans 1950, Berge-

m a n n 1953). Diese Auffassung erscheint um so besser begründet, als das parasitische Verhalten von Mykorrhiza-Pilzen in künstlicher Kultur darauf zurückgeführt werden muß, daß die unter unnatürlichen Bedingungen aufwachsenden Wirtspflanzen dem Pilz nicht den nötigen Widerstand entgegensetzen können. Unter diesem Gesichtspunkt erscheint auch die ektotrophe Mykorrhiza als Folge einer Gleichgewichtsverschiebung, und zwar des Überhandnehmens des Pilzpartners (Björkman 1949, 1956, Linnemann 1955, Bergemann 1955, 1956). »Mykorrhiza ist ein Entwicklungsergebnis, das sich im Normalfalle immer in den gleichen Grenzen ausbildet« (E ndr i g k e i t 1937).

So gesehen, ist die Mykorrhiza ad infinitum schwer von pathogenen und nicht pathogenen Pflanzenassoziationen zu trennen. Das Kriterium der Abgrenzung jenes Zusammenlebens, das man Mykorrhiza nennt, ist sicherlich nicht in der Förderung als solcher, sondern vielmehr darin zu suchen, daß eine bestimmte Pilzart und eine bestimmte Pflanzenart überhaupt in der Lage sind, förderliche Wirkung aufeinander auszuüben – eine enge morphologische Beziehung vorausgesetzt. Damit sind zunächst einmal solche Formen des Zusammenlebens, wie sie J a h n mit peritropher Mykorrhiza bezeichnet, abgetrennt; damit wird andererseits aber auch unterstellt, daß das Mykorrhiza-Verhältnis durchaus auch zu Ungunsten des einen Partners ausfallen kann, sofern durch besondere Umstände (Schwächung o. ä.) das Gleichgewicht zwischen den Partnern entscheidend gestört ist. So kann mangelnde Kohlehydratproduktion der Pflanze bei zellulaseproduzierenden Mykorrhiza-Pilzen parasitisches Verhalten, nämlich Auflösung der Zellwände und Eindringen in die Zellen, zur Folge haben (N o r k r a n s 1950). Das Fehlen von Kohlehydraten im Wirtsgewebe kann aber auch die Beendigung des »Angriffs« auf den Wirt bedeuten (Björkman 1949).

Obleich die Mykorrhiza also Symbiose – Synergismus – Parasitismus umfaßt, können doch keinesfalls solche Formen des Zusammenlebens zwischen Pilz und Wirt hinzugerechnet werden, die immer eine parasitische Schädigung des einen durch den anderen Partner zur Folge haben, wie das bei den verschiedenartigen pathogenen Pilzinfektionen höherer Pflanzen der Fall ist.

Von dem klassischen Begriff der »Pilzwurzel« ist nur das eine geblieben: der Pilz. Die Wurzel ist kein entscheidendes Moment – deshalb nicht, weil auch niedere Pflanzen, wie Moose und Farne, Mykorrhiza bilden können.

Mykorrhiza als ökologischer Faktor

Die Wirkung, die das Mykorrhiza-Verhältnis auf die beiden Partner ausübt, ist nur im Zusammenhang mit den Bodenverhältnissen (Mikroflora, Belüftung, Nährstoffgehalt usw.), den klimatischen Bedingungen wie überhaupt nur als ein Teil der ökologischen Verhältnisse zu verstehen. Hierzu muß man Boden, Mikroflora, Mykorrhiza-Pilz und Wirtspflanze in ihren gegenseitigen Beziehungen untersuchen. Freilich ist auf diesem Gebiete, das in eine Reihe anderer spezieller-biologischer und bodenkundlicher Arbeitsgebiete übergreift, noch verhältnismäßig wenig gearbeitet worden. Dennoch oder gerade deswegen darf nicht verkannt werden, daß diese Seite der Mykorrhiza-Forschung für das Verständnis der Mykorrhiza und ihrer Funktion von besonderer Bedeutung ist.

Obleich jeder Waldboden – auch in Kahlschlägen – Mykorrhiza in reicher Zahl enthält (L o b a n o v 1949, R o s e n d a h l und W i l d e 1942), eignet sich vorübergehend kultivierter Waldboden schlecht zur Mykorrhizabildung (A d a m o v i c 1935). Das ist u.U. darauf zurückzuführen, daß die Mykorrhiza-Pilze – obgleich vorhanden – sich infolge der veränderten ökologischen Bedingungen in nicht aktivem Zustand befinden. Im übrigen ist der Gehalt der Böden an Mykorrhiza-Pilzen sehr unterschiedlich (V o z n j a k o w s k a j a 1954). Für die endotrophe Mykorrhiza scheinen die Bodenverhältnisse eine weniger bedeutungsvolle Rolle zu spielen als für die ektotrophe Mykorrhiza (M e l i n 1925, S i e v e r s 1953, B e r g e m a n n 1953). Es ist in diesem Zusammenhang von Interesse, daß – wobei freilich die Konzentrationsfrage nicht außer

acht gelassen werden darf – Ätherextrakte von Böden toxisch auf Pilze wirken, während wäßrige Bodenextrakte ungiftig sind (H e s a y o n 1953).

Zweifellos übt auch die Mikroflora des Bodens eine Wirkung auf die Mykorrhiza-Pilze und somit auf die Mykorrhiza wie die Wirtspflanze aus. Denn es kann nicht anders sein, als daß die Mykorrhiza-Pilze als eine Komponente der Biozönose in steter Wechselwirkung mit den anderen Komponenten stehen. Insofern ist der Mykorrhiza-Effekt auch auf die Gesamtheit der im Boden vorhandenen Mikroorganismen zu beziehen (H a r l e y 1949). Das erweist sich z.B. darin, daß eine Stimulation von Mykorrhizapilz und Mykorrhizabildung durch *Azotobacter*, *Pseudomonas* u.a. hervorgerufen werden kann. Beispiele dafür, daß Pilze hinsichtlich der Wachstumsaktivität, der Sporen- und der Konidienkeimung durch andere Mikroben gefördert oder gehemmt werden, sind genügend bekannt – so produzieren u. a. die *Penicillien* Stoffe, die auf Pilze toxisch wirken; Gliotoxin wirkt z.B. auf Mykorrhiza-Pilze sehr giftig (B r i a n und Mitarb. 1945). Das Nichtgedeihen von Koniferen auf den Wareham-Heiden wird auf Pilzgifte zurückgeführt, die von Bakterien produziert werden (N e i l s o n - J o n e s 1941). Aber nicht nur das spezifische Artenspektrum der Mikroflora, vor allem der Mykoflora des Bodens, und die von diesen ausgeschiedenen hemmenden oder stimulierenden Stoffe sind für das Zustandekommen und die Funktion der Mykorrhiza von Bedeutung, sondern auch die Menge (Individuenzahl) der im Boden anwesenden Mykorrhiza-Pilze.

Die Mikroflora beeinflusst jedoch das Pflanzenwachstum nicht nur über den Mykorrhizapilz und die Mykorrhiza, sondern auch unmittelbar. So heben Pilze – gleich welcher Art – Giftwirkungen des Substrats auf, und sog. »Begleitpilze« üben physiologische Wirkung auf die Pflanze aus, ohne mit dieser in morphologischen Kontakt zu kommen, d. h. ohne Mykorrhiza auszubilden (M e l i n, J a h n 1935); so z. B. *Mycelium radicitis atrovirens*, das aber unter künstlichen Bedingungen, d. h. in Reinkultur, die Pflanze stark schädigt (F r i e s 1943, R a y n e r 1935). Erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang, daß auch die Samenkeimung durch Stoffwechselprodukte der Mikroflora beeinflußt werden kann, wie es z. B. für *Azotobacter* nachgewiesen ist.

Andererseits übt auch die höhere Pflanze eine Wirkung auf die Mikroflora aus, so daß die Rhizosphäre einer jeden Pflanzenart eine spezifische Zusammensetzung aufweist – sowohl hinsichtlich des Artenspektrums wie auch des Mengenanteils der einzelnen Mikrobenarten. So sind in der Rhizosphäre der Eiche, also in dem unmittelbar vom Wurzelsystem erfaßten Bodenraum, die 15- bis 20-fache Menge an Pilzen und die 10-fache Menge an *Actinomyceten* nachzuweisen wie außerhalb der Rhizosphäre (M i s u s t i n, P u s k i n s k a j a u. M i r c o e v a 1951). Auch bei Getreide zeichnet sich die Rhizosphäre durch eine außerordentlich stark vermehrte Mikroflora aus, die um mehrere 100 % höher liegen kann als in den übrigen Bodenpartien (S t a r k e y 1929). Es liegt auf der Hand, daß Wurzelabscheidungen – gleich welcher Art – in das Bodenleben eingreifen und so das Gedeihen der einen Mikroorganismenart stimuliert, das einer anderen dagegen gehemmt wird. Hemmstoffe pflanzlicher Herkunft haben sich häufig nachweisen lassen; sie wirken zu einem Teil antibakteriell wie auch antiphytotisch. Das ist z. B. bei Weizenstoppeln und Fichtensträu der Fall wie auch bei Blattextrakten von Tulpe, Porree, Ahorn, Buche, Birke, Eiche, Kiefer usw. – wobei es natürlich eine Frage der Konzentration ist, ob und inwieweit Hemmung oder Förderung eintritt (M e l i n 1946, W i n t e r und Mitarbeiter 1953, 1955, B u b l i t z 1953, 1954). Wahrscheinlich sind die in den Streuarten vorhandenen antibiotisch wirkenden Stoffe (Abbauprodukte) spezifischer Natur; Mykorrhizapilze jedenfalls sind dagegen besonders empfindlich (M e l i n 1946).

Die in diesem Rahmen wichtigste und entscheidende Frage ist die nach der Wirkung, die die Mykorrhiza als physiologische Einheit auf den Boden, d. h. auf die ökologische Komponente im Boden, ausübt. Für die endotrophe Mykorrhiza steht diese Frage noch offen und läßt sich nur dahingehend beantworten, daß ein Vorkommen der betreffenden Pilzart – bzw. ein Gedeihen der entsprechenden Pflanzenart – u. U. erst infolge der Mykorrhizabildung möglich wird. Erst dann natürlich sind die entsprechenden Wechselwirkungen zwischen Pflanze und Mykorrhiza-Pilz einerseits und den übrigen Boden-

komponenten andererseits zu erwarten. Anders liegen die Verhältnisse bei der ektotrophen Mykorrhiza; denn dort sind im Idealfalle sämtliche zur Aufnahme von Wasser und Nährstoffen geeigneten Wurzeln von einem dicken, plektenchymatischen Pilzmantel umgeben, der sich zwischen Boden und Pflanze befindet. Es kann somit kein Stoffaustausch stattfinden, ohne daß dieser über oder – besser – durch den Pilzmantel hindurch vor sich gehen muß. Es ist nicht anzunehmen, daß die Passage der Stoffe, die vom Boden in die Wurzel und von der Pflanze in den Boden gelangen, ohne Einfluß darauf bleibt, welche Stoffe in der Hyphe weitergeleitet werden. Es ist auch nicht anzunehmen, daß die über die Hyphe in die Rhizosphäre gelangenden Wurzelausscheidungen unverändert bleiben. Doch das sind Überlegungen, die noch der Belege und der Beweise harren.

Auf jeden Fall ist die Mykorrhizaforschung ein dynamisches und modernes Arbeitsgebiet, auf dem bereits vieles Wissen zusammengetragen werden konnte – ein Arbeitsgebiet, das aber auch eine Fülle von Fragen aufwirft, deren Lösung uns nicht nur einen Einblick in das physiologische Geschehen der »Pilzwurzel«, sondern ebenso eine Kenntnis der Pilze wie der Wirtspflanze und letztlich ihrer Ökologie bringen wird. Nicht unerwähnt bleiben darf, daß über das rein wissenschaftliche Interesse hinaus die Bedeutung der Mykorrhiza insofern sehr aktuell ist, als sie für die Aufforstung von Savannen (Australien, Nordamerika) und Steppen (Sowjetunion), für die Beseitigung und die Vorbeugung von Lawinenschäden (Österreich), die Anlage von Waldschutzstreifen (Sowjetunion) wie überhaupt für einen gesunden planvollen Waldanbau unerlässlich ist. –

*

Das umfangreiche Verzeichnis der Mykorrhiza-Literatur konnte aus Raumgründen nicht mit veröffentlicht werden. Interessenten werden gebeten, es beim Verfasser direkt anzufordern.
D. Schriftlgt.

Clitocybe venustissima Fr. in Stuttgart wiederentdeckt

Von H. Haas

Mit 1 Abbildung

Es ist ungewöhnlich, wenn beim heutigen Stande der *Agariceen*-forschung eine Friesche Art von auffälliger Farbe, die von den Autoren als nicht wieder auffindbar abgeschrieben wurde, doch wieder nachgewiesen wird. Der Pilz, um den es sich hier handelt, wurde vom Verfasser in einer ersten Mitteilung in der Schweizerischen Zeitschrift für Pilzkunde (Jg. 1953, Heft 9/10, S. 137) veröffentlicht, jedoch unter dem vorläufigen Namen *Clitocybe bella* Pers. ex Fr. Diese bisher ungeklärte Art kommt allerdings nicht in Frage. Neuere Funde erlauben es, nunmehr eine Diagnose zu geben:

Clitocybe venustissima Fr. 1861. Hut 2–5 cm breit, gewölbt mit flacher, seltener schwach stumpfkegeliger Mitte, dann verflacht und bald niedergedrückt bis stark trichterig, intensiv rein-orangerot, noch leuchtender als *Lactarius mitissimus*, alt etwas nach Bläborange bis Weißgelblich entfärbend, trocken eingewachsen blaßseidig und wie kleinemarmoriert, feucht anfangs deutlich klebrig. Rand zuerst eingebogen, bald abstehend bis aufgebogen und zuletzt wellig-geschweift, glatt, im Alter gerieft. Fleisch wäbrig-blaßorange, besonders in Stielrinde und über den Lamellen, sonst weißlich, zart, mit eigenartigem kennzeichnenden Geruch, etwa wie Mirabellen, aber mit einer seifigen Komponente. Lamellen (L = 26–32, l = 1–3) entfernt, mäßig dick, schön orange wie der Hut, dann blasser, Schneide nur wenig heller, ausspitzend, schon jung weit herablaufend,