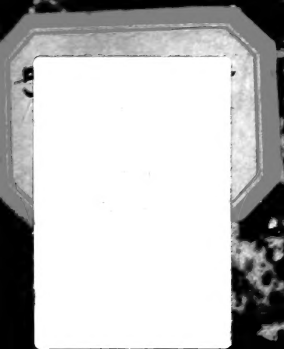


Schlicht, A. E. J. C.

Beitrag zur kenntnis der verbreitung
und der bedeutung der mykorhizen.

1889



BEITRAG
ZUR
**KENNTNISS DER VERBREITUNG UND DER
BEDEUTUNG DER MYKORHIZEN.**

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER DOCTORWUERDE
VORGELEGT DER
HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTAET
DER
UNIVERSITAET ERLANGEN

VON
ALBERT SCHLICHT
AUS STRALSUND.

MIT EINER TAFEL.

BERLIN 1889.

DRUCK VON GEBR. UNGER, SCHOENEBERGERSTRASSE 17a.

5342
BOT

BEITRAG
ZUR
**KENNTNISS DER VERBREITUNG UND DER
BEDEUTUNG DER MYKORHIZEN.**

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR
ERLANGUNG DER DOCTORWUERDE

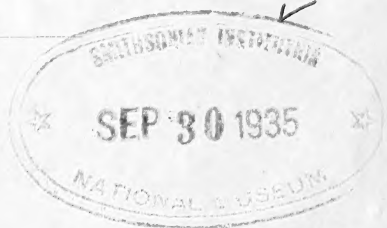
VORGELEGT DER
HOHEN PHILOSOPHISCHEN FACULTAET

DER
UNIVERSITAET ERLANGEN

VON
✓
ALBERT SCHLICHT
AUS STRALSUND.



MIT EINER TAFEL.



BERLIN 1889.

DRUCK VON GEBR. UNGER, SCHOENEBERGERSTRASSE 17 a.

ARTICLE

THE STATE OF NEW YORK

IN SENATE

JANUARY 1, 1900

REPORT

OF THE

COMMISSIONERS

OF THE LAND OFFICE

ALBANY

1900

581.55 7-1
CS34

Seinen theuren Eltern

in Liebe und Dankbarkeit

gewidmet

vom

Verfasser.

Inhaltsangabe.

	Seite
I. Einleitung	7
II. Beschreibung einiger neuer Mykorrhizen	11
III. Vergleichung der neuen Mykorrhizen mit den bereits früher bekannten	19
IV. Verbreitung der neuen Mykorrhizen nach Pflanzenfamilien	24
V. Beziehungen des Vorhandenseins oder Fehlens der Mykorrhizen zu äusseren Verhältnissen	28

Untenstehende Arbeit wurde im pflanzenphysiologischen Institute der Königlichen landwirthschaftlichen Hochschule in Berlin ausgeführt und dankt Verfasser auch hier Herrn Professor A. B. FRANK für freundlich gebotene Rathschläge und gütigst ertheilte Belehrung.

I. Einleitung.

Wohl kaum ist in der jüngsten Zeit eine Frage aufgetaucht, welche für die Pflanzenphysiologie und für die Landwirthschaft ein so grosses Interesse beansprucht als die der Ernährung der Pflanzen durch Hilfe von Pilzen, welche im Erdboden vorhanden sind. Wir kennen durch FRANK Fälle, wo die ernährenden Pilze auf das deutlichste an den Pflanzenwurzeln zu finden sind. Aber man hat auch bei anderen Pflanzen, namentlich Leguminosen, Beobachtungen gemacht, nach denen die Zugabe einer kleinen Menge gewisser Kulturböden zu einem wenig ertragreichen Boden gleichsam wie ein Ferment die Fruchtbarkeit desselben erhöht, ohne dass hier bis zur Stunde die etwa betheiligten Pilze unzweifelhaft haben nachgewiesen werden können.

Wie bereits in einer kurzen Mittheilung in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Jahrgang 1888, Heft 7) bekannt gegeben, habe ich bei Gelegenheit von anatomischen Wurzelstudien, mit denen ich mich im Pflanzenphysiologischen Institute der Landwirthschaftlichen Hochschule in Berlin unter Leitung des Herrn Professor Dr. B. FRANK beschäftigte, gefunden, dass die Saugwurzeln von *Ranunculus acris* L. in wohlausgebildete Mykorrhizen übergegangen sind. Auf diesen Befund hin habe ich weitere Untersuchungen vorgenommen und bin dabei zu dem Resultate gekommen, dass die *Symbiose zwischen Wurzeln und Pilzen eine ungeahnte Verbreitung über unsere Flora hat.*

Bevor ich auf meine eigenen Beobachtungen eingehe, will ich in gedrängter Uebersicht das zusammenfassen, was bis jetzt über dieses interessante Thema bekannt ist.

Pilze in lebenden Pflanzenwurzeln sind schon längst beobachtet worden. Dies gilt besonders von den in den Wurzeln und Rhizomen der Orchideen sehr verbreiteten Pilzmycelien, worüber bei WAHRLICH (zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. Botanische Zeitung 1886) die bisherige Litteratur zusammengestellt sich findet.

Die Verpilzung der Coniferenwurzeln, insbesondere derjenigen der Kiefer

an den Orten, wo *Elaphomyces* vorkommt, ist zuerst von REESS (Sitzungsberichte der Physicalisch-Medicinischen Societät zu Erlangen 16. Mai 1880) genau beschrieben worden.

GIBELLI (Nuovi studi sulla malattia del Castagno detta dell' inchiostro. Bologna 1883) konstatarie die Wurzelverpilzung bei den Edelkastanien in Italien und sah den Pilz für die Ursache der sogenannten Tintenkrankheit der Edelkastanien an.

KAMIENSKI (Mémoires de la société nationale des sciences naturelles de Cherbourg, Band 24), welcher die Verpilzung der Wurzeln der chlorophylllosen *Monotropa hypopitys* konstatarie, hat für diese Pflanze den Gedanken einer Symbiose zwischen Pilz und Wurzel behufs Nahrungszufuhr ausgesprochen. Dagegen sieht er in den an Baumwurzeln beobachteten Pilzen schädliche Parasiten.

Erst FRANK (Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, Jahrgang 1885, Heft 4 und Heft 11, Jahrgang 1887, Heft 8 und Jahrgang 1888, Heft 7) ist es nach vielen umfassenden Arbeiten gelungen, die eigentliche Bedeutung der Wurzelpilze für das Leben mancher Pflanzen nachzuweisen und das Verhältniss einer Symbiose zwischen Wurzelpilz und Pflanze festzustellen, und zwar zunächst für gewisse Arten unserer Waldbäume, die Cupuliferen, die Coniferen und Salicineen, sodann auch für die Ericaceen und Orchideen.

Dann hat REES (Untersuchungen über Bau und Lebensgeschichte der Hirschtrüffel (*Elaphomyces*, Bibliotheka botanica, Heft 7, 1887) das Vorkommen von Mykorrhizen an verschiedenen Kiefern bestätigt und neu gefunden die Verpilzung einer unbekanntenen Moncotylen-Wurzel (Quecke?). Auch hat derselbe einen eigenartigen gelben Kiefernwurzelpilz gefunden.

Für die nachfolgende kurze Zusammenstellung der von FRANK gewonnenen Resultate bediene ich mich zum Theil seiner eigenen Worte.

Derselbe erkannte zuerst, *das gewisse Baumarten, vor allen die Cupuliferen, ganz regelmässig sich im Boden nicht selbstständig ernähren, sondern überall in ihrem gesammten Wurzelsystem mit einem Pilzmycelium in Symbiose stehen, welches ihnen Ammendienste leistet und die ganze Ernährung des Baumes aus dem Boden übernimmt. Die nahrungsaufnehmenden Organe sind dann nicht mehr Wurzeln allein, sondern eine Vereinigung zweier verschiedener Wesen zu einem einheitlichen morphologischen Organe, der Pilzwurzel oder Mykorrhiza.*

Es ist also unter Mykorrhiza die feste Vereinigung der lebenden feinen Saugwurzeln der Pflanzen mit einem Pilzmycelium zu verstehen, eine Vereinigung, von der die Pflanzen den allergrössten Nutzen haben.

Für die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza hat FRANK bereits im Jahre 1885 folgende Thesen aufgestellt:

1. *Die Mykorrhiza ist ein symbiotisches Verhältniss, zu welchem vielleicht alle Bäume unter gewissen Bedingungen befähigt sind.*
2. *Die Mykorrhiza bildet sich nur in einem Boden, welcher humöse Bestandtheile oder unzersetzte Pflanzenreste enthält; mit der Armuth oder dem Reichthum an diesen Bestandtheilen fällt oder steigt die Entwicklung der Mykorrhiza.*
3. *Der Pilz der Mykorrhiza führt dem Baume ausser dem nöthigen Wasser und den mineralischen Bodennährstoffen auch noch organische, direkt aus dem Humus und den verwesenden Pflanzenresten entlehnte Stoffe zu. Zu dieser unmittelbaren Wiederverwerthung organischer vegetabilischer Abfälle für die Ernährung wird der Baum nur durch den Mykorrhizapilz befähigt.*

4. Die in der pflanzlichen Ernährungslehre veraltete Theorie der direkten Ernährung grüner Pflanzen durch Humus wird daher durch die Mykorrhiza der Bäume, wenn auch in damals ungeahntem, anderem Sinne wieder erneuert.

5. Die Bedeutung des Humus und der Laubstreu für die Ernährung des Waldes erlangt hierdurch eine neue theoretische Begründung.

6. Wie die Mykorrhiza-Ernährung hauptsächlich da von Bedeutung ist, wo es, wie bei der Ernährung der pflanzlichen Riesenkörper, also der Bäume, auf die Produktion grösster Quantitäten vegetabilischen Stoffes ankommt, und wo also die unmittelbare Wiederverwerthung der unvermeidlichen vegetabilischen Abfälle, wenn auch nicht nothwendig, aber doch äusserst vortheilhaft ist, so kann die Mykorrhiza ihren Dienst auch da leisten, wo diese Ernährung aus Humus wegen Chlorophyllmangels der Pflanze zur Nothwendigkeit wird, z. B. bei *Monotropa hypopitys*.

Es ist vielleicht nicht ungerechtfertigt, diese Thesen auch auf die nachher bekannt gewordenen Fälle einer Symbiose zwischen Pilz und Wurzeln, auf die Mykorrhizen der Salicineen, Ericaceen und Orchidaceen auszudehnen und entsprechend zu modifiziren.

Die Gründe, die zur Aufstellung dieser Thesen veranlasst haben, sind folgende:

1. Die Art der Vereinigung von Pilz und Wurzel zur Mykorrhiza. Der Pilz ist ausschliesslich mit den feinen Saugwurzeln und mit diesen stets in einer solchen Orientirung eng verbunden, dass er nothwendig die Vermittelung zwischen den aufzunehmenden Stoffen und der Leitungsbahn der Wurzeln übernehmen muss.

2. Das regelmässige Vorhandensein in allen Lebensaltern und an allen Wurzeln der betreffenden Pflanzen.

3. Die Abhängigkeit vom Humusgehalt des Bodens. Die Mykorrhizen finden sich stets nur da, wo abgestorbene und verwesende Pflanzentheile, besonders Baumhumus vorhanden ist. Sie entwickeln sich aber nicht, wo diese Stoffe fehlen, wo sie also nicht ihre Funktion als humusassimilirende Organe verrichten können, und sind dann ersetzt durch die gewöhnlichen Saugwurzeln, wie z. B. bei der gemeinen Kiefer im humuslosen märkischen Sande.

4. Die Verbreitung der Mykorrhizen über alle Bodenarten, die Humus enthalten, und die geographische Verbreitung des Wurzelpilzes. Es haben sich stets und überall als nahrungsaufnehmende Organe der betreffenden Pflanzen Mykorrhizen gefunden.

Für das Verhältniss zwischen Wurzeln und Pilzen sind nur drei Erklärungen möglich. Entweder sind die Pilze Schmarotzer der höher organisirten Pflanzen, oder umgekehrt diese Parasiten der Pilze, oder es liegt eine Wechselbeziehung zwischen Pilzen und den betreffenden Pflanzen vor.

Dass die Pilze nicht blosse Parasiten der Bäume, sowie der anderen Pflanzen sind, geht aus verschiedenen Umständen hervor. Stets sind sowohl das Wurzelsystem, als auch die Pflanzen selbst in gutem Gedeihen gefunden worden, und dadurch ist doch schon mit Sicherheit die Abwesenheit eines perniciosen Parasitismus bewiesen. Andererseits sprechen auch das geringe Wachsthum des Mykorrhizenpilzes, welches immer mit dem der Wurzel Schritt hält, wie auch das Beschränktsein des Pilzes auf die feinen Wurzeln, sowie endlich das regelmässige Vorhandensein der Pilze auf und in den Saugwurzeln in allen Gegenden sehr dafür, dass ein Parasitismus seitens der Pilze nicht vorliegt. Ein parasitischer Pilz würde seine Thätigkeit noch auf andere Pflanzen-

theile ausdehnen. Auch würde ein parasitischer Pilz nicht in jeder Jahreszeit und in allen möglichen, örtlich sehr weit von einander entfernten Gegenden in jeder Wurzel der betreffenden Bäume zu finden sein, sondern es würde sein Auftreten ein unregelmässiges und mehr zufälliges sein. Besonders aber wird durch den Umstand, dass die Mykorrhizen einer Pflanze, wenn dieselben in einen humusfreien Boden kommen, in gewöhnliche, also pilzfreie Saugwurzeln sich verwandeln, mit grösster Sicherheit bewiesen, dass *die Mykorrhizapilze nicht in der lebenden Pflanzenwurzel ihre Lebensbedingungen finden, sondern vielmehr in gewissen Beschaffenheiten des Bodens, und dass es vor allen Dingen der Humus ist, von welchem die Anwesenheit dieser Pilze und der von ihnen gebildeten Mykorrhizen abhängt.* Ein Parasitismus der Pilze auf den Pflanzen liegt also nicht vor.

Sprechen schon diese Thatsachen sehr dafür, dass die Pflanzen Nutzen von den Pilzen haben, so ist die grosse Bedeutung der Mykorrhizen für die Ernährung der Bäume von FRANK auch schon experimentell bewiesen worden durch Parallelkulturen von Buchen mit Mykorrhizen und solchen mit gewöhnlichen Saugwurzeln. Da die Verpilzung der Wurzeln, also die Umwandlung derselben in Mykorrhizen von aussen vor sich geht, also durch Pilzkeime, die im Boden vorhanden sind, hervorgerufen wird, können die Pilzwurzeln sich nicht bilden, wenn der Boden von den Pilzkeimen befreit ist. Es wurden nun etwas angekeimte Buchenkerne theils in gewöhnlichen, gesiebten, humusreichen Waldboden, theils in denselben, aber vorher durch längeres Erhitzen bei 100° sterilisirten Boden gepflanzt. Trotzdem der Boden durch das Sterilisiren bedeutend aufgeschlossen war (das wässrige Extrakt aus diesem Boden enthielt weit mehr Gelöstes, als ein Extrakt aus der gleichen Menge des nicht sterilisirten Bodens), sind doch die in dem sterilisirten Boden gezogenen Pflänzchen entweder ausgegangen oder doch in der Entwicklung weit zurückgeblieben, gegenüber den gleichzeitig ausgepflanzten und unter sonst gleichen Bedingungen im nicht sterilisirten Boden gezogenen. Die nahrungaufnehmenden Organe der ersteren bestanden aus gewöhnlichen nicht verpilzten Saugwurzeln, während bei letzteren wohl ausgebildete Mykorrhizen vorhanden waren.

Wenn man die so bewiesene Nothwendigkeit des Mykorrhizenpilzes für das Gedeihen der Buchen in Betracht zieht, dürfte man sich bewegen lassen, anzunehmen, dass nicht nur nicht der Wurzelpilz Parasit der Bäume ist, sondern dass umgekehrt der betreffende Baum durch den saprophyten Pilz parasitisch ernährt wird. Jedoch liegt auch nicht ein reiner Parasitismus seitens der höher organisirten Pflanze vor, sondern es ruft der Wurzelpilz selbstständig die Mykorrhizenbildung hervor, indem er sich mit den Saugwurzeln zu einem einheitlichen morphologischen Organ verbindet. Man hat es also mit einer wirklichen Symbiose zwischen Pilz und Pflanze zu thun, einem Wechselverhältnisse, wie es früher nur bekannt war bei den Gonidien der Flechten und zwischen einigen höheren Pflanzen und in ihnen eingeschlossenen niederen Algen, z. B. zwischen *Gunnera* und *Nostoc*. Welche Gegenleistungen der Mykorrhizenpilz von den Pflanzen empfängt, ist noch nicht bekannt, man weiss nicht, ob der Pilz von den Pflanzen ebenfalls Nährstoffe bezieht, oder ob er andere Vortheile hat, sei es chemischer, sei es physikalischer oder auch mechanischer Natur.

Eine Vorstellung davon, wie der Mykorrhizenpilz auf den Humus einwirkt, und wie es ihm dadurch möglich ist, zur Ernährung der Pflanzen beizutragen,

erlangt man durch die Betrachtung des Humus mittelst des Mikroskopes. *Der Humus erweist sich dabei keineswegs nur als ein Trümmerhaufen einstiger Pflanzentheile in verschiedenen Zuständen der Humuficirung, sondern er ist zum Theil eine lebende Masse von zahllosen Pilzfäden, welche ihn nach allen Richtungen durchsetzen und oft einen wesentlichen Theil seiner organischen Substanz ausmachen.* Diese Humuspilze findet man, wo Mykorrhizen in der Nähe sind, in Menge mit letzteren in Zusammenhang.

Aus den angeführten Gründen ergibt sich also, dass der saprophyte Wurzelpilz in einem mutualistischen Verhältnisse zu der Pflanzenwurzel lebt, dass er mit den Pflanzenwurzeln eingeschlossenes Ganze, die Mykorrhiza bildet, und dass diese Mykorrhizen die direkte Ernährung der Pflanzen aus dem Humus bewirken.

Auf eine Beschreibung der bisher bekannten Mykorrhizenformen bei den Cupuliferen, Coniferen und Erikaceen und Orchidaceen will ich nicht eingehen, dieselben sind ausführlich geschildert in den zu Anfang angeführten Mittheilungen FRANK's in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft. Ich will an dieser Stelle nur hervorheben, dass der ernährende Pilz bald die Wurzeln mantelartig umkleidet, indem sein Pseudoparenchym mit der Epidermis innig verwachsen ist, oder dass er mit seinem Gewebe bestimmte Zellen im Innern des Wurzelkörpers anfüllt, bald Epidermis- bald Rindenzellen. Hiernach sind die Mykorrhizen von FRANK in ektotrophische und endotrophische unterschieden worden.

II. Beschreibung einiger neuer Mykorrhizen.

Die von mir gefundenen Mykorrhizen sind sämmtlich endotrophisch und zwar von der für die Orchidaceen charakteristischen Form.

Ich werde zunächst einige derselben beschreiben unter Berücksichtigung der anatomischen und morphologischen Verhältnisse der Wurzeln, aus denen sie entstanden sind und zwar an *Paris quadrifolia*, *Ranunculus acris*, *Holcus lanatus* und *Leontodon auctumnalis*.

1. *Paris quadrifolia*. Das Material zu den Untersuchungen entstammt sehr humusreichen Stellen in Wäldern bei Putbus auf Rügen und bei Tegel bei Berlin, und ist zu verschiedenen Jahreszeiten, zur Zeit der Blüthe, sowie der Fruchtreife im Juli und August und nach dem Verwelken im September entnommen worden. An dem kriechenden Wurzelstock sitzen die Wurzeln, die bis 20 cm lang sind und einen Durchmesser von 0,5—0,7 mm besitzen. Die Wurzeln verzweigen sich nur selten und es sind alsdann die Verzweigungen fast ebenso stark als die eigentlichen Wurzeln. Alle Wurzeln verjüngen sich nach dem Vegetationspunkte zu nur ganz unbedeutend, und zeigen auf den Querschnitten bis zur unmittelbarsten Nähe der Wurzelspitze stets denselben anatomischen Bau (Figur 1). Zwischen den Strahlen des aus wenigen Gefäßen bestehenden triarchen oder tetrarchen Holzkörpers liegt das Phloëm und der so gebildete Strang wird umgeben von dem Pericambium und der Endodermis (*En.*)

Die Rinde wird gebildet von zwei oder drei inneren Schichten (*r*) mit ziemlich dicken Wandungen, zwei Zellreihen mit dünnen Wandungen, der subepidermalen Zellschicht (*s* S) und der Epidermis (*Ep.*). Die Zellen der

innersten Rindenschicht sind ein wenig tangential gestreckt und haben einen radialen Durchmesser von 20—30 μ , die Zellen der zweiten und dritten Schicht erscheinen auf dem Querschnitt isodiametrisch und haben einen Durchmesser von 30—40 bisweilen auch bis 50 μ . Diese dickwandigen Zellen machen auf den ersten Blick hin den Eindruck von Verstärkungen der Endodermis, jedoch spricht gegen diese Auffassung das chemische Verhalten ihrer Zellmembranen. Während die Wände der Endodermiszellen auf Zusatz von Jod-Schwefelsäure, Chlorzinkjod oder Chromsäure stets die Reaktion einer Cuticula geben, zeigen die Membranen, sowohl der dickwandigen, als auch der dünnwandigen Rindenzellen stets das Verhalten von Cellulose. Die Zellen der auf die dickwandigen Rindenzellen folgenden Schicht sind schön grösser, sie erscheinen auf dem Querschnitt ebenfalls isodiametrisch, ihr Durchmesser beläuft sich meistens auf 50 μ . Besonders gross sind die auf dem Querschnitt etwas radial gestreckten Zellen der nun folgenden Reihe, dieselben haben einen radialen Durchmesser von 60—80 μ . An diese Zellreihe schliesst sich nach aussen die subepidermale Schicht und die Epidermis. Die Zellen dieser Schichten erscheinen auf dem Querschnitt isodiametrisch fünf- bis sechseckig. Die Zellen der subepidermalen Schicht besitzen einen radialen Durchmesser von 20—30 μ , die der Epidermis einen von 30—40 μ . Die äusseren Membranen der Epidermiszellen sind nur ganz unwesentlich verdickt. Die Zellen der Epidermis sind recht häufig zu Wurzelhaaren ausgewachsen, die in der Regel 15—20 μ stark sind. In der Nähe des Vegetationspunktes sind die dickwandigen Rindenzellen von kleinerem Durchmesser, auch sind in unmittelbarer Nähe desselben noch nicht alle dickwandigen Rindenzellschichten entwickelt.

Auf dem Längsschnitt sieht man, dass die Zellen der Epidermis, der subepidermalen Schicht und der innersten Rindenschichten das Mehrfache, die weiten dünnwandigen Rindenzellen aber das anderthalb- bis zweifache ihres Querdurchmessers lang sind.

Die Membranen der Wurzelhaare und der Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schicht sind äusserst widerstandsfähig gegen die Einwirkung von concentrirter Schwefelsäure und concentrirter Chromsäurelösung, auch färben sie sich auf Zusatz von Jod-Schwefelsäure in der Regel nicht blau, dagegen werden sie meistens durch Chlorzinkjod gebläut.

Der Vegetationspunkt ist ganz normal angelegt und mit gut entwickelter Wurzelhaube umkleidet.

Die dünnwandigen Rindenzellen sind in der Nähe des Vegetationspunktes reichlich mit gewöhnlichem Protoplasma gefüllt und besitzen einen grossen Zellkern. Im Folgerestem wird das Plasma allmählich wandständig, und in Folge dessen sitzt auch der Zellkern der Wandung an. Die dickwandigen Rindenzellen sind von einiger Entfernung vom Vegetationspunkte an meistens vollgepfropft mit kleinen rundlichen oder länglichen Stärkekörnern.

Diese Wurzeln nun befinden sich in ausgeprägter Weise in Symbiose mit einem Pilze und zwar in allen wesentlichen Eigenthümlichkeiten der endotrophischen Mykorrhiza. Es verlohnt sich daher, die Verpilzung an dieser Wurzel besonders zu studiren. Die nun folgenden Beschreibungen geben das Gesamtergebnis der Untersuchungen, die an dem verschiedenen Orten entstammenden und zu verschiedenen Zeiten gesammelten Wurzelmaterial vorgenommen sind.

Man sieht bei schwächerer Vergrösserung auf dem Querschnitt (Fig. 1) die dünnwandigen Rindenzellen mit einer eigenthümlichen körnigen Masse von

unbestimmter Form entweder ganz oder zum Theil gefüllt. Bei Anwendung von stärkerer Vergrößerung erkennt man, dass diese Massen aus mehr oder weniger deutlich unterscheidbaren Pilzfäden bestehen, die in dichtem Gewirr unter theilweiser Verschmelzung ihrer Membranen die grossen Rindenzellen ausfüllen. In den Rindenzellen mit dicker Membran, sowie in den Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schicht findet man nur sehr selten Pilze und dann stets nur einzelne Fäden. Man sieht sowohl auf den Querschnitten, als auch auf den Längsschnitten (Fig. 3, 4, 5 und 6), dass die Pilzmassen der einzelnen Zellen unter sich durch Fäden, die die Zwischenwände durchbohren, in Verbindung stehen, und es ergibt sich daraus, dass die Pilzmassen gewissermassen ein zusammenhängendes Ganze bilden, welches den Wurzelstrang umschliesst und von diesem nur durch die dickwandigen Rindenzellen getrennt ist. Man findet diese Verpilzung nicht bei jeder Wurzel, auch sind die Wurzeln nicht immer in ihrer ganzen Länge verpilzt. Junge Wurzeln von 1—5 cm Länge habe ich häufiger vollständig pilzfrei gefunden, ältere Wurzeln waren stets wenigstens partiell mit Pilzgewebe durchwuchert.

Hervorgerufen wird die Verpilzung durch Infektion von aussen, wie an mehreren jüngeren Wurzeln mit Sicherheit konstatiert werden konnte. Es dringen die Pilze durch die Intercellularsubstanz der Epidermiszellen und der subepidermalen Schicht hinein in die grossen dünnwandigen Rindenzellen und entwickeln sich hier, von Zelle zu Zelle weiter wachsend, sehr üppig, fortwährend bleiben aber die Pilzmassen durch intercellular sich hinziehende Pilzschläuche mit der Umgebung der Wurzel in Verbindung. In den Figuren 2 und 3 sieht man das Eindringen von Pilzfäden in die Wurzel wiedergegeben. In Figur 2 ist ein Stück der Oberfläche einer Pariswurzel dargestellt. Man sieht einen braunen Pilzfaden auf der Oberfläche hinkriechen, sich senkrecht hineinzwängen durch die Intercellularsubstanz der radialen Wände und sich nachher verbreiten in der tangentialen Wandung zwischen den Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schicht. Figur 3 zeigt einen diagonalen Längsschnitt durch Zellen der Epidermis und der Subepidermis und der folgenden Rindenzellschicht. Auch hier sieht man, wie der Pilzfaden sich durch die Intercellularsubstanz der Epidermis und der subepidermalen Schicht hinzieht, und wie er dann eindringt in eine der dünnwandigen Rindenzellen, hier zu einem dicht verschlungenen Faden sich entwickelt und die Querwand durchbohrend in die benachbarte Rindenzelle hinein weiterwächst. Der in dieser Figur dargestellte Schnitt entstammt einer nur an dieser einen Stelle verpilzten Wurzel.

An anderen jungen Wurzeln habe ich mehrere mit Pilzgewebe durchwucherte Stellen gefunden, die durch pilzfreies Gewebe von einander getrennt und alle durch Infektion von aussen entstanden waren. Die älteren Wurzeln waren stets durch und durch in den bezeichneten Rindenzellen mit Pilzgewebe erfüllt, bis auf den jüngsten Theil der Wurzeln und zwar, wie Messungen des Längsdurchmessers der Zellen ergeben haben, erstreckte sich die Durchwucherung bis zum Folgeremistem. Letzteres hat sich stets frei von Verpilzung gezeigt.

Querschnitte von pilzfreien Stellen zeigen stets denselben anatomischen Bau, wie die mit Pilzgewebe gefüllten, und namentlich sind die Grössenverhältnisse der Zellen der verschiedenen Rindenschichten stets dieselben. Letzterer Umstand ist deshalb besonders hervorzuheben, weil durch ihn nach-

gewiesen wird, dass die Grösse der mit Pilzgewebe erfüllten Zellen nicht etwa eine krankhafte, durch die Pilze hervorgerufene Erweiterung der Zellen ist, wie sie sonst wohl durch schmarotzende Pilze verursacht wird. Es ergibt sich vielmehr daraus, dass die Pilze aus irgend einem Grunde gerade die weiten Rindenzellen hauptsächlich mit ihrem Mycelium angefüllt haben.

Die Pilzfäden besitzen meistens einen Durchmesser von 4–8 μ . Ausserhalb der Wurzel sind sie häufig mehr oder weniger braun gefärbt, wie ja auch schon bei der Schilderung des Eindringens eines Pilzfadens in die Wurzel (Fig. 2) erwähnt ist. Die im Innern der Pflanze befindlichen Pilzfäden sind stets mit fast farbloser und sehr zarter Membran umkleidet und nur sehr selten durch Querwände getheilt. Häufig sind die Pilzfäden blasig und kugelig angeschwollen und geben dann recht mannigfache Bilder, wie einige in den Figuren 5, 6 und 7 dargestellt sind. Der Inhalt der Pilzfäden ist bald ein gleichmässiger, bald erscheint er emulsionsartig und er enthält dann Oeltropfen von verschiedener Grösse durch die ganze Masse gleichmässig vertheilt. Durch theilweises Verschmelzen der Membranen entstehen aus den Pilzhyphen dichte Massen von unbestimmter, meistens blumenkohlartiger Form, die nicht immer ihren Ursprung aus Pilzfäden erkennen lassen. Dieselben sind zunächst farblos, färben sich erst hellgelb, dann aber immer dunkler, bis sie schliesslich gelbbraune Klumpen bilden. Diese Uebergänge kann man häufig an ein und derselben Wurzel beobachten. Während die mit Pilzgewebe gefüllten Zellen, die dem Vegetationspunkte mehr genähert sind, das Pilzmycelium deutlich als verschlungene Fäden erkennen lassen, finden sich in den älteren Theilen die Klumpen. Diese Massen entsprechen vollständig den in den Rindenzellen der Orchideenwurzeln gefundenen braunen Klumpen, die ja lange genug ein Streitobjekt älterer und neuerer Forscher gewesen sind, bis sie von WAHRLICH¹⁾ mit Sicherheit als Pilzknäuel erkannt worden sind. Die braune Farbe der Klumpen scheint durch Umsetzung des in den Pilzhyphen vorhandenen Oeles hervorgerufen zu werden, wenigstens darf man dieses wohl annehmen, wenn man den allmählichen Uebergang des farblosen Myceliums in die braunen Massen in Betracht zieht. Zuerst treten nämlich die Oeltropfen als leuchtende Kügelchen in der auch sonst stark durchscheinenden Masse hervor, dann gehen sie aber mit in eine vollständig homogene duffe Masse über. Für die harzige Natur dieser Körper spricht auch die grosse Widerstandsfähigkeit derselben gegen Einwirkung von Säuren und Alkalien.

Wie bei der Mykorrhiza der Orchideen beobachtet man auch hier, dass der Zellkern, der sehr gross ist, neben dem Pilzgewebe in der Zelle existiren kann. Häufig dringen jedoch auch die Pilzfäden in den Zellkern (Fig. 6) hinein, oder sie umschlingen ihn in dichtem Gewirre, so dass er im Innern des Pilzknäuels zu liegen kommt.

Eine schädliche Einwirkung des Wurzelpilzes auf die Pariswurzeln hat sich niemals gezeigt, sondern stets machten die Wurzeln in allen ihren Theilen den Eindruck von durchaus gesunden und in kräftiger Entwicklung befindlichen Organen.

2. *Ranunculus acris*. Das untersuchte Material ist von verschiedenen Stellen bei Berlin, Stralsund und auf Rügen entnommen.

An einem verkürzten Wurzelstock entspringen in grosser Zahl die Haupt-

1) Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze. Botanische Zeitung 1886.

wurzeln (Fig. 9), die bis 30 cm lang sind und einen Durchmesser von durchschnittlich 0,8 mm besitzen. Nach dem Vegetationspunkte zu verjüngen sich diese Wurzeln nur unbedeutend, so dass in einer Entfernung von ca. 0,5 mm von der Spitze die Wurzeln noch über 0,5 mm stark sind. Diese Wurzeln sind mehr oder weniger reich verzweigt in dünne Nebenwurzeln, die den anatomischen Verhältnissen der Hauptwurzel entsprechend in vier Längsreihen derselben ansetzen. Diese Nebenwurzeln besitzen durchschnittlich einen Durchmesser von 0,25 mm und eine Länge von höchstens 12 cm und verzweigen sich nicht selten wieder. Letztere Verzweigungen sind dann nicht wesentlich dünner als die Nebenwurzeln erster Ordnung. Auch die Nebenwurzeln verjüngen sich nicht wesentlich nach dem Vegetationspunkte zu. Es sind also Hauptwurzeln und Nebenwurzeln von Anfang an verschieden und fast in ihrem ganzen Umfange angelegt, und es findet ein nachträgliches Dickenwachsthum nur in sehr beschränktem Masse statt.

Sowohl Hauptwurzeln als auch Nebenwurzeln sind mit kräftig entwickelter Wurzelhaube versehen, auch findet man Wurzelhaare bei beiden, bei den starken Wurzeln spärlich, bei den feinen Seitenwurzeln reichlicher.

Der anatomische Bau der Hauptwurzel, wie er auf dem Querschnitt zu erkennen ist, ist folgender.

Der centrale Strang wird gebildet von einem tetrarchischen Holzkörper, zwischen dessen Strahlen der Siebtheil liegt. Dieser Strang, der ca. $\frac{1}{10}$ des Gesamtdurchmessers der Wurzel stark ist, wird umschlossen durch das Pericambium und die Endodermis. Die Rinde besteht aus dem Rindenparenchym, der subepidermalen Schicht und der Epidermis. Das Rindenparenchym wird gebildet von ca. zehn Schichten runder, auf dem Querschnitt isodiametrischer Zellen. Keine dieser Zellreihen fällt auf durch die Grösse ihrer Zellen. Das Rindenparenchym ist meist vollgepfropft mit Stärke. Die subepidermale Schicht besteht aus Zellen, die auf dem Querschnitt radial gestreckt sechseckig und palisadenähnlich fest aneinanderliegend erscheinen. Die Zellen der Epidermis sind auf dem Querschnitt isodiametrisch und ihre äusseren Membranen sind stark verdickt.

Der anatomische Bau der Nebenwurzeln weicht von dem der Hauptwurzeln darin ab, dass statt des tetrarchen Xylems nur zwei Gefässgruppen vorhanden sind, die in einem Bündel von Phloëm einander gegenüberliegen. Die Rinde wird von drei oder vier Zellschichten gebildet, die Zellen der Endodermis anliegenden Schicht sind besonders gross. Die Zellen der subepidermalen Schicht erscheinen auf dem Querschnitt isodiametrisch fünf- bis sechseckig. Die äusseren Membranen der Epidermiszellen sind auch hier stark verdickt.

Unter Anwendung von Chlorzinkjod, Jod-Schwefelsäure, Schwefelsäure und Chromsäure wurde die chemische Beschaffenheit der Zellmembranen, sowohl bei den Hauptwurzeln, als auch bei den Nebenwurzeln studirt. Es ergaben hierbei die Zellwände der Endodermis, der subepidermalen Schicht und der Epidermis, sowie die der Wurzelhaare die Reaktionen von cuticularisirter Membran, die Gefässe die von Holzstoff und die übrigen Wände die von Cellulose¹⁾.

1) Es mag bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen werden, dass die Membranen der Wurzelhaare meistens nicht, wie allgemein angenommen wird, und wie auch FRANK-SCHWARZ in seiner in den Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen I, 2. Heft, 1883 veröffentlichten Monographie über Wurzelhaare angiebt, aus Cellulose bestehen, sondern dass

Während die dicken Hauptwurzeln niemals Verpilzung zeigen, sind die feinen Seitenwurzeln meistens in endotrophische Mykorrhizen übergegangen. Auch hier findet die Durchwucherung des Rindenparenchims mit Pilzgewebe ihren Anfang durch Infektion von aussen. Es dringen die Pilze intercellular durch die Epidermis und die subepidermale Schicht hinein in den Wurzelkörper, um sich durch die Intercellularräume oder die kleinen Rindenzellen hindurchzuarbeiten zu den grossen Zellen der Schicht, welche die Endodermis einschliesst. In diesen Zellen befinden sich die Hauptmassen der Pilze, durch welche die Zellräume ganz oder zum Theil angefüllt werden (Fig. 10). Bei schwächerer Vergrösserung sieht man nur Massen von unbestimmter Form und erst bei stärkerer Vergrösserung erkennt man mehr oder weniger deutlich ein Gewirr von Pilzfäden.

Die Pilzfäden sind im Innern der Wurzeln immer mit zarter, farbloser Membran umkleidet, der Durchmesser der Fäden beträgt höchstens 4μ . Blasige Erweiterungen der Pilzschläuche sieht man auch hier häufiger.

Wie sowohl auf Längsschnitten als auch auf Querschnitten zu erkennen ist, stehen die Pilzmassen der einzelnen Zellen in Verbindung miteinander und auch mit der Umgebung der Wurzeln.

Es ist also die Epidermis in den feinen Nebenwurzeln mit einem Mantel von Pilzgewebe umgeben und dieser Mantel reicht immer bis nahe an die Wurzelspitze.

Die Verpilzung der feinen Wurzeln ist eine sehr regelmässige, nur sehr selten sind pilzfreie Nebenwurzeln zu finden. Diese gleichen dann aber stets den verpilzten vollständig, so dass sich daraus ergibt, dass die Pilze nicht etwa eine schädliche Einwirkung auf den Wurzelkörper ausgeübt haben.

Wie bei *Ranunculus acris* sind die Mykorrhizen auch bei den anderen *Ranunculus*-arten wie *R. lingua*, *R. repens*, *R. Sardous* und auch bei *Caltha palustris* ausgebildet. Stets erwiesen sich die dicken Hauptwurzeln frei von Pilzgewebe, während die feinen Nebenwurzeln, die doch als nahrungsaufnehmende Organe anzusehen sind, in ihren weiten Rindenzellen reichliche Verpilzung zeigten. Für die Auffassung der dünnen Nebenwurzeln als diejenigen Wurzeltheile, die die Nährstoffe aus dem Boden hauptsächlich aufzunehmen haben, spricht nicht nur ihre grosse Feinheit, sondern auch die Art der Anordnung, welche sich besonders gut an den Exemplaren hat studiren lassen, welche mir von *Caltha palustris* zur Untersuchung vorgelegen haben. Wie bei *Ranunculus acris* bilden auch hier die dicken Hauptwurzeln ein dichtes Büschel, und während die inneren Wurzeln dieses Büschels gar keine oder nur sehr wenige dünne Nebenwurzeln tragen, sind die äusseren Wurzeln reich mit häufig wieder

sie, ebenso wie auch die Membranen der Epidermiszellen, bei der grössten Zahl der von mir untersuchten Wurzeln die Reaktionen von cuticularisirter Membran gaben. Verhältnissmässig selten habe ich bei den Wurzelhaaren aus Cellulose bestehende Membranen gefunden, die dann nach aussen mit einer zarten Cuticula umzogen waren. Meistens geben die Membranen der Epidermiszellen bis zum Vegetationspunkte hin und die der Wurzelhaare von deren jüngsten Anfängen an Cuticulareaktion. Weitere Untersuchungen über die chemische Beschaffenheit der Membranen der Wurzelhaare, sowie eine Vergleichung der Fälle, in denen dieselben aus Cellulose bestehen, mit denen, in welchem sie cuticularisirt sind, behalte ich mir vor. An dieser Stelle will ich nur darauf hinweisen, dass Wechselbeziehungen zwischen gewöhnlichen Wurzeln und Mykorrhizen und dem chemischen Verhalten der Membranen der Wurzelhaare und der Epidermiszellen nicht vorliegen.

verzweigten feinen Nebenwurzeln besetzt. Hierdurch wird der Eindruck hervorgerufen, als sollte gerade durch die feinen Nebenwurzeln der umgebende Boden möglichst ausgenützt werden, und würden aus Zweckmässigkeitsrücksichten die feinen Nebenwurzeln nur da in grösserer Menge angelegt, wo sie am besten ihre Aufgabe, grossmögliche Ausnützung des Bodens zum Besten der Pflanze erfüllen können.

3. *Holcus lanatus*. Das untersuchte Material entstammt einer sandigen Trift bei Gross-Lichterfelde und einem Walde bei Tegel.

An dem kriechenden ca. 1 mm starken Wurzelstocke sitzen die bis 25 cm langen Hauptwurzeln, die meistens 0,2–0,35 mm stark sind und sich nach dem Vegetationspunkte zu allmählich verzüngen, so dass die jüngsten Partien nur noch ca. 0,04 mm stark sind. An diesen Hauptwurzeln sitzen in grosser Zahl die Nebenwurzeln von meistens geringerer Länge (bis 5 cm), die an der Ansatzstelle bis 0,25 mm stark sind und sich nach dem Vegetationspunkte zu bis auf 0,03 mm verzüngen. Die Nebenwurzeln selbst sind häufig wieder verzweigt. Die Art der Verzweigung ist aus Fig. 11 zu ersehen, in der die Spitze einer Hauptwurzel sammt ihren Verästelungen bei mässiger Vergrösserung wiedergegeben ist.

Haupt- und Nebenwurzeln besitzen denselben anatomischen Bau. In den jüngsten Theilen besteht das centrale Bündel aus wenigen Gefässen und dem Siebtheil. Dasselbe wird eingeschlossen durch das Pericambium und die nach innen stark verdickte Endodermis. Die Rinde besteht aus drei Zellschichten, eine eigentliche Rindenschicht, die subepidermale Schicht und die Epidermis, deren äussere Membranen nicht verdickt sind, und deren Zellen häufig zu Wurzelhaaren ausgewachsen sind. Diesen anatomischen Bau zeigen die jüngsten Theile der Wurzel, bis zu einem Durchmesser von ca. 0,18 mm, indem die einzelnen Schichten dem Gesamtdurchmesser entsprechende Dimensionen besitzen. So messen z. B. bei einer 0,09 mm starken Stelle einer Wurzel, die im Querschnitt in Fig. 12 dargestellt ist, das centrale Bündel incl. Endodermis 0,02 mm und die Rindenzellen ebensoviel. An stärkeren Wurzelstellen sind mehr Gewebeelemente, sowohl ausserhalb, als auch innerhalb der Endodermis, so dass bei einem Durchmesser von 0,2 mm bereits 4 Reihen, bei einem Durchmesser von 0,32 mm 6 Reihen und bei einem Durchmesser von 0,35 mm 7 Reihen von Zellen ausserhalb der Endodermis vorhanden sind. Die Gewebeelemente des centralen Stranges sind stets proportional an Zahl und Grösse dem Durchmesser der Wurzeln. Die älteren Theile derselben bestehen fast ausschliesslich aus dem centralen Strang, es sind die Rindenzellschichten mehr oder weniger abgestossen, so dass die Endodermis schliesslich nur noch umgeben ist von wenigen Schichten verkorkten Rindengewebes.

Für die verschiedene Zahl der Gewebeelemente in den einzelnen Wurzeltheilen sind nur zwei Erklärungen möglich, entweder ist ursprünglich ein stärkerer Vegetationspunkt vorhanden gewesen, der bei weiterem Wachsthum allmählich abnimmt, so dass an den jüngeren Theilen der Wurzeln weniger Elemente vorhanden sind, oder es findet auch bei den Wurzeln von *Holcus* und ebenso bei den anderen von mir untersuchten Gramineen thatsächlich ein sekundäres Dickenwachsthum statt.

Die jüngeren Theile dieser Wurzeln zeigen stets die Eigenschaften der endotrophischen Mykorrhiza, die weiten Zellen der eigentlichen Rindenschicht sind mit Pilzgewebe angefüllt, welches mit der Umgebung der Wurzel durch

Pilzschläuche reichlich in Verbindung steht. Nicht selten sieht man auch in den Zellen der subepidermalen Schicht Pilzschläuche und wohl gar Pilzmassen, doch beschränkt sich die Hauptausdehnung des Pilzmyceliums im Innern des Wurzelkörpers auf die Rindenschicht. Dasselbe bildet auch hier einen dichten ununterbrochenen Mantel um die Endodermis, der fast bis an die Wurzelspitze reicht. Das Pilzgewebe sieht in diesen Wurzeln ebenso aus, wie es ausführlich bereits bei *Paris quadrifolia* und *Ranunculus acris* geschildert worden ist. Die Stärke der einzelnen Fäden beträgt im Durchschnitt 4μ . Man sieht die Wurzeln auch äusserlich von einem Gewirr von Pilzfäden leicht umschlungen, die meistens, wie die Hyphen im Innern, farblos, nicht selten jedoch auch mehr oder weniger braun gefärbt sind. Verwachsen sind jedoch diese Pilzfäden nicht mit der Epidermis der Wurzeln, wie es bei den ektotrophischen Mykorrhizen der Fall ist, dagegen lässt sich häufig eine Verbindung zwischen diesen Pilzfäden und dem Mycelium im Innern der Wurzeln beobachten. An den dickeren Theilen der Wurzeln findet man die Pilzmassen nur in den äusseren Zellschichten der Rinde, er beschränkt sein Wachsthum immer auf die Zellreihen, die unter der subepidermalen Schicht liegen, und man kann in dieser Zellreihe die Pilzmassen beobachten, bis dieselbe abgestossen wird.

Wie bei *Holcus lanatus* sind die Mykorrhizen auch bei den übrigen Gramineen, z. B. *Festuca ovina* gefunden worden.

4. *Leontodon auctumnalis*. Es sind untersucht worden Wurzeln von Pflanzen, die auf einer sandigen Trift bei Gross-Lichterfelde und in der Nähe des Strandes bei Stralsund gefunden worden sind.

Der Wurzelstock ist verkürzt, an ihm sitzen in dichtem Büschel eine grosse Zahl von Wurzeln, die $0,4$ bis 2 mm stark und bis 25 cm lang sind und sich nach dem Vegetationspunkte zu allmählich verjüngen, so dass ihr Durchmesser schliesslich nur noch $0,1 \text{ mm}$ beträgt. Diese Wurzeln sind mehr oder weniger reich verzweigt in Nebenwurzeln, die an den Ansatzstellen fast ebenso stark sind als die Hauptwurzeln an diesen Stellen, und die sich wie die Hauptwurzeln nach dem Vegetationspunkte zu verjüngen. Fig. 13 zeigt das Ende einer *Leontodon*wurzel mit ihren Verästelungen bei mässiger Vergrösserung.

Haupt- und Nebenwurzeln haben denselben anatomischen Bau, der bis zu einer Stärke der Wurzelstellen von ca. $0,15 \text{ mm}$ folgender ist. Der centrale Strang wird von wenigen Gefässen und Siebtheilen gebildet und eingeschlossen durch das Pericambium und die Endodermis. Die Rinde wird nur von drei Schichten gebildet, der eigentlichen Rindenschicht, bestehend aus weitlumigen Zellen, der subepidermalen Schicht, deren Zellen auf dem Querschnitt sechseckig und geschlossen aneinanderliegend erscheinen, und der Epidermis, deren Zellen häufig zu Wurzelhaaren ausgewachsen sind. Wenn die Wurzeln einen Durchmesser von ungefähr $0,15 \text{ mm}$ erreicht haben, geht das weitere Dickenwachsthum durch Bildung von neuen Zellreihen vor sich. Das centrale Bündel nimmt an Umfang zu, und ausserhalb der Endodermis werden neue Schichten von Rindenzellen gebildet, so dass beispielsweise bei einem Durchmesser von $0,22 \text{ mm}$ vier und bei einem Durchmesser von $0,5 \text{ mm}$ zwölf Rindenschichten vorhanden sind. Bei weiterem Dickenwachsthum nimmt der centrale Strang sehr an Umfang zu und die Zellschichten der Rinde werden von aussen anfangend allmählich abgestossen, so dass bei einem Gesamtdurchmesser von

0,7 mm der centrale Strang 0,55 mm stark und die Rinde auf vier Zellreihen reduziert ist.

Die feinen Theile der Wurzeln zeigen nun durchweg die Eigenschaften von endotrophischen Mykorrhizen.

Man sieht in ihren feinen Theilen die Zellen der Rindenschicht dicht angefüllt mit Pilzparenchym von glasiger homogener Beschaffenheit. Die Pilzmassen in den einzelnen Zellen sind, sowohl unter sich, als auch mit der Umgebung der Wurzeln reichlich in Verbindung. Beim Dickenwachsthum der Wurzel dringen die Pilze zunächst in die an der Endodermis neu entstandenen Zellschichten hinein und füllen auch diese vollständig mit ihrem Mycelium an. Jedoch werden so höchstens zwei bis drei der neu entstandenen Rindenzellschichten mit Pilzgewebe gefüllt; bei stärkerem Dickenwachsthum dringen die Pilze nicht weiter in die neuen Zellschichten hinein. Das Pilzgewebe, welches zuerst die Zellen mehr oder weniger ganz ausfüllte, schrumpft dann zusammen und verändert seine Konsistenz, indem die anfangs glasige und stark durchscheinende Masse in eine vollständig duffe übergeht, und bleibt dann in Gestalt von Klumpen von mannigfacher, meistens blumenkohlarthiger Form in den Zellen zurück. Die anfangs stets zu beobachtende Verbindung der Pilzmassen in den einzelnen Zellen mit einander ist dann häufig auch nicht mehr aufzufinden. Es ist das Mycelium, welches sich bei den feinen Theilen der Wurzeln in kräftiger Lebensthätigkeit befindet, beim Dickenwachsthum der Wurzeln allmählich in den Zustand eines ruhenden oder todten Gewebes übergegangen. Die Pilzklumpen kann man in den betreffenden Rindenzellschichten beobachten, bis letztere beim weiteren Dickenwachsthum der Wurzeln abgestossen werden.

So wie hier beschrieben sind die Mykorrhizen in den meisten von mir gefundenen Fällen beschaffen, z. B. bei den übrigen Kompositen, den Umbelliferen, den Rosaceen, den Gentianeen u. s. w.

Die Wurzeln aller dieser Pflanzen haben das gemeinschaftlich, dass sie in ihren jungen Theilen die Eigenschaften der endotrophischen Mykorrhizen besitzen, diese Mykorrhizen können dann aber wieder durch Dickenwachsthum des Wurzelkörpers in gewöhnliche Tragwurzeln von mannigfacher Form übergehen. Natürlich können sich aus räumlichen Gründen nicht alle Mykorrhizen zu dicken Wurzeln entwickeln, sondern, wie man sich schon leicht durch Betrachtung z. B. einer Umbelliferenwurzel überzeugen kann, sind nur wenige Saugwurzeln zu dicken Organen ausgewachsen, die meisten sitzen als feine Wurzelfasern an diesen dickeren Wurzeln, die als ihre Träger fungiren.

III. Vergleichung der neu gefundenen Mykorrhizen mit den bereits bekannten.

Nachdem so die neugefundenen Mykorrhizen an verschiedenen Beispielen beschrieben sind, will ich die gemeinschaftlichen Eigenschaften dieser Formen zusammenfassen und dieselben mit denen der bisher bekannten Pilzwurzeln vergleichen.

Bei Paris, deren ziemlich dicke Wurzeln nicht weiter verzweigt sind, hat sich das Pilzmycelium natürlich in diesen dicken Wurzeln eingenistet. Bei den

Ranunculaceen, bei denen zwei ganz verschieden angelegte Wurzelarten, relativ dicke Tragwurzeln und sehr feine Saugwurzeln vorhanden sind, findet man stets nur die Saugwurzeln verpilzt. Bei den Pflanzen, bei denen aus den Saugwurzeln oder wenigstens aus einem Theile derselben dickere Wurzeln entstehen können, z. B. bei den Compositen, Umbelliferen u. s. w., finden wir stets nur die ganz feinen Organe mit den Eigenschaften der Mykorrhizen behaftet. Wenn diese Organe sich weiter entwickeln, verlieren sie ihren Charakter als Mykorrhizen dadurch, dass das Pilzgewebe in einen ruhenden oder todten Zustand übergeht und schliesslich abgestossen wird.

Es sind also stets nur die nahrungsaufnehmenden Wurzeltheile, diese aber in grösster Regelmässigkeit durch Symbiose mit dem Wurzelpilz in Mykorrhizen umgewandelt.

Aus den Beschreibungen der Mykorrhizen geht deutlich hervor, dass das Pilzgewebe im Wurzelkörper so gelagert ist, dass es für die Nahrungsaufnahme die grössten Dienste leisten kann. Sehen wir von Paris ab, so finden wir stets den centralen Strang, also das Organ der Pflanze, durch welches die durch die Wurzeln aufgenommene Nahrung in den Pflanzenkörper geleitet wird, in den feinen Wurzeln mit einem dichten Mantel von Pilzgewebe umschlossen. Die Pilzmassen füllen in grösster Regelmässigkeit die Zellen der Schicht aus, welche die Endodermis umgiebt, und da diese Pilzmassen in den einzelnen Zellen durch zahlreiche durch die Zellwände gehende Pilzschläuche mit einander verbunden sind, ist die Pilzhülle anzusehen als ein den centralen Strang eng umschliessender einheitlicher Körper, der fast bis zum Vegetationspunkte reicht. Nur dieser und das Folgeremistem sind frei von diesem Pilzmantel. Da die Nahrung aus dem Boden nur durch die feinen Wurzeltheile aufgenommen werden kann, muss dieselbe stets, selbst wenn sie durch die meistens vorhandenen Wurzelhaare aufgenommen wird, doch den Pilzmantel passiren, weil kein anderer Weg frei bleibt, als der durch das Pilzmycelium, denn sicher kann die Nahrung nicht aufgenommen werden durch die allein pilzfreie im Wachsthum befindliche Wurzelspitze, noch durch die älteren mit Korkschichten umkleideten Wurzeltheile, in denen sich kein Pilzgewebe mehr befindet. Wie etwa bei der Nahrungsaufnahme der Pilz theilhaftig sein könnte, will ich nicht weiter erörtern. Es liegt nahe anzunehmen, dass die Pilzfäden Nährstoffe assimiliren können, welche aufzunehmen, die Wurzelzellen allein untauglich sind. Vielleicht ist auch der direkte Weg durch das Pilzmycelium, dessen Fäden nur sehr selten durch Querwände getheilt sind, ein bequemerer als der durch die Wurzelhaare und die Rindenzellen, wo so oft Widerstände mittelst der Endosmose zu überwinden sind.

Auch bei Paris, wo doch die pilzführenden Zellen noch durch mehrere Rindenschichten vom centralen Strang getrennt sind, verhält sich die Sache nicht anders. Hier liegt ein ebenfalls geschlossener Pilzmantel unter der subepidermalen Schicht. Auch bei Paris müssen alle durch die Wurzeln aus dem Boden aufzunehmenden Nährstoffe, die durch den centralen Strang dem Wurzelkörper zugeführt werden, durch die pilzführenden Zellen hindurchgeleitet werden. *Es sind also auch bei den neu gefundenen Mykorrhizen, wie bei den bisher bekannten, die Pilzmassen so orientirt, dass sie nothwendig die Vermittlung zwischen den aufzunehmenden Stoffen und der Leitungsbahn der Wurzeln übernehmen müssen.*

Ob die Wurzelhaare der Mykorrhizen, die wie bei gewöhnlichen Saugwurzeln ausgebildet sind, nur mechanisch zur Befestigung des Pflanzenkörpers

und zur Erleichterung des Eindringens der Wurzeln in den Erdboden dienen, oder ob sie sich mit dem Wurzelpilz in die Aufnahme von Nahrung aus dem Boden theilen, mag dahingestellt bleiben. Wenngleich bei den untersuchten Pflanzen die Wurzelhaare öfter ganz fehlten oder doch nur in geringer Zahl entwickelt waren, so liegt doch keine Wechselbeziehung vor zwischen Vorhandensein und Fehlen von Mykorrhizenpilz und der mehr oder minder reichlichen Ausbildung von Wurzelhaaren.

Bezüglich der Einwirkung des Pilzes auf die Wurzeln ist hervorzuheben, dass eine krankhafte Erscheinung oder Störung in der Entwicklung des Wurzelkörpers, durch den Mykorrhizenpilz hervorgerufen, von mir niemals beobachtet worden ist. Stets machten die mit dem Mykorrhizenpilz behafteten Wurzeln den Eindruck von durchaus gesunden und durch nichts in ihrer normalen Entwicklung gestörten Organen. Es ist ja auffallend, dass die mit den Pilzmassen angefüllten Zellen in der Regel bedeutend grösser sind als die übrigen Rindenzellen. Durch Vergleichen von verpilzten und unverpilzten Wurzeln und durch genaue Messungen nicht nur bei den Wurzeln von Paris allein, sondern auch bei anderen Wurzeln, habe ich aber mit Sicherheit constatiren können, dass die betreffenden Zellen auch schon vor der Verpilzung dieselbe Grösse haben, dass sie also nicht durch die Pilze pathologisch erweitert worden sind, sondern dass die Pilze sich nur der weitleumigen Zellen bemächtigt haben.

Was nun die Beziehungen zwischen Wurzeln und Mykorrhizenpilz anbetrifft, so geht schon aus der gesunden Beschaffenheit der Wurzeln und jedem Fehlen von pathologischen Veränderungen an denselben hervor, dass auch in den von mir gefundenen Fällen der Verpilzung der Saugwurzeln ein blosser Parasitismus seitens der Pilze nicht vorliegt. Ausserdem sprechen aber noch verschiedene Gründe dafür, dass die Pilze es nicht allein auf eine Ausbeutung der Pflanze abgesehen haben. Zunächst das Beschränktsein des Pilzes auf die ganz feinen Wurzeln. Käme es dem Pilze nur darauf an, sich möglichst viel Vortheil aus der Pflanze zu verschaffen, so würde ihn sicher nichts abhalten, zum Beispiel auch in die Träger der Saugwurzeln, in die ungefähr 0,8 mm starken Hauptwurzeln von *Ranunculus acris* und der anderen *Ranunculus*arten, einzudringen, in deren Rindenzellen bei dem untersuchten Material stets in grosser Menge Stärke angehäuft war, das Nahrungsmittel, welches die parasitischen Pilze doch mit Vorliebe den sie ernährenden höher organisirten Pflanzen entziehen. Bei den verpilzten Wurzeln, die in die Dicke wachsen, z. B. bei den Compositen, Umbelliferen u. s. w. wächst der Pilz nur in beschränktem Maasse in die neu entstandenen Rindenzellen hinein, aus denen er sich doch sicher ebenso viel Vortheil verschaffen könnte, als aus den Zellen, die er mit seinem Mycelium anfüllt. Dass der Pilz nicht in die neu entstandenen Rindenzellen hineinwächst, beruht nicht etwa darauf, dass sein Wachsthumvermögen überhaupt aufgehört hat, denn es befindet sich der Pilz in einem fortwährenden Wachsthum nach der Wurzelspitze zu, welches immer gleichmässig mit dem Wachsen des Wurzelkörpers vor sich geht, so dass der Pilzmantel, der den centralen Strang umschliesst, dem Vegetationspunkte stets gleich nahe ist. Aus diesem langsamen und begrenzten Wachsthum des Pilzes im Wurzelkörper geht doch auch mit Sicherheit hervor, dass er nicht parasitischer Natur ist. Am meisten spricht aber die grosse und regelmässige Verbreitung des Mykorrhizenpilzes gegen die Annahme eines Parasitismus. Wenn auch benachbarte Pflanzen

oder vielleicht auch Pflanzen derselben Gegend in ihren Wurzeln mit einem parasitischen Pilz behaftet sein können, so kann sich derselbe doch unmöglich mit einer so grossen Regelmässigkeit verbreiten auf in räumlich so getrennten Gegenden gesammelte Pflanzen, wie ich sie zu meinen Untersuchungen verwendet habe. Ich habe aber, wie aus der unten folgenden Uebersicht über die von mir untersuchten Pflanzen zu ersehen ist, Wurzeln einiger Pflanzen nicht nur von verschieden beschaffenen, sondern auch weit von einander entfernten Standorten zur Untersuchung genommen, und stets, wenn die Pflanzen ihrem natürlichen Standorte entnommen waren, die Verpilzung in grosser Regelmässigkeit und stets gleicher Beschaffenheit gefunden.

Wäre der Pilz nur ein Parasit in den Pflanzenwurzeln und die betreffenden Pflanzen unter natürlichen Verhältnissen nicht an das Vorhandensein des Wurzelpilzes gebunden, so würde dieser wohl bisweilen gefehlt haben.

HARTIG und GROSLICK (Botanisches Centralblatt 1886, Nr. 11) führen als Begründung für ihre Annahme eines parasitären Charakters des Wurzelpilzes die geringe Lebensdauer der Mykorrhizen an. Diese Ansicht hat FRANK allerdings schon durch seine Beobachtungen widerlegt, die ihm ergeben haben, dass die Mykorrhizen keine geringere Lebensdauer haben, als gewöhnliche Saugwurzeln. Das Unzutreffende der Annahmen HARTIG's und GROSLICK's wird aber auch deutlich bewiesen durch das Verhalten der Mykorrhizen bei den Compositen, Umbelliferen, Rosaceen, Campanulaceen etc. etc. Hier kann man, wie bei der Beschreibung der Mykorrhizen von *Leontodon auctumnalis* ausführlich geschildert ist, beobachten, dass aus den verpilzten Saugwurzeln Tragwurzeln von mannigfacher Stärke und Form entstehen können. Es wirkt also der Wurzelpilz in keiner Weise störend oder hemmend auf die weitere normale Entwicklung des Wurzelkörpers ein. Die verpilzte Wurzel kann wie jede andere unverpilzte in die Dicke wachsen und auch selbst wieder Nebenwurzeln bilden. Natürlich können sich aus räumlichen Rücksichten nicht alle feinen Wurzeln zu stärkeren Organen entwickeln und sich wieder verzweigen, jedoch kommt es dabei nicht in Betracht, ob die Wurzeln verpilzt oder unverpilzt sind. *Es besitzen also die Mykorrhizen nicht nur gleiche Lebensdauer, wie die gewöhnlichen unverpilzten Saugwurzeln, sondern es ist auch kein Unterschied zwischen ihnen vorhanden in der weiteren Entwicklung und dem Aufbau des Wurzelkörpers.*

Nachdem durch die letzten Ausführungen festgestellt ist, dass auch bei den neu gefundenen Mykorrhizen der Pilz nicht als Parasit in den Wurzeln lebt, genügt es, an dieser Stelle mit wenigen Worten darauf hinzuweisen, wie sehr man berechtigt ist, anzunehmen, dass die Pflanzen von dem Wurzelpilz einen grossen Nutzen haben. Schon die Orientirung des Wurzelpilzes in den Wurzeln zeigt, wie bei der Beschreibung derselben hervorgehoben ist, dass der Mykorrhizenpilz bei der Uebertragung der Nahrung aus dem Boden in die Pflanze die grösste Rolle spielen muss. Wie gross die Einwirkung des Wurzelpilzes bei der Ernährung von Pflanzen ist, hat man für die ektotrophische Mykorrhizen durch Kulturversuche experimentell festgestellt. Obgleich die anatomische Beschaffenheit der ektotrophischen Mykorrhizen eine ganz andere ist als die der endotrophischen, so sind beide in ihrer physiologischen Bedeutung sicher einander gleich zu stellen, denn bei beiden ist das Pilzmycelium so orientirt, dass durch dasselbe nothwendig die Nahrungsaufnahme vor sich gehen muss. Deshalb ist

man wohl berechtigt, das, was für die ektotrophischen Mykorrhizen bewiesen ist, auch für die endotrophischen Mykorrhizen als wahrscheinlich anzunehmen.

Da alle von mir mit Mykorrhizen versehen gefundene Pflanzen auf einem Boden gestanden haben, der wenigstens etwas humöse Bestandtheile enthält und ein Parasitismus seitens des Pilzes aus den angeführten Gründen nicht denkbar ist, so wird man wohl auch in den neuen Fällen den Wurzelpilz für einen saprophyten erklären dürfen, der seine Lebensbedingungen nicht in den lebenden Wurzeln, sondern in den abgestorbenen und verwesenden Pflanzenresten, dem Humus, findet.

Dass aber auch nicht nur ein Ausnützen des Pilzes durch die Pflanze vorliegt, sondern dass Pilz und Wurzel sich in wirklicher Symbiose mit einander befinden, sieht man aus folgenden Erscheinungen. Der Pilz bewirkt selbstständig die Bildung von Mykorrhizen und richtet sein Leben ganz den Funktionen entsprechend ein, die er als Mykorrhizenpilz zu vollführen hat. Sehr ausgeprägt sieht man letzteres bei denjenigen Mykorrhizen, aus denen durch Dickenwachsthum wieder gewöhnliche Tragwurzeln entstehen können.

Während in den feinen nahrungaufnehmenden Theilen das Pilzmycelium in geschlossenem Mantel die Endodermis umgiebt, geht es, wenn die Wurzeln in die Dicke wachsen und sich dabei neue Rindenzellen bilden, gar nicht mehr, oder doch nur in sehr beschränkter Masse in diese hinein, und die Pilzmassen, die zuerst die betreffenden Zellen ganz ausfüllten, schrumpfen zusammen und bleiben als Klumpen von meist blumenkohlartiger Form in den Zellen zurück und werden mit diesen bei weiterem Dickenwachsthum abgestossen.

Hieraus sieht man doch auf das Deutlichste, wie genau der Pilz sich der Entwicklung der Wurzel anpasst. Sobald er nicht mehr seine Funktionen als Mykorrhizenpilz erfüllen kann, wird seine Beschaffenheit verändert, es geht das lebende Pilzgewebe in ein ruhendes oder todttes über. Dagegen wächst der Pilz fortwährend nach dem Vegetationspunkte zu, um immer als ernährendes oder die Ernährung vermittelndes Organ in Thätigkeit bleiben zu können. *Wie bei den früher bekannten Fällen von Wurzelverpilzung befindet sich auch in den von mir gefundenen der saprophyte Wurzelpilz in einem mutualistischen Verhältnisse zu der Pflanzenwurzel, mit welcher er ein einheitliches Organ, die Mykorrhiza bildet. Diese Mykorrhizen vermitteln anscheinend auch in den neu gefundenen Fällen die direkte Ernährung der Pflanzen aus dem Humus.*

Ueber die systematische Stellung des Wurzelpilzes haben auch meine Beobachtungen irgend welche Anhaltspunkte nicht ergeben.

Fruktifikationsorgane haben sich niemals gefunden, und aus der morphologischen Beschaffenheit des Mycels irgend welche Schlüsse ziehen zu können, ist nicht möglich, da die Formen der Hyphen sogar in benachbarten Zellen ganz verschieden sind. Auch die Stärke der Pilzfäden variirt sehr, es finden sich mitunter in ein und derselben Zelle Fäden von ganz verschiedenem Durchmesser.

Kulturversuche mit Mykorrhizenpilzen hat bisher nur WAHRLICH gemacht (Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze, Botanische Zeitung 1886). Derselbe will aus dem Wurzelpilz von Vanda-Arten Peritheccien erhalten haben, die der Gattung *Nectria* angehören.

Auch ich habe Kulturversuche mit einem Mykorrhizenpilze vorgenommen und zwar mit dem in den Pariswurzeln vorkommenden. Ich brachte verpilzte Stellen dieser Wurzeln in hängende Tropfen von sterilisirtem Apfel- und

Pflaumendecocten und überliess dieselben in einer feuchten Kammer bei einer Temperatur von ca. 20° ihrer weiteren Entwicklung. Bei den regelmässig vorgenommenen Beobachtungen dieser Schnitte fand ich in den ersten zwei bis drei Tagen überhaupt keine Veränderung, dann begann in einigen Präparaten ein Wachsen von Pilzfäden, genau so, wie WAHRLICH es in seiner Arbeit beschrieben. Ich konnte jedoch konstatiren, dass diese schnell wachsenden Pilzfäden in keinerlei Zusammenhang mit dem in den Wurzeln befindlichen Mykorrhizenpilz standen. Natürlich liegt es mir vollständig fern, durch diese Mittheilung das Resultat von WAHRLICH's Arbeit irgendwie in Frage stellen zu wollen, zumal ich die weitere Entwicklung der von mir beobachteten schnell wachsenden Pilze nicht verfolgt habe, nachdem ich konstatiert, dass sie zum Mykorrhizenpilz in keiner Beziehung stehen. Ein Wachsen des Mykorrhizenpilzes in den angegebenen Nährflüssigkeiten habe ich nicht beobachten können. Es müssen also zur Festsetzung der systematischen Stellung des Wurzelpilzes noch weitere Kulturversuche gemacht werden.

Auf die Frage, ob die Mykorrhizen der verschiedenen Pflanzen sämmtlich von ein und demselben Pilz gebildet werden, werde ich erst im letzten Theile meiner Arbeit eingehen.

IV. Verbreitung der neuen Mykorrhizen nach Pflanzenfamilien.

Nachdem im Vorhergehenden die Art und das Wesen der Symbiose zwischen Wurzeln und Wurzelpilz beschrieben worden, will ich auf die nunmehr konstatierte Verbreitung der Mykorrhizen eingehen.

Es sind von den von mir untersuchten Pflanzen folgende unter Angabe der Standorte aufgezählte mit Mykorrhizen versehen:

- Leguminosae:* Lotus corniculatus L. Sandiger Boden bei Halensee bei Berlin.
 Trifolium repens L. Sandiger Boden bei Halensee. Wegerand bei Tegel bei Berlin.
 Trifolium pratense L. Wiese bei Tegel, die von Zeit zu Zeit gedüngt wird, ohne umgepflügt zu werden. Melilotus vulgaris W. Sandiger Boden bei Halensee.
- Rosaceae.* Fragaria vesca L. Feuchter Waldboden bei Negast in Pommern und trockener Waldboden bei Jagdschloss Grunewald.
 Potentilla Tormentilla Schreck. Sandige Trift bei Gross-Lichterfelde.
 Comarum palustre L. Wiesen bei Jagdschloss Grunewald und bei Putbus auf Rügen.
 Rubus Idaeus L. Wald bei Negast.
 Geum rivale L. Wiese bei Pastitz auf Rügen.
 Geum rivali-urbanum G. Meyer. Schattiges Gebüsch an der Vogelwiese bei Stralsund.
- Oenotheraeae:* Epilobium parviflorum Retz. Sumpfige Stelle im Pastitzer Gehölz auf Rügen.
 Epilobium lanceolatum Leb. Grabenrand bei Tegel.
- Lythraceae:* Lythrum Salicaria L. Ufer am Tegeler See.

Saxifragaceae: *Parnassia palustris* L. Torfwiese bei Negast.

Umbelliferae: *Hydrocotyle vulgaris* L. Torfwiese bei Negast.

Sanicula europaea L. Schattiges Gebüsch bei Putbus.

Daucus Carota L. Sandige Trift bei Gross-Lichterfelde und Grabenrand bei Stralsund.

Chaerophyllum temulum L. Grabenrand bei Tegel und Gebüsch bei Stralsund.

Pimpinella magna L. Trockener Wald bei Halensee.

Pastinaca sativa L. Grabenrand bei Stralsund.

Geraniaceae: *Geranium Robertianum* L. Wald bei Negast.

Oxalidaceae: *Oxalis acetosella* L. Wald bei Negast.

Hypericaceae: *Hypericum perforatum* L. Rasenfläche im Gehölz bei Putbus und sandige Trift bei Gross-Lichterfelde.

Violaceae: *Viola palustris* L. Moorwiese im Grunewald.

Ranunculaceae: *Myosurus minimus* L. Humusreicher Acker bei Putbus.

Ranunculus acris L. Wiese bei Jagdschloss Grunewald, Acker bei Tegel, Rasenfläche im Park von Pankow, Gebüsch an der Vogelwiese und an anderen Stellen bei Stralsund.

Ranunculus bulbosus L. Rasenfläche im Parke von Pankow bei Berlin.

Ranunculus repens L. Gehölz bei Pankow.

Ranunculus sardous Crtz. Lehmacker bei Pankow.

Ranunculus lingua L. Torfmoor bei Putbus.

Caltha palustris L. Wiese am Teltower See.

Primulaceae: *Lysimachia nemorum* L. Pastitzer Gehölz.

Primula elatior Jacq. Pastitzer Gehölz.

Boraginaceae: *Echium vulgare* L. Sandiger Boden bei Halensee.

Myosotis palustris Rth. Moorwiesen bei Jagdschloss Grunewald und bei Negast.

Solanaceae: *Solanum nigrum* L. Humusreiche Stelle im Walde bei Jagdschloss Grunewald.

Scrophulariaceae: *Veronica Chamaedris* L. Wald bei Halensee.

Linaria vulgaris Mill. Wald bei Halensee.

Labiatae: *Mentha aquatica* L. Sandiges Ufer am Borgwallsee bei Stralsund.

Mentha arvensis L. Grabenrand bei Tegel und im Negaster Gehölz.

Lycopus europaeus L. Aufgeschütteter Boden im Park bei Tegel.

Thymus Serpyllum L. Sandboden bei Gross-Lichterfelde und trockener Wald bei Halensee.

Stachys silvatica L. Trockener Wald bei Putbus.

Scutellaria galericulata L. Grabenrand in einem Gehölz bei Putbus.

Prunella vulgaris L. Wiese am Borgwallsee.

Ajuga genevensis L. Wald bei Tegel.

Plantagineae: *Plantago lanceolata* L. Sandiger Boden bei Halensee, sandige Trift bei Gross-Lichterfelde und Wegerand bei Stralsund.

Campanulaceae: *Jasione montana* L. Sandhügel bei Halensee.

Phyteuma spicatum L. Humusreicher Wald bei Göhren auf Rügen.

Campanula rotundifolia L. Wald bei Halensee.

Rubiinae: *Galium verum* L. Sandhügel bei Halensee.

- Compositae*: *Helichrysum arenarium* L. Sandfläche bei Halensee und bei Gross-Lichterfelde.
Bellis perennis L. Wild wachsende Exemplare von einem Rasen bei Stralsund und kultivirte weiss- und rothblühende Exemplare aus Stralsunder Gärten.
Erigeron Canadensis L. Schutthaufen bei Gross-Lichterfelde.
Achillea millefolium L. Sandiger Acker bei Putbus und Sandfläche bei Gross-Lichterfelde.
Anthemis arvensis L. Sandhügel bei Halensee.
Cichorium Intybus L. Wildwachsendes blühendes Exemplar am Grabenrande bei Stralsund und kultivirte ein- und zweijährige Exemplare von Eldena bei Greifswald.
Leontodon hispidus L. Sandiger Boden bei Gross-Lichterfelde.
Leontodon auctumnalis L. Rasen bei Tegel, sandige Trift bei Gross-Lichterfelde.
Taraxacum officinale Moench. Gehöiz bei Negast und sandige Trift bei Paukow.
Matricaria Chamomilla L. Trockener Acker bei Putbus auf Rügen.
Lampsana communis L. Wald bei Tegel.
- Dipsaceae*: *Knautia arvensis* L. Sandboden bei Putbus.
- Valerianaceae*: *Valeriana officinalis* L. Moorwiese am Borgwallsee bei Stralsund.
- Euphorbiaceae*: *Euphorbia Cyparissias* L. Rasenplatz bei Tegel.
- Asparageae*: *Asparagus officinalis* L. Wildwachsend in einem Dorngebüsch am Strande von Goehren. Kultivirte Exemplare aus verschiedenen Gärten bei Stralsund.
- Asphodeleae*: *Anthericum Liliago* L. Wald bei Halensee.
- Smilacaceae*: *Majanthemum bifolium* Schmidt. Humusreiche Stelle in einem Laubwalde bei Putbus.
Paris quadrifolia L. Humusreiche Stellen in Laubwäldern bei Tegel und bei Putbus.
- Gramineae*: *Aira caespitosa* L. Wald bei Station Grunewald.
Agrostis canina L. Moorboden bei Hundekehle bei Berlin.
Holcus lanatus L. Wald bei Tegel und sandige Trift bei Gross-Lichterfelde und Ackerrand bei Schöneberg.
Triodia decumbens P. 13. Wiese bei Tegel.
Festuca ovina L. Sandfläche bei Halensee und Wegerand bei Tegel.

Frei von Verpilzung haben sich erwiesen die Wurzeln von folgenden Pflanzen:

- Crassulaceae*: *Sedum acre* L. Sandboden bei Gross-Lichterfelde.
- Leguminosae*: *Lupinus luteus* L. 1. Kultivirt im Garten der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin in reinem Sande, dem nur etwas Mergel, nicht aber anderer Dünger zugegeben ist. 2. Kulturpflanze von einem sandigen Acker bei Göhren.
Phaseolus multiflorus Willd. Wasserkulturen.
Phaseolus vulgaris L. Wasserkulturen.

- Rosaceae*: *Fragaria vesca* L. In einem Garten bei Stralsund kultivirt.
- Umbelliferae*: *Daucus carota* L. Kulturpflanze, 1. einjährige Exemplare aus dem Botanischen Garten in Berlin und 2. zweijährige Exemplare aus einem Garten bei Stralsund.
Petroselinum sativum L. Botanischer Garten in Berlin.
- Scleranthaceae*: *Scleranthus annuus* L. Sandboden bei Gross-Lichterfelde.
- Oleraceae*: *Chenopodium album* L. Schutthaufen bei Gross-Lichterfelde.
- Droseraceae*: *Drosera longifolia* L. Moorwiese bei Halensee.
Drosera rotundifolia L. Moorwiese am Borgwallsee bei Stralsund.
- Cruciferae*: *Erysimum strictum* Fl. Aufgeschütteter Boden am Kanal bei Tegel.
Brassica napus L. Sandboden bei Gross-Lichterfelde.
Brassica nigra L. Kulturpflanze aus dem Botanischen Garten in Berlin.
Lepidium sativum L. Kulturpflanze aus dem Botanischen Garten in Berlin.
Capsella bursa pastoris Mnch. Ackerrand bei Schöneberg, Wegerand bei Lichterfelde und Wegerand bei Tegel.
Raphanus Raphanistrum L. Ackerrand bei Tegel.
- Papaveraceae*: *Papaver somniferum* L. Kulturpflanzen aus dem Botanischen Garten in Berlin.
Chelidonium majus L. Aufgeschütteter Boden im Tegeler Park.
- Ranunculaceae*: *Nigella sativa* L. Kulturpflanze aus dem Botanischen Garten in Berlin.
Ranunculus fluitans Lmck. Graben bei Stralsund.
- Gentianeae*: *Menyanthes trifoliata* L. Botanischer Garten in Berlin, Wiese bei Tegel und Moorwiese am Borgwallsee bei Stralsund.
- Labiatae*: *Mentha arvensis* L. und *Mentha crispa* L. Kulturpflanzen aus dem Botanischen Garten in Berlin.
- Plantagineae*: *Plantago lanceolatus* L. Kulturpflanzen aus dem Botanischen Garten in Berlin.
- Scrophulariaceae*: *Melampyrum nemorosum* L. Wald bei Tegel und bei Halensee.
Pedicularis palustris L. Wiesen bei Tegel und bei Negast.
- Compositae*: *Achillea millefolium* L. Kulturpflanzen aus dem Botanischen Garten in Berlin.
Leontodon alpinus Hamp. Kulturpflanzen aus dem Botanischen Garten in Berlin.
- Hydrocharitaceae*: *Elodea canadensis* Richard und Michaux. Graben im Grunewald.
- Potamiae*: *Potamogeton natans* L. Graben bei Jagdschloss Grunewald.
- Irideae*: *Iris Pseudacorus* L. Sumpfige Stelle am Borgwallsee, Torfwiese bei Grunewald und sumpfige Wiese bei Tegel.
- Gramineae*: *Corynephorus canescens* P. B. Sandboden bei Gr.-Lichterfelde.
Poa trivialis L. Gartenrand bei Halensee.
Bromus sterilis L. Sandiger Ackerrand bei Halensee.
Avena sativa L. Kulturpflanzen von leichtem Acker bei Tegel.

Cypereae: *Eriophorum angustifolium* Rth. Torfmoor bei Halensee.

Eriophorum latifolium Hoppe. Moorwiese bei Grunewald.

Cariceae: *Carex arenaria* L. Sandboden bei Halensee.

Carex paludosa Good. Feuchte Wiese bei Tegel.

Carex flava L. Sandiges, häufig überschwemmtes Ufer am Borgwallsee.

V. Beziehungen des Vorhandenseins oder Fehlens der Mykorrhizen zu äusseren Verhältnissen.

Nachdem also eine ganze Anzahl von Pflanzen mit und auch ohne Mykorrhizen beobachtet sind, würde es wohl interessant sein, die Verhältnisse zu vergleichen, unter denen den Pflanzen die aus dem Boden zu entnehmenden Nährstoffe mit Hilfe des Wurzelpilzes oder auf andere Weise zugeführt werden.

Zunächst wollen wir fragen, ob verwandtschaftliche Verhältnisse bei der Art der Ernährung eine Rolle spielen.

Von den Familien, aus denen ich Pflanzen untersucht habe, konnte ich eine Verpilzung der Wurzeln nicht beobachten bei folgenden: *Crassulaceae*, *Scleranthaceae*, *Oleraceae*, *Droseraceae*, *Cruciferae*, *Papaveraceae*, *Gentianeae*, *Scrophulariaceae* Unterabtheilung *Rhinantaceae*, *Hydrocharitaceae*, *Potamiae*, *Irideae*, *Cypereae*, *Cariceae*.

Davon kommen natürlich für die Vergleichung der verwandtschaftlichen Verhältnisse bei der Verbreitung der Mykorrhizen diejenigen Familien nicht in Frage, von denen nur je ein Vertreter untersucht worden ist, nämlich die *Crassulaceae*, *Scleranthaceae*, *Oleraceae*, *Gentianeae*, *Hydrocharitaceae*, *Potamiae* und *Irideae*. Es bleiben für diese Betrachtungen noch übrig die *Droseraceae*, *Cruciferae*, *Papaveraceae*, *Rhinantaceae*, *Cypereae* und *Cariceae*.

Dass die *Rhinantaceae* keine Verpilzung ihres Wurzelsystems zeigen, dürfte nicht weiter überraschen. Wie schon längst bekannt, sind diese Pflanzen in ihren Wurzeln mit denen von anderen lebenden Pflanzen verwachsen und ernähren sich aus diesen als Wurzelschmarotzer.

KOCH hat nun nachgewiesen¹⁾, dass bei *Melampyrum pratense* eigenartig ausgebildete Knöllchen die Funktionen übernehmen, die sonst von den Mykorrhizen ausgeübt werden. Diese Knöllchen umwuchern die verwesenden organischen Reste auf eigenthümliche Art und Weise und machen sich die Bestandtheile derselben zu Nutzen. Es ist also *Melampyrum pratense* ein höher organisirtes saprophytes Gewächs, welches in physiologischer Beziehung den mit Mykorrhizen versehenen Pflanzen ausserordentlich nahe steht, und welches so eingerichtet ist, dass es zur direkten Nutzbarmachung des Humus des Mykorrhizenpilzes nicht bedarf. Ob sich die anderen *Rhinantaceae* ebenfalls saprophyt ernähren, darüber zu entscheiden hat KOCH sich vorbehalten. Auf jeden Fall gebrauchen aber die *Rhinantaceae* nicht Pilze zu ihrer Ernährung aus dem Boden, gleichgültig ob sie sich parasitisch aus den Wurzeln anderer lebender Pflanzen oder saprophytisch durch Verdauung von verwesenden Pflanzenresten ernähren.

1) Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 1887, Heft 8.

Aus der Familie der Droseraceae habe ich, wie oben angegeben, untersucht *Drosera longifolia* und *Drosera rotundifolia*. Beide sind von Torfwiesen im Grunewald resp. bei Negast entnommen. Die Untersuchung hat das Fehlen der Mykorrhizen ergeben. Es sind hier jedoch die Wurzelhaare so auffallend entwickelt, dass es sich verlohnen dürfte, auf dieselben näher einzugehen. Die Wurzeln sind in der Nähe des Vegetationspunktes ca. 0,3 mm stark und erreichen einen Durchmesser von 0,5—0,6 mm. Der centrale Strang, der ungefähr ein Drittel des Gesamtdurchmessers stark ist, wird eingeschlossen durch die aus lockerem parenchymatischen Gewebe bestehende Rinde. Die Membranen der Rindenzellen sind in der Nähe des Vegetationspunktes hellgelb, sonst aber immer schwarzbraun gefärbt. Die Epidermiszellen sind sehr zahlreich zu Wurzelhaaren ausgewachsen, die eine Dicke von durchschnittlich 0,01 mm und eine für Wurzelhaare bedeutende Länge besitzen. Ausgewachsene Wurzelhaare zu isoliren, ist mir nicht gelungen, so dass es mir nicht möglich ist, die vollständige Länge derselben anzugeben. Die Membranen der jüngsten Wurzelhaare sind, wie die der Rindenzellen in der Nähe des Vegetationspunktes, hellgelb, sonst ebenfalls dunkelbraun gefärbt. Diese Wurzelhaare durchwuchern die umgebenden abgestorbenen Theile von Sphagnum und anderen Moosen, indem sie nach Art von Pilzfäden durch die Zellmembranen hindurch wachsen, und bewirken dadurch, dass die Wurzeln mit einem dichten Mantel von verwesenden Pflanzentheilen umgeben sind (Figur 14). Diese Hülle umschliesst die Wurzel hosenartig und nur die jüngste Partie der Wurzel, an der die Wurzelhaare noch nicht zu einer so kräftigen Entwicklung gelangt sind, ist frei von den anhaftenden Pflanzentheilen. Wie die Wurzelhaare die todtten Pflanzentheile durchwuchern, ist in Figur 15 dargestellt. Man sieht das Wurzelhaar von *Drosera* aus einer Tracheide von Sphagnum durch die Membran hindurch sich in die chlorophyllführende Zelle hineinziehen und aus dieser wieder in eine Tracheide. Nur dadurch, dass die Wurzelhaare auf diese Art die verwesenden Pflanzentheile durchsetzen, ist der innige Zusammenhang der Hülle mit dem Wurzelkörper möglich. Dieser Zusammenhang ist so stark, dass man den Mantel nicht entfernen kann, ohne die Rinde der Wurzel zu verletzen, ja beide sind mit einander sogar so fest verbunden, dass man ohne grosse Schwierigkeiten Querschnitte aus der Wurzel mitsammt der Hülle herstellen kann. Auf solchen Querschnitten sieht man die Pflanzenreste durch und durch durchzogen von den tiefbraunen Wurzelhaaren, die auf den ersten Blick hin viel eher den Eindruck von Pilzfäden, als den von Wurzelhaaren hervorrufen. Man wird zuerst erinnert an die ectotrophischen Mykorrhizen der Cupuliferen und erst bei näherer Beobachtung sieht man, dass die Wurzel nicht von einem Gewebe von Pilzfäden umgeben ist, sondern dass man es hier mit Wurzelhaaren zu thun hat, die ausserordentlich kräftig entwickelt sind und den Wurzelkörper in dichtem Gewirr umschliessen. Zieht man die vollständige Durchwucherung der verwesenden Pflanzenreste durch diese Wurzelhaare in Betracht, so ist man wohl zu dem Schlusse berechtigt, dass einzig aus mechanischen Rücksichten, um diese winzigen Pflanzen zu befestigen, eine solche enge Verbindung des Wurzelkörpers mit der Umgebung vermittelt der Wurzelhaare nicht nöthig ist, sondern dass hier anscheinend eine Analogie vorliegt zu den Wurzelknollen von *Melampyrum pratense*. Es scheinen also hier die Wurzelhaare selbstständig die Ausnützung des Humus zu bewirken, wie sie von den Wurzelknollen von *Melampyrum pratense* thatsächlich vorgenommen wird. Mithin ist wahrscheinlich

der Mykorrhizenpilz bei den Droseraarten ersetzt durch die Wurzelhaare. Sichere Beweise für diese Annahme lassen sich natürlich nur durch Kulturversuche bringen.

Die von mir untersuchten Cruciferen, Papaveraceen, Cyperaceen und Cariceen sind unter Umständen gesammelt, die, wie unten ausführlicher auseinandergesetzt werden soll, wohl eine andere Ernährung aus dem Boden als durch Mykorrhizenpilz erklären lassen würden; andererseits darf dabei aber nicht verhehlt werden, dass Pflanzen aus anderen Familien, die unter denselben Verhältnissen gewachsen sind als die Cruciferen etc., die sogar dicht neben diesen gestanden haben, mit gut entwickelten Mykorrhizen versehen gewesen sind. So haben z. B. *Carex flava* unmittelbar neben *Mentha aquatica* am Ufer des Borgwallsees, die beiden *Eriophorum* dicht neben *Ranunculus acris* und *Comarum palustre*, *Capsella bursa pastoris* neben verschiedenen als verpilzt befundenen Gramineen und *Chelidonium majus* neben *Lycopus europaeus* gestanden. Ungeachtet dessen lässt sich für diese Familien noch nicht die Frage entscheiden, ob sie sich unter allen Umständen selbstständig aus dem Boden ernähren können, oder ob sie unter gewissen Verhältnissen auf die Hilfe des Wurzelpilzes angewiesen sind. Zur Entscheidung dieser Frage würden umfassendere Untersuchungen nöthig sein.

Nun wäre noch die Frage übrig, ob die stets mit Mykorrhizen angetroffenen Pflanzenfamilien sich nur mit Hilfe des Mykorrhizenpilzes ernähren können. Diese Frage ist auch nur mit Hilfe von Kulturversuchen zu beantworten. Für die Buche ist ja bereits nachgewiesen, dass sie ohne Mykorrhizenpilz nicht gedeihen kann. Ob nun die übrigen Cupuliferen ebenso wie die Buche auf den Mykorrhizenpilz angewiesen sind, ist damit natürlich nicht bewiesen, jedoch darf man das wohl annehmen, da stets bei den in guter Entwicklung befindlichen Cupuliferen Mykorrhizen vorhanden gewesen sind. Dass die Orchideen nicht ohne Wurzelpilz bestehen können, dafür sprechen die Schwierigkeiten, mit denen die Kultur derselben verbunden ist, sowie der Umstand, dass sich stets die nahrungaufnehmenden Organe derselben verpilzt gezeigt haben. Deshalb ist man wohl zu dem Schlusse berechtigt, dass gewisse Pflanzenfamilien die Mykorrhizen zu ihrer Ernährung durchaus nöthig haben.

Nun kommt es darauf an, die Beziehungen zwischen Verpilzung der Wurzeln und der natürlichen Lebensdauer der Pflanzen zu vergleichen. Ich habe nun beispielsweise verpilzt gefunden die Wurzeln von folgenden *einjährigen* Pflanzen: *Myosurus minimus*, *Solanum nigrum*, *Lapsana communis* etc., unverpilzt dagegen *Avena sativa*, *Erysimum strictum* und *Papaver somniferum*.

Von *zweijährigen* haben sich als verpilzt erwiesen: *Daucus Carota*, *Chaerophyllum temulum*, *Pastinaca sativa*, unverpilzt *Daucus Carota* und *Petroselinum sativum*. Von den *perennirenden* Gewächsen haben sich ebenfalls viele verpilzt gezeigt, wie *Fragaria vesca*, *Caltha palustris*, *Phyteuma spicatum* etc., ebenso aber auch viele unverpilzt, wie *Achillea millefolium*, *Chelidonium majus* etc. Aus dieser kurzen Betrachtung geht bereits mit Sicherheit hervor, dass Beziehungen zwischen der Lebensdauer der Pflanzen und Verpilzung ihrer Wurzeln nicht vorliegen.

Hiernächst wären noch die Beziehungen der Mykorrhizen zu den Standortverhältnissen und die Unterschiede zwischen kultivirten und wildwachsenden Pflanzen zu studiren.

Was zunächst die Standortverhältnisse anbetrifft, so kommen dabei natür-

lich nur die wildwachsenden Pflanzen in Betracht. Wir sehen zunächst die Wurzeln aller Wasserpflanzen unverpilzt, z. B. von *Elodea canadensis*, *Ranunculus fluitans* und *Potamogeton natans*. An die Wasserpflanzen reihen sich an diejenigen Pflanzen, die feuchten oder sogar überschwemmten Boden lieben, beziehungsweise von solchen Standorten genommen sind, als *Iris Pseudacorus*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum angustifolium*, *Eriophorum latifolium*, *Carex paludosa*, *Carex flava*, *Comarum palustre*, *Epilobium parviflorum*, *Lythrum Salicaria*, *Parnassia palustris*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Viola palustris*, *Caltha palustris*, *Ranunculus lingua*, *Mentha aquatica*, *Myosotis palustris* und *Valeriana officinalis*. Diese Pflanzen haben, wie aus den oben gemachten Angaben über Standorte zu ersehen, auf feuchten Wiesen, an Gräben oder auf überschwemmtem Boden gestanden. Die ersten sechs von diesen Pflanzen haben sich als pilzfrei erwiesen, während die anderen mit Mykorrhizen versehen waren. Berücksichtigt man nun die Eigenschaften der Mykorrhizen als ernährnde Organe, so scheint es, als ob den Pflanzen *Iris Pseudacorus*, *Menyanthes trifoliata*, *Eriophorum angustifolium* und *latifolium*, sowie *Carex paludosa* und *flava*, ebenso wie auch den Wasserpflanzen die durch die Wurzeln aufzunehmende Nahrung einzig in den im Wasser gelösten Stickstoffverbindungen zugeführt wird, während es den anderen Sumpfpflanzen nicht möglich ist, von den in dieser Form gebotenen Nährstoffen allein zu leben. Diese bedürfen noch der ihnen aus verwesenden Pflanzentheilen mit Hilfe des Wurzelpilzes gewonnenen und durch denselben ihnen zugeführten Nahrung.

Es folgen nun die eigentlichen Humuspflanzen. Von solchen wurden untersucht *Fragaria vesca*, *Rubus Idaeus*, *Geum rivali-urbanum*, *Geranium Robertianum*, *Oxalis acetosella*, *Ranunculus acris*, *Ranunculus bulbosus*, *Lysimachia nemorum*, *Primula elatior*, *Solanum nigrum*, *Mentha arvensis*, *Majanthemum bifolium* und *Paris quadrifolia*. Diese Pflanzen sind alle auf einem schweren, recht humusreichen, tiefschwarzen und bisweilen etwas feuchten Boden gewachsen und waren stets mit Mykorrhizen versehen.

Auch diejenigen Pflanzen, die auf etwas leichterem, aber ebenfalls noch humusreichen Boden, nämlich auf trockneren, sandigen Stellen im Walde, auf Rasenplätzen, an trockenen Grabenrändern u. s. w. gewachsen sind, waren stets mit Mykorrhizen versehen. Zu diesen Pflanzen gehören *Sanicula europaea*, *Daucus Carota*, *Chaerophyllum temulum*, *Pimpinella magna*, *Pastinaca sativa*, *Hypericum perforatum*, *Ranunculus acris*, *Ranunculus repens*, *Veronica Chamaedris*, *Linaria vulgaris*, *Mentha arvensis*, *Stachys silvatica*, *Scutellaria galericulata*, *Ajuga genevensis*, *Campanula rotundifolia*, *Bellis perennis*, *Cichorium Intybus*, *Leontodon auctumnalis*, *Taraxacum officinale*, *Lampsana communis*, *Euphorbia Cyparissias*, *Asparagus officinalis*, *Anthericum Liliago*, *Aira caespitosa* und *Holcus lanatus*.

Von den auf mehr sandigem Boden oder auf reinem Pflugsande gewachsenen Pflanzen sind von mir untersucht worden: *Lotus corniculatus*, *Trifolium repens*, *Melilotus vulgaris*, *Potentilla Tormentilla*, *Hypericum perforatum*, *Echium vulgare*, *Thymus Serpyllum*, *Plantago lanceolatus*, *Jasione montana*, *Galium verum*, *Helichrysum arenarium*, *Achillea millefolium*, *Anthemis arvensis*, *Leontodon hispidus*, *Taraxacum officinale*, *Knautia arvensis*, *Holcus lanatus*, *Festuca ovina*, *Sedum acre*, *Scleranthus annuus*, *Brassica napus*, *Corynephorus canescens* und *Carex arenaria*.

Von diesem Pflanzen sind auf reinem Sandboden, dem humöse Bestand-

theile vollständig fehlten, *Corynephorus canescens*, *Carex arenaria* und *Brassica napus* gefunden worden. Dass diesen Pflanzen die Mykorrhizen fehlen, ist sicher nicht auffallend, weil der Wurzelpilz bei vollständigem Mangel an Humus im Boden überhaupt nicht vorhanden sein dürfte und den Pflanzen ja auch keinen Nutzen bringen könnte. *Sedum acre* und *Scleranthus annuus* standen schon auf einem etwas humösen Boden, jedoch waren auch ihre Wurzeln pilzfrei, auch sie können ohne die Pilze existiren. Alle anderen hier aufgeführten Pflanzen standen ebenfalls auf einem etwas humösen Boden, diese waren aber stets mit Mykorrhizen versehen.

In diese Betrachtung sind noch hineinzuziehen die Pflanzen, die wildwachsend an Wege- oder Ackerrändern, Schutthaufen oder auch auf aufgeschüttetem Boden gestanden haben. An Acker- oder Wegerändern haben gestanden *Trifolium repens*, *Holcus lanatus*, *Festuca ovina*, *Capsella bursa pastoris*, *Raphanus Raphanistrum*, *Poa trivialis* und *Bromus sterilis*, und auf aufgeschüttetem Boden resp. Schutthaufen habe ich gefunden *Lycopus europaeus*, *Erigeron canadensis*, *Chenopodium album* und *Erysimum strictum*. Von diesen Pflanzen waren in ihrem Wurzelsystem verpilzt *Trifolium repens*, *Holcus lanatus*, *Festuca ovina* und *Lycopus europaeus*, die übrigen erwiesen sich als pilzfrei. Daraus geht hervor, dass die Pflanzen an diesen Standorten sich sowohl mit als auch ohne Wurzelpilz ernähren können.

Fasst man nun das über die Beziehungen der Mykorrhizen zum Standorte der Pflanzen Gesagte zusammen, so sieht man, dass die Pflanzen, die ausschliesslich auf humösen Boden vorkommen, soweit meine Untersuchungen reichen, stets mit Mykorrhizen versehen sind, wenn nicht eben andere Verhältnisse vorliegen, wie bei den Rhinantaceen und Droseraceen. Die Wasserpflanzen sowie die typischen Sandpflanzen, *Carex arenaria* und *Corynephorus canescens*, sind in ihren Wurzeln stets frei von Verpilzung. Uebergänge zwischen diesen beiden Gruppen bilden die Pflanzen, die auf überschwemmtem Boden, feuchten Wiesen, sowie auf sandigen aber doch noch humösen Boden oder auch an Wegerändern und Schutthaufen wachsen.

Von den theils in botanischen Gärten, theils in anderen Gärten oder auf Aeckern kultivirten oder auch in Wasserkulturen gezogenen Pflanzen habe ich untersucht und nicht mit Mykorrhizen versehen gefunden: *Lupinus luteus*, *Phaseolus vulgaris* und *multiflorus*, *Fragaria vesca*, *Daucus Carota* (ein- und zweijährige Exemplare), *Brassica nigra*, *Lepidium sativum*, *Papaver somniferum*, *Nigella sativa*, *Plantago lanceolata*, *Achillea millefolium*, *Leontodon alpinus*, *Avena sativa*, *Mentha arvensis* und *Mentha crispa*. Von einigen dieser Pflanzen habe ich wildwachsende Exemplare untersucht und zwar von *Daucus Carota*, *Plantago lanceolata*, *Achillea millefolium* und *Mentha arvensis*, ferner die dem *Leontodon alpinus* so nahe stehenden *Leontodon auctumnalis* und *Leontodon hispidus*. Diese wildwachsenden Pflanzen habe ich sämmtlich verpilzt gefunden. Dieser Befund beweist, dass die im wilden Zustande stets mit Mykorrhizen versehenen Pflanzen auch gedeihen können, wenn ihnen die aus dem Boden aufzunehmende Nahrung in einer anderen ihnen zusagenden Form geboten wird.

Von kultivirten Pflanzen habe ich jedoch auch einige mit Mykorrhizen versehen gefunden, nämlich *Bellis perennis*, *Cichorium Intybus* und *Asparagus officinalis*. Daraus geht hervor, dass, wenn die Keime zum Mykorrhizenpilz im Erdboden vorhanden sind, sich die Mykorrhizen auch bei Kulturpflanzen ausbilden können. Wenn diesen Pflanzen auch Nahrung durch den Dünger zu-

geführt wird, so war der Boden an den betreffenden Stellen doch noch so reich an Humus, dass der Mykorrhizenpilz wohl noch in seiner Eigenschaft als humusübertragendes Organ der Pflanze Dienste leisten konnte.

Inwieweit für eine oder die andere der hier besprochenen Pflanzen der Mykorrhizenpilz in ähnlicher Weise unentbehrlich oder vortheilhaft ist, wie es FRANK für die Buche konstatirt hat, entzieht sich vorläufig der Beantwortung. Manche Erfahrungen sprechen sehr dafür, dass die Orchidaceen nicht ohne den Wurzelpilz leben können.

Doch ist es wohl denkbar, dass auch die Buche und die Orchidaceen sich künstlich ernähren lassen, wenn es gelingt, ihnen die aus dem Boden aufzunehmende Nahrung in einer anderen geeigneten Form zu bieten, wie es bei den anderen Pflanzen, die kultivirt werden und frei von Mykorrhizen sind, der Fall ist. Diesen wird die für sie passende Nahrung in der Regel im gewöhnlichen Stalldünger oder im künstlichen Dünger zugeführt. Dass aber doch nicht alle Pflanzen sich so ohne Weiteres durch die gewöhnlichen Düngemittel ernähren lassen, lehren die gärtnerischen Erfahrungen. Für viele Pflanzen muss der Dünger erst eigenthümlich zubereitet werden, bevor er zu deren künstlicher Ernährung verwendet werden kann, auch in der Landwirthschaft werden für verschiedene Kulturpflanzen besondere Düngemittel gewählt. Ebenso dürfte es wohl gelingen, auch für die Buche und die Orchidaceen geeignete Mittel zur künstlichen Ernährung zu finden.

Vorläufig kennt man jedoch nicht nur für diese, ja wohl auch für viele andere Pflanzen, speciell Bäume, keine geeignete künstliche Nahrung. Jedoch hat man sich in der Praxis bei der Kultivirung der betreffenden Gewächse bereits zu helfen gewusst. Unsere Garten- und Forstwissenschaft haben sich schon längst, wenn auch unbewusst, die bessere Ernährung durch Wurzelpilze zu Nutzen gemacht. Beim Verpflanzen von Bäumen wird stets dem neuen Boden etwas von der Muttererde beigegeben. Mag der Baum auch schon dadurch Vortheil haben, dass er sich durch den allmählichen Uebergang besser an den neuen Boden gewöhnen kann, so ist es doch vielleicht auch von Bedeutung, dass mit dem neuen Boden etwas von den im Mutterboden vorhandenen Pilzen übertragen wird, welche dann im Stande sind, den Bäumen neue Mykorrhizen zu erzeugen und so die vortheilhafte Ernährung zu bewirken.

Auf jeden Fall wird aber für die Zukunft bei Versuchen, schwer zu kultivirende Pflanzen zu ziehen, der Mykorrhizenpilz eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen.

Ob aber die künstliche Ernährung ohne Einfluss bleibt auf die normale Entwicklung der Pflanzen, das zu untersuchen, dürfte doch recht interessant sein. Es zeigen sich doch so viele Unterschiede zwischen wildwachsenden und kultivirten Pflanzen, als da beispielsweise sind die Hypertrophie der Wurzeln von *Daucus Carota* und der reiche Gehalt an ätherischen Oelen bei den wildwachsenden Menthaarten, gegenüber den kultivirten. Da diese Pflanzen, was klimatische Verhältnisse anbetrifft, unter sonst gleichen Bedingungen wachsen, können diese Unterschiede doch nur von der verschiedenen Ernährung herrühren. Bei der Ernährung ist aber in dem einen Fall der Wurzelpilz betheiligt, mithin dürfte diesem doch vielleicht ein gewisser Einfluss beim Entstehen dieser Unterschiede zuzuschreiben sein. Wie weit dieser Einfluss reicht, das können natürlich nur exacte Kulturversuche beweisen.

Ebenso wie die kultivirten Pflanzen, die ohne Mykorrhizen leben, verhalten

sich die wildwachsenden Pflanzen, deren Wurzelsystem nicht verpilzt ist. Auch ihnen müssen die aus dem Boden aufzunehmenden Nährstoffe ohne Pilzhülle zugeführt werden und dies ist in allen betreffenden Fällen sehr gut möglich. Die Wasserpflanzen sowie die Sumpfpflanzen können sich von den im Wasser gelösten mineralischen, sowie stickstoffhaltigen Verbindungen ernähren, die auf reinem Sandboden wachsenden von dem aus der Luft stammenden Stickstoff und den mit Hilfe der Wurzelhaare gelösten mineralischen Stoffen. Die an Wege- und Ackerrändern wachsenden Pflanzen können sich erhalten von den Nährstoffen, die beim Düngen der Aecker und auch aus dem Strassenschmutz ihnen zugeführt werden, und die auf Schutthaufen lebenden Pflanzen haben in dem Schutt, der doch auch vielfach als Düngermittel verwendet wird, Nährstoffe genug.

Was nun die geographische Verbreitung der Mykorrhizen anbetrifft, so ist durch die vorstehenden Untersuchungen ihr Vorkommen in verschiedenen Gegenden um Berlin herum, in Pommern und auf Rügen konstatiert worden. Da die von mir gefundenen Mykorrhizen sonst in allen Punkten mit den bisher bekannten übereinstimmen, darf man wohl als feststehend annehmen, dass sie auch in der geographischen Verbreitung nicht von ihnen abweichen, dass sie also nicht nur in allen Gegenden Deutschlands und Europas, sondern auch über andere Erdtheile verbreitet sein werden. Ebenso ist man wohl berechtigt anzunehmen, dass die Mykorrhizen nicht nur bei den Pflanzen, bei denen ich sie konstatiert habe, und den Familien, denen diese Pflanzen angehören, vorkommen, sondern dass ihre Verbreitung eine noch viel allgemeinere ist.

Es ist jetzt wohl die Frage berechtigt, haben alle Pflanzen in ihren Mykorrhizen einen und denselben Pilz? Diese Frage ist schon früher von FRANK aufgeworfen und mit Nein beantwortet worden. FRANK hat nämlich in Moorboden, in dem also stets mykorrhizenerzeugende Pilze vorhanden sind, und gleichzeitig in Waldboden, der aus der Nähe von Buchen entnommen war, junge unverpilzte Buchenpflänzchen gebracht. Im Moorboden bildeten sich keine Mykorrhizen, und die Buchen gingen allmählich zu Grunde, es war also der zum Hervorrufen von Mykorrhizen bei Buchen geeignete Pilz im Moorboden nicht vorhanden. Bei den in Waldboden gebrachten Pflänzchen entwickelten sich dagegen bald die Mykorrhizen und diese Buchen kamen sehr gut fort. Auch ich möchte nach den bisherigen Beobachtungen annehmen, dass nicht alle Pflanzen denselben Mykorrhizenpilz haben, oder dass der Pilz sich wenigstens erst entsprechend anbequemen muss. Sonst müssten doch die kultivirten perennirenden Gewächse aus dem Botanischen Garten, die schon über acht Jahre an derselben Stelle stehen und denen doch auch Humus zur Verfügung steht, mit Mykorrhizen versehen sein. Vielleicht ist hier auch an den Umstand zu denken, dass von den vielen hier kultivirten Pflanzen so sehr wenig verwildern. Wenn auch noch andere Umstände das Verwildern der grössten Zahl von Acker- und Gartenpflanzen verhindern mögen, als da sind klimatische Verhältnisse und zu geringe Konkurrenzfähigkeit den anderen Pflanzen gegenüber, so dürfte doch vielleicht auch das Fehlen eines geeigneten Mykorrhizenpilzes, der die Ernährung besorgen kann, eine Rolle dabei spielen.

Wenn auch zur Zeit noch viele Fragen, auf die ich bei meinen Untersuchungen gestossen bin, unentschieden bleiben müssen, so geht doch aus Allem hervor, dass die von FRANK aufgestellten Thesen über das Wesen und die Bedeutung der Mykorrhizen der Bäume durch die nunmehr erkannte Verbreitung der

endotrophischen Mykorrhiza eine noch viel weitere Ausdehnung erlangt haben, denn aus meinen Beobachtungen ergibt sich das überraschende Resultat, dass auch die chlorophyllführenden Kräuter im Allgemeinen nicht ohne einen Wurzelpilz auftreten, und dass auch sie anscheinend nicht ohne diesen bestehen können, wenn ihnen nicht die aus dem Boden aufzunehmende Nahrung in einer anderen ihnen zusagenden Form geboten wird.

Erklärung der Abbildungen.

- Figur 1.** Querschnitt durch eine verpilzte Stelle von *Paris quadrifolia* (100). *c. S.* centraler Strang, *En* Endodermis, *r* kleinlumige dickwandige Rindenzellen, *R* weite dünnwandige Rindenzellen, die mit dem Mycelium des Mykorrhizenpilzes angefüllt sind.
- Figur 2.** Stück der Oberfläche einer Pariswurzel (250). Ein brauner Pilzfaden kriecht auf der Oberfläche hin, zwängt sich senkrecht durch die Intercellularsubstanz der radialen Wände der Epidermiszellen und verbreitet sich in der tangentialen Wandung zwischen den Zellen der Epidermis und der subepidermalen Schicht.
- Figur 3.** Diagonaler Längsschnitt durch Zellen der Epidermis, der subepidermalen Schicht und der folgenden Rindenschichten aus einer Pariswurzel (250). Ein Pilzfaden zieht sich durch die Intercellularsubstanz der Epidermis und der subepidermalen Schicht und dringt ein in eine der dünnwandigen Rindenzellen, entwickelt sich hier zu einem dicht verschlungenen Knäuel und wächst, die Zwischenwand durchbohrend, in die benachbarte Zelle hinein.
- Figur 4, 5, 6 und 7.** Dünnwandige Rindenzellen aus *Paris quadrifolia* (250). Dieselben sind mit einem Pilzmycelium von mannigfacher Form gefüllt.
- Figur 8.** Rindenzellen aus einer Pariswurzel (450). Pilzschläuche durchdringen die Zellkerne.
- Figur 9.** Wurzelsystem von *Ranunculus acris*. Die dickeren Hauptwurzeln tragen die hier roth wiedergegebenen feinen in Mykorrhizen umgewandelten Nebenwurzeln.
- Figur 10.** Stück eines Querschnitts aus einer feinen Wurzel von *Ranunculus acris* (100). Die der Endodermis zunächst liegende Rindenschicht ist mit Pilzgewebe gefüllt, welches sich auch in die anderen Rindenzellen hineinzieht.
- Figur 11.** Ende einer Hauptwurzel von *Holcus lanatus* mit den Verästelungen bei mässiger Vergrösserung. Die in Mykorrhizen umgewandelten Wurzeltheile sind roth wiedergegeben.
- Figur 12.** Querschnitt aus einer ca. 0,09 mm starken Stelle einer Wurzel von *Holcus lanatus* (100). Die grossen Zellen der eigentlichen Rindenschicht sind mit Pilzgewebe angefüllt.
- Figur 13.** Wurzelende von *Leontodon auctumnalis* mit den Verzweigungen bei mässiger Vergrösserung. Die in Mykorrhizen umgewandelten Wurzeltheile sind roth wiedergegeben.
- Figur 14.** Wurzel von *Drosera rotundifolia* bei mässiger Vergrösserung. Eine fest anhaftende Hülle von verwesenden Pflanzentheilen umgiebt hosenartig die Wurzel bis auf ihre jüngste Partie.
- Figur 15.** Sphagnumzellen (250). Ein Wurzelhaar von *Drosera* zieht sich pilzartig durch abgestorbenes Sphagnum, indem es die Membranen durchbohrend von Zelle zu Zelle wandert.
-

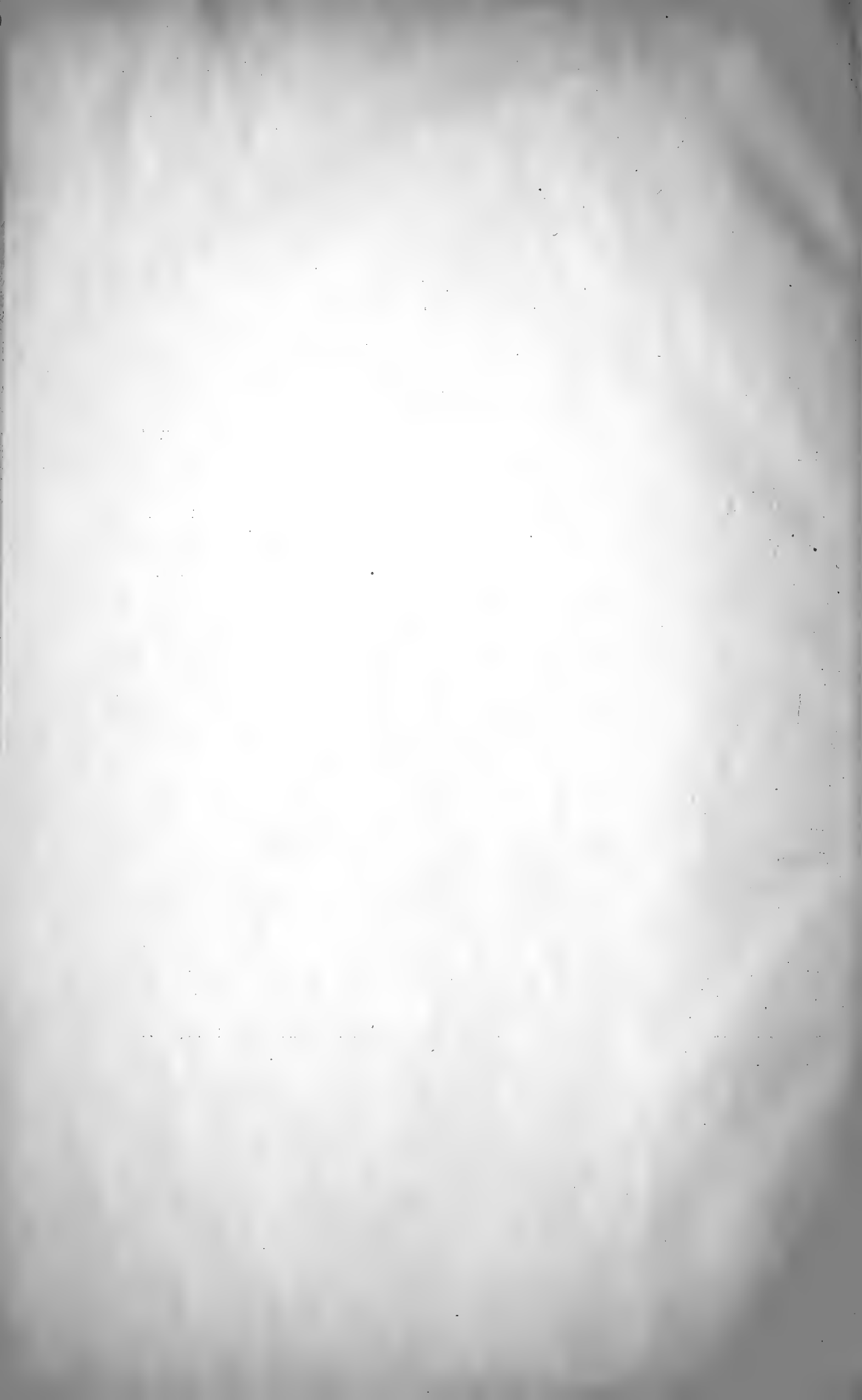
Lebenslauf.

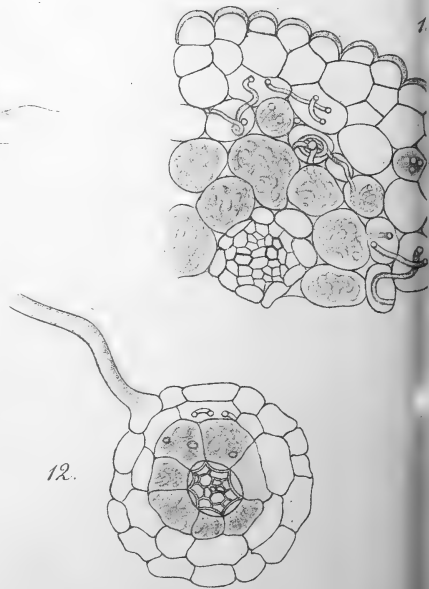
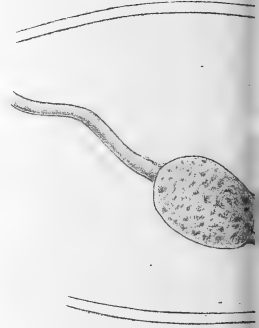
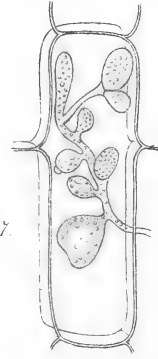
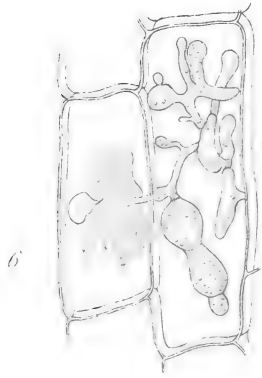
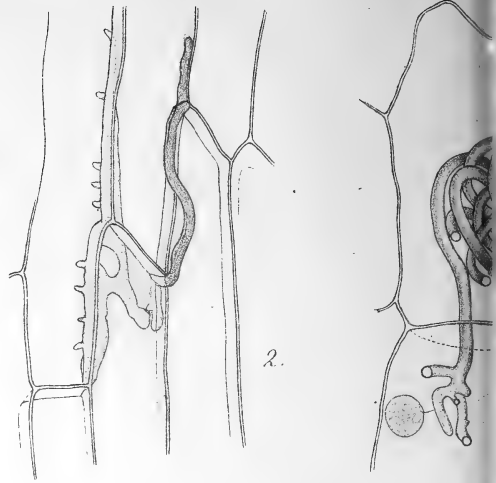
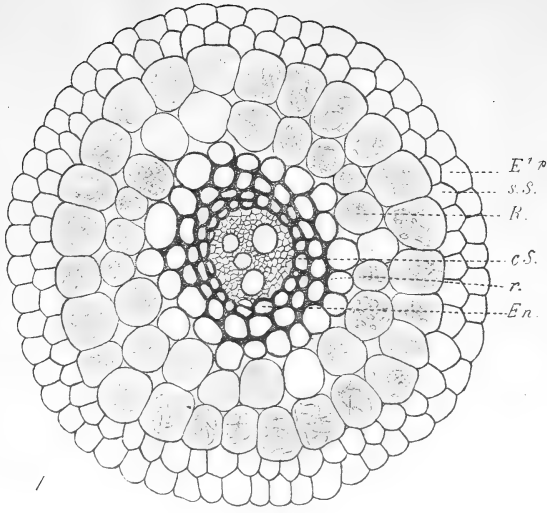
Verfasser, ALBERT EDUARD JULIUS CHRISTIAN SCHLICHT, evang. Konfession, wurde am 13. August 1862 in Stralsund in Pommern geboren. Seinen ersten Unterricht erhielt er in einer Privatschule. Von Michaelis 1871 bis Ostern 1879 besuchte er das Gymnasium zu Stralsund, darauf widmete er sich der Pharmacie. Nach in Putbus auf Rügen zurückgelegter Lehrzeit conditionirte er von Ostern 1882 an als Apothekergehülfe zunächst weiter in Putbus und dann bis Ostern 1885 in den Städten Wilhelmshaven, Aurich, Suhl und Treptow a. d. Rega.

Ostern 1885 widmete er sich in Greifswald dem Studium der Pharmacie und bestand Herbst 1886 daselbst die pharmaceutische Staatsprüfung. Während des Wintersemesters 1886/87 war es ihm vergönnt, eine Assistentenstelle am Chemischen Universitätsinstitut zu Greifswald bekleiden zu können. Von Ostern 1887 an bis Michaelis 1888 setzte er seine Studien in Berlin fort und bestand am 12. Dezember 1888 zu Erlangen das Examen rigorosum.

Während seiner Studienzeit nahm er theil an den Vorlesungen und Uebungen, welche abhielten die Herren Professoren und Dozenten: LIMPRICHT, SCHWANERT, SCHMITZ, OBERBECK, BAUMSTARK, MÖLLER, TSCHIRCH, FRANK, und BÖRNSTEIN.

Allen diesen Herren und den Herren Apothekern E. RADANT in Putbus und R. RASSAU in Aurich stattet Verfasser auch an dieser Stelle seinen Dank ab für Belehrung und Anregung. Zu besonderem Danke fühlt er sich jedoch verpflichtet den Herren A. B. FRANK und TSCHIRCH, sowie den Herren LIMPRICHT und SCHWANERT, den Directoren des Chemischen Institutes zu Greifswald.

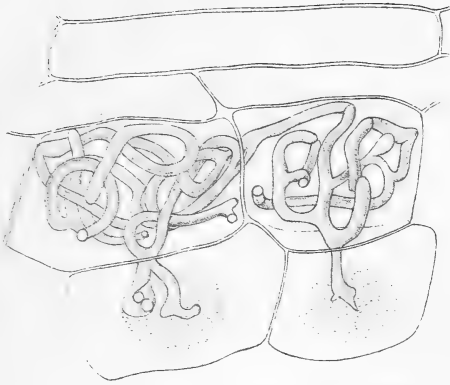




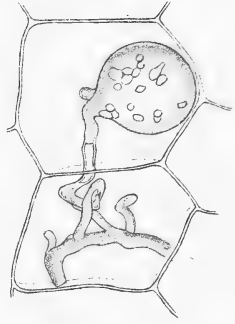
11.

12.

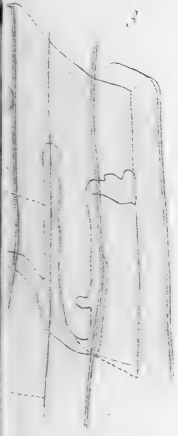
4.



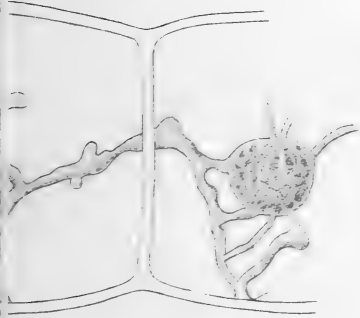
5.



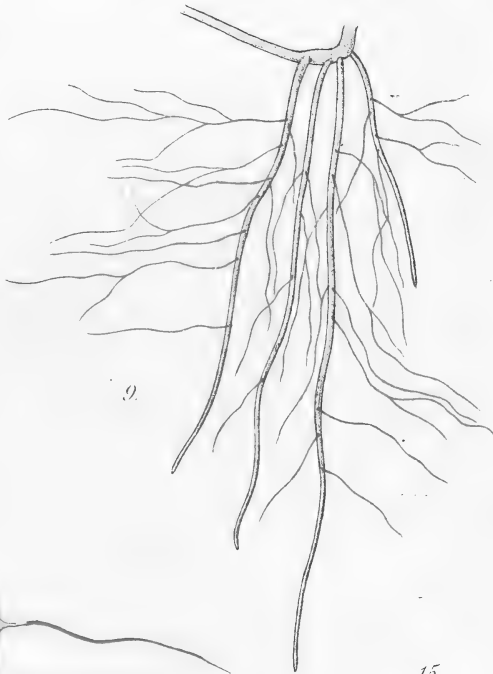
3.



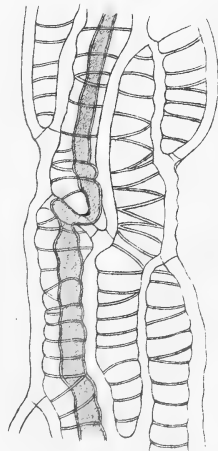
8.



9.



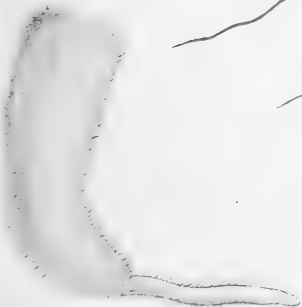
15.



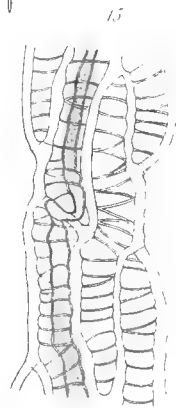
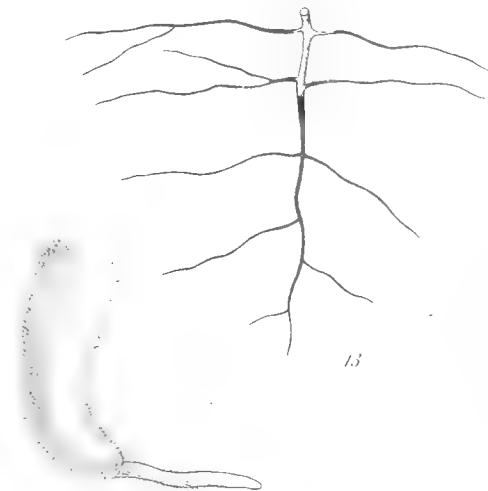
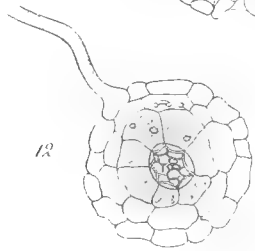
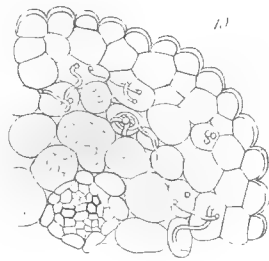
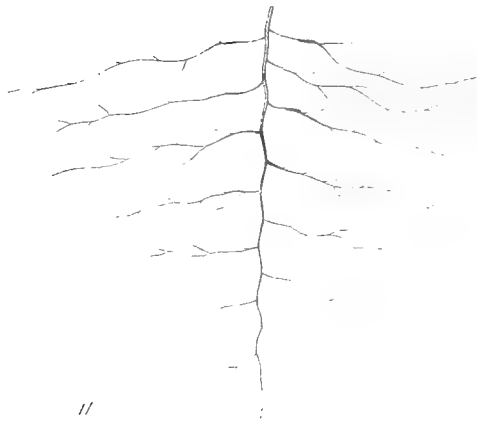
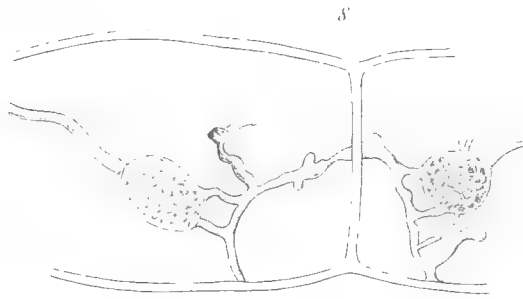
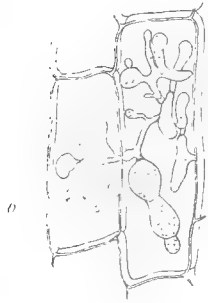
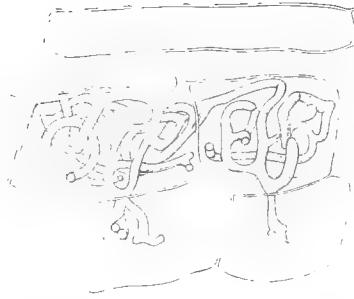
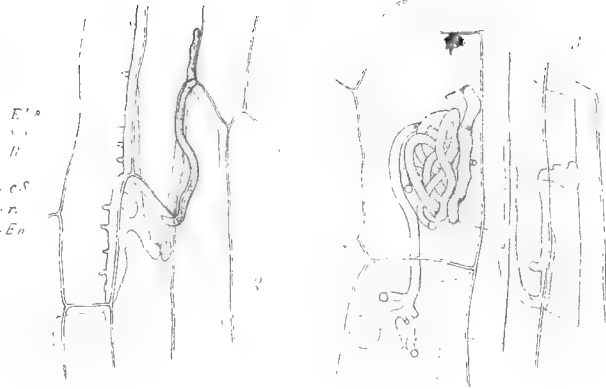
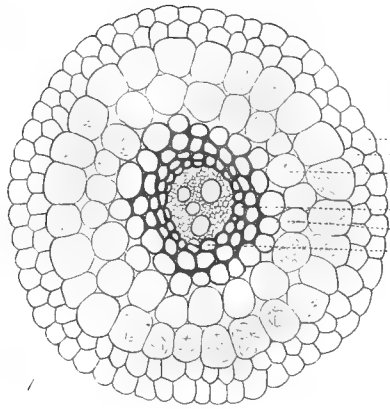
13.

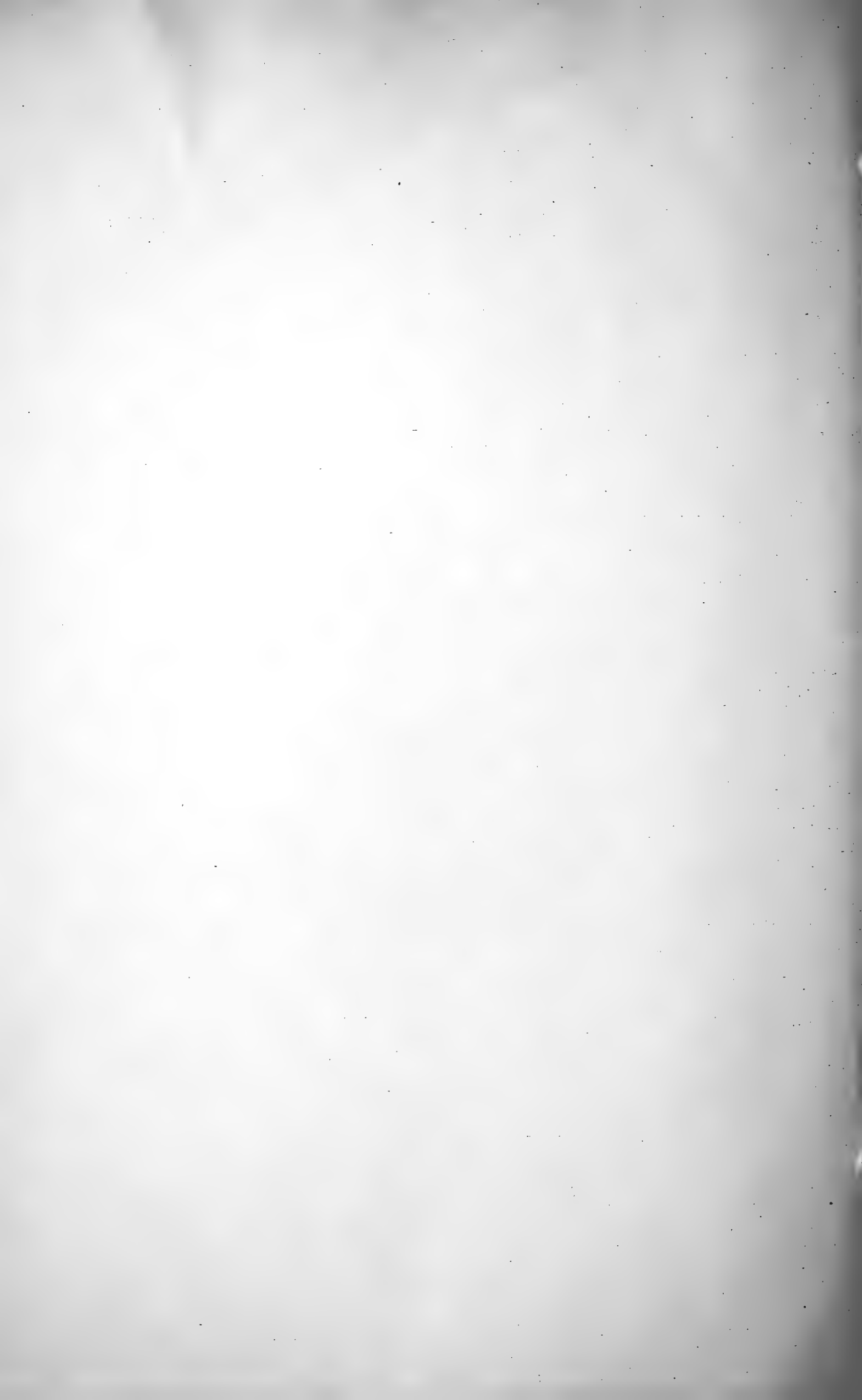


14.









SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 00613 0603