

Nederlandsch Boschbouw-Tijdschrift

Orgaan van de

Nederlandsche Boschbouwvereniging

Oprichter Dr. J. R. Beversluis

4e Jaargang

No. 2

Februari 1931

Oorspronkelijke Bijdragen

DIE MYKORRHIZAPILZE DER WALDBÄUME UND IHRE BEDEUTUNG.

Voordracht gehouden voor de Nederl. Boschbouwvereniging te
Wageningen op 2 October 1930 door Prof. Dr ELIAS MELIN.

Die Mykorrhiza oder Pilzwurzel bildet, kann man sagen, einen Zusammenschluss von Wurzel und Pilzhyphen, die in intimer Verbindung miteinander leben. Der deutsche Forscher Frank war es, der Mitte 1880-er Jahre die Benennung einführt, und von ihm datiert auch die Mykorrhizafor-

schung.
Bei den Waldbäumen sind es die sog. Saugwurzeln, die zu Mykorrhizen umgebildet werden. Durch die Pilzinfektion werden sie gewöhnlich verdickt, erhalten ein begrenztes Wachstum und werden zu Kurzwurzeln ausgebildet. Diejenigen Wurzeln, die die Kurzwurzeln tragen, pflegt man Langwurzeln zu nennen. Diese haben ein unbegrenztes Wachstum und dienen dazu, das Wurzelsystem auszubreiten. Sie sind gewöhnlich mit Wurzelhaaren versehen, weshalb die Nahrungsaufnahme teilweise durch ihre jüngsten Teile geschehen kann.

Die Mykorrhizen verzweigen sich auf eine charakteristische Weise. Bei der Kiefer tritt meistens sog. Gabelverzweigung ein, die gewöhnlich wiederholt stattfindet, so dass die Mykorrhiza ein mehr oder weniger buschartiges Aussehen erhält. Dieser Typus kann Gabelmykorrhiza genannt werden. Bisweilen sind die Zweige sehr kurz und teilweise miteinander verwachsen, wodurch erbsengrosse, knollenartige Bildungen entstehen. Dieser Typus kann als Knollenmykorrhiza bezeichnet werden. Er könnte auch *Boletus*-Mykorrhiza genannt werden, da er von *Boletus*-Arten aufgebaut ist. Bei der Fichte wie bei Laubbäumen ist die Verzweigung monopodial. Nebenzweige werden in zwei Reihen in der Richtung nach der Spitze hin ausgebildet und folglich um so länger, je älter sie sind.

Typisch wird die Mykorrhiza nach aussen hin durch dicht verwobene Pilzhyphen begrenzt, die den sog. Mantel bilden. Von diesem aus wachsen Pilzhyphen zwischen die äusseren Wurzelzellen hinein, die dadurch vollständig voneinander isoliert werden. Bisweilen dringen ausserdem Pilzfäden in die Rindenzellen ein, wo sie jedoch zum Teil bald verdaut werden. Ich will betreffs des inneren Baues der Mykorrhiza besonders darauf aufmerksam machen, dass die verpilzten Wurzeln von dem umgebenden Boden durch den Pilzmantel isoliert sind, und ferner dass die nahrungsaufnehmenden Wurzelzellen voneinander und von den nach innen zu befindlichen Nachbarzellen isoliert sind.

Ausser dieser echten oder eigentlichen Mykorrhiza kommt bei Nadel- und Laubbäumen eine andere mykorrhizaähnliche Bildung vor, die ich Pseudomykorrhiza oder falsche Mykorrhiza genannt habe. Auch diese besteht aus Nebenwurzeln mit verkürztem Wachstum, sie ist jedoch dünner als die normale Mykorrhiza und gewöhnlich unverzweigt. Die Wurzelhaare sind mehr oder weniger dezimiert und können oft vollständig fehlen. Die Pseudomykorrhiza wird durch Pilzhyphen verursacht, die ausschliesslich innerhalb der Zellen leben. In einigen Fällen scheinen die Pilzhyphen von den Wurzelzellen verzehrt zu werden, in anderen Fällen scheinen sie mehr einseitig parasitisch zu sein.

Ich werde mich hier hauptsächlich bei den echten Mykorrhizen aufhalten. Diese sind optimal entwickelt in *gutem* Rohhumus. In moosreichen Kiefern- und Fichtenwäldern z. B. findet man, praktisch genommen, alle Saugwurzeln der Bäume in Mykorrhizen umgewandelt, wenigstens in der oberen Humusschicht, die von H e s s e l m a n Vermoderungsschicht genannt worden ist. Andererseits werden in reinen Mullböden keine Mykorrhizen angetroffen, oder, wenn sie vorhanden sind, sind sie schwach entwickelt.

Die Pseudomykorrhizen habe ich wohlentwickelt auf gewissen Moorböden gefunden, die neulich zum Zwecke der Aufforstung entwässert worden waren, und ferner in solchen Rohhumusböden, wo der Abbau des organisch gebundenen Stickstoffs unbedeutend ist. Im letzteren Falle sind sie in der unteren Humusschicht am besten entwickelt. Es gibt, wie erwähnt, offenbar verschiedene Typen Pseudomykorrhiza, die physiologisch voneinander verschieden sind.

Welche Rolle spielt nun die Mykorrhiza für die Bäume? Dies ist natürlich eine Frage von ausserordentlich grosser Bedeutung für die praktische Waldpflege. Ist sie eine schädliche Bildung, so muss sie nämlich bekämpft werden; ist sie dagegen nützlich, muss sie gefördert werden. Man findet in der Literatur die verschiedensten Auffassungen betreffs der Natur der Waldbaummykorrhiza. Einige Forscher verfechten F r a n k s Auffassung, dass Wurzel und Pilz in sog. mutualis-

tischer Symbiose leben, d. h. dass sie gegenseitig einander fördern. Andere meinen, dass die Pilze ungefährliche, andere wieder, dass sie schädliche Parasiten sind. Zu der letzteren Gruppe von Forschern gehören z. B. der Amerikaner Mc Dougall und der Japaner Masui. Die einander widersprechenden Resultate, zu denen verschiedene Forscher gekommen sind, dürften vor allen Dingen durch die Untersuchungsmethoden bedingt sein. Mc Dougall und Masui z. B. haben ihre Schlüsse hauptsächlich aus Beobachtungen in der Natur, aus dem anatomischen Bau und aus mikrochemischen Untersuchungen gezogen. Besonders direkte Beobachtungen in der Natur können Stützen für verschiedene Auffassungen liefern. Ein Forscher, der Mullwälder untersucht hat, wo die Mykorrhiza, wie erwähnt, in der Mullschicht schwach entwickelt ist, kommt leicht zu der Ueberzeugung, dass sie ohne Bedeutung ist, ein Forscher dagegen, der gute Rohhumusböden untersucht hat, gelangt zu einer entgegengesetzten Auffassung. Auch mikrochemische Untersuchungen nach Masuis Methode können leicht zu unsicheren Resultaten führen, weil wir nicht alle in den Wurzeln vorkommenden anorganischen und organischen Verbindungen kennen.

Um mit grösserer Sicherheit die Frage nach der Bedeutung der Mykorrhiza beantworten zu können, ist es notwendig, zuerst die Pilze kennen zu lernen, die dieselbe aufbauen. Nachdem man diese in Reinkultur erhalten hat, kann man dann Kulturversuche mit Pflanzen unter verschiedenen Verhältnissen mit und ohne Mykorrhizapilz ausführen. Durch experimentelle Untersuchungen ist es mir gelungen festzustellen, dass eine grosse Anzahl zu den Hymenomyzeten gehöriger Hutpilze Mykorrhizabildner bei unseren Waldbäumen sind. Zum Zwecke dieser Experimente nahm ich mehrere Boden-Hymenomyzeten in Kultur und wandte dann diese zu synthetischen Experimenten an. Es ergab sich, dass mehrere Hymenomyzetengattungen Mykorrhiza bei unseren Waldbäumen bilden, so Röhrlinge (*Boletus*), Milchlinge (*Lactarius*), Täublinge (*Russula*), Ritterlinge (*Tricholoma*), Fliegenschwämme (*Amanita*), Wasserköpfe und Schleimfüsse (*Cortinarius*). Wir finden unter diesen einerseits delikate Esspilze, wie den Butterpilz (*Boletus luteus*) und den echten Reizker (*Lactarius deliciosus*), andererseits solche, die für den Menschen giftig sind, wie den Fliegenschwamm (*Amanita muscaria*). Wahrscheinlich werden künftige Untersuchungen zeigen, dass eine grosse Anzahl der im Waldboden vorkommenden Humus-Hymenomyzeten Mykorrhizapilze sind.

Ohne hier auf weitere Einzelheiten einzugehen, will ich nur betonen, dass einige Mykorrhizapilze sehr spezialisiert sind, so dass sie Mykorrhiza nur innerhalb einer bestimmten Baumgattung bilden können; andere sind weniger spezialisiert

und können Mykorrhiza bei verschiedenen Gattungen bilden. Zu den stärkst spezialisierten gehört der Lärchenschwamm (*Boletus elegans*), der vollständig an die Lärche gebunden ist, zu den etwas weniger spezialisierten gehören andere Röhrlinge, z. B. der Butterpilz, der Mykorrhiza bei Kiefer und Lärche bildet, dagegen nicht, oder nur ungern, bei Fichte, zu den wenigst spezialisierten *Amanita muscaria*, der Mykorrhizabildner sowohl bei Kiefer, Fichte und Lärche als auch bei Laubbäumen, z. B. Birke, ist.

Die falsche Mykorrhiza oder Pseudomykorrhiza wird im grossen und ganzen von ganz anderen Pilzen aufgebaut. Hierher gehört u. a. ein in der Rohhumusdecke sehr gewöhnliches Myzel, das der Art nach nicht hat identifiziert werden können und daher präliminär *M. R. atrovirens* benannt worden ist. Es kommt auch sehr oft in den echten Mykorrhizen als auch in den Langwurzeln vor. Wird dieses Myzel auf die Pflanzen in Reinkultur geimpft, so wachsen die Hyphen sofort in die Wurzeln ein, und eine Art falscher Mykorrhiza wird gebildet. Erwähnt sei, dass dieser Pilz in den Reinkulturen einseitig parasitisch ist; 2—4 Monate, nachdem der Pilz auf Kiefern und Fichtenpflanzen geimpft worden ist, sind diese abgestorben, und schon nach etwa 14 Tagen sind die unteren Stammportionen mit den Hyphen des Pilzes überwachsen. Ausserdem bildet jedoch eine grosse Anzahl der im Boden vorkommenden schimmelähnlichen Pilzformen falsche Mykorrhiza. Unter gewissen Umständen können auch die echten Mykorrhizapilze Pseudomykorrhiza bilden.

Man fragt sich nun, unter welchen Umständen in der Natur die eigentliche Mykorrhiza gebildet wird, und unter welchen Umständen die falsche. Nach meinen Untersuchungen zu urteilen, kommt im Boden eine sehr heftige Konkurrenz zwischen verschiedenen Pilzen um die Baumwurzeln vor. In erster Linie werden die Pilze zu den Wurzeln hingelockt durch gewisse phosphor- und stickstoffhaltige Körper, sog. Phosphatide, die von den Wurzelzellen ausgeschieden werden und das Wachstum der Mykorrhizapilze stimulieren. Normale Mykorrhiza wird erzeugt, wenn Mykorrhizapilze mit hinreichend hoher Virulenz im Boden vorhanden und die Wurzelzellen gleichzeitig hinreichend kräftig sind. Sonst werden die Wurzeln gern von den vorher erwähnten, schimmelähnlichen Pilzen oder von *M. R. atrovirens* angegriffen, wodurch Pseudomykorrhiza entsteht.

Nachdem die Frage nach der Natur der Mykorrhizapilze klargestellt worden ist, liegt der Weg offen für experimentelle Untersuchungen über die Natur der Mykorrhizasymbiose. Ist die Mykorrhiza einseitig parasitisch, oder werden die beiden Parteien (Pilz und Wurzel) durch das Zusammenleben gefördert?

Es ist leicht zu konstatieren, dass die Mykorrhizapilze in

den Reinkulturen in ihrem Wachstum durch das Zusammenleben mit den Pflanzen gefördert werden. Die eigentlichen oder echten Mykorrhizabildner — d. h. die erwähnten Hymenomyceten — wachsen in Reinkultur sehr langsam; zu den Pflanzen in Reinkultur geimpft, entwickeln sie sich sofort kräftiger als vorher, wenn die Verhältnisse im übrigen günstig sind. Es herrscht kein Zweifel darüber, dass wenigstens die grosse Mehrzahl der fraglichen Mykorrhizapilze in der Natur nicht Fruchtkörper ausserhalb der Symbiose bilden können. Allbekannt ist auch, dass die meisten Hutpilze des Waldbodens nach Kahlabtrieb z. B. nicht mehr Fruchtkörper bilden. Als steriles Myzel dürften sie allerdings noch lange in der Humusdecke leben bleiben, Fruchtkörper aber können nicht zur Entwicklung kommen.

Um ein sicheres Resultat betreffs des Wachstums der Pflanzen in Reinkultur mit und ohne Pilze zu erhalten, muss sich die Versuchszeit mindestens über drei Vegetationsperioden erstrecken. Dies stösst natürlich auf gewisse Schwierigkeiten, da es keineswegs leicht ist, die Kulturen so lange Zeit hindurch rein zu halten, wenn man gleichzeitig für Bewässerung und Durchlüftung sorgen will. Für die fraglichen Kulturversuche habe ich einen speziellen Glasapparat konstruiert. Durch eine eingeschmolzene Glasröhre sind zwei Kolben miteinander verbunden, von denen der eine für die Pflanzen, der andere für eine verdünnte Nährlösung bestimmt ist. Die Bewässerung wird dadurch bewirkt, dass der letztere Kolben erhöht wird, so dass die Flüssigkeitsoberfläche die Verbindungsröhre erreicht.

Die Kulturversuche sind im besonderen Hinblick auf die Stickstofffrage ausgeführt worden. Die Annahme liegt nämlich nahe, dass die Mykorrhiza Bedeutung für die Stickstoffernährung der Bäume haben könnte, wenn sie nun überhaupt eine nützliche Bildung ist. Schon Frank meinte, dass die Pilze in erster Linie den organisch gebundenen Humusstickstoff den Pflanzen und Bäumen zuführten, eine Auffassung, die später u. a. von v. Tubeuf akzeptiert worden ist. Der dänische Forscher P. E. Müller hielt es für wahrscheinlich, dass die Mykorrhizapilze unter gewissen Verhältnissen den freien Stickstoff der Luft assimilieren.

Versuche wurden daher mit verschiedenen Stickstoffquellen in dem Substrat ausgeführt. Im allgemeinen wurden Parallel-Versuche mit und ohne Mykorrhizapilz angestellt. Ausserdem wurde stickstoffreies Substrat verwendet.

Kulturversuche, die sich über drei Vegetationsperioden erstreckten, haben gezeigt, dass sich die Pflanzen in Reinkultur auf komplizierten organischen Stickstoffverbindungen, wie Nukleinsäure und Pepton, gut entwickeln, vorausgesetzt dass Mykorrhizapilz eingeimpft worden ist. Ohne Mykorrhizapilze nehmen die Pflanzen augenscheinlich diese Verbin-

dungen mit sehr grosser Schwierigkeit auf, was u. a. darin zum Ausdruck kommt, dass die Wurzeln sehr lang werden und sich stark verzweigen, eine gewöhnliche Erscheinung bei Pflanzen, die an Nahrungsmangel leiden. In einem untersuchten Falle hatten gleichaltrige Fichtenpflanzen mit und ohne Mykorrhiza (auf Nukleinsäure als Stickstoffquelle) eine Wurzellänge von 850 bzw. 2400 mm. Ausserdem waren die Mykorrhizapflanzen im grossen und ganzen kräftiger als entsprechende Pflanzen ohne Mykorrhiza. Erstere hatten eine schön blaugrüne Farbe, während letztere mehr blassgrün waren. Der Stickstoffgehalt war bei ersteren höher als bei letzteren.

Von anorganischen Verbindungen wurden Ammoniumchlorid und Kaliumnitrat geprüft. Die Pflanzen entwickelten sich gut auf diesen beiden Stickstoffquellen, sowohl ohne als mit Mykorrhizapilz.

Wie verhält sich nun die Mykorrhiza in Reinkultur zu dem freien Stickstoff der Luft? In dieser Hinsicht wurde, ausser *Pinus silvestris* und *Picea excelsa*, auch *Pinus montana* untersucht, welch letztere nach der Ansicht P. E. Müllers den freien Stickstoff der Luft fixiert. In allen untersuchten Fällen war jedoch das Resultat negativ. Eine Fixierung des freien Stickstoffs der Luft konnte nicht nachgewiesen werden.

Die Experimente haben also erwiesen, dass die betreffenden Mykorrhizen in Reinkulturen auf komplizierten *organischen* Verbindungen als Stickstoffquelle für die Pflanzen nützliche Bildungen sind. Sie nehmen leichter als die Wurzeln allein diese Verbindungen auf und führen sie den Wurzeln zu. In diesem Falle hat also experimentell nachgewiesen werden können, dass die Mykorrhiza eine gegenseitige oder mutualistische Symbiose darstellt. Sowohl Pflanzen als auch Pilze werden durch dieselbe gefördert.

Es muss indessen betont werden, dass die Mykorrhizasymbiose nicht unter allen Umständen vorteilhaft für beide Symbionten ist. Es kam beispielsweise bei den Reinkulturen vor, dass *schwache* Pflanzen parasitisch von den Mykorrhizapilzen angegriffen und geschädigt wurden. In vereinzelt Fällen wurden Kiefern- und Fichtenpflanzen von dem Pilz so heftig angegriffen, dass sie sich nach der dritten Vegetationsperiode im Absterben befanden. In diesen Fällen hatten die Hyphen sich sehr kräftig in den Wurzeln entwickelt und teilweise die Wurzelzellen ausgefüllt.

Theoretisch scheint es leicht verständlich zu sein, dass die Mykorrhizasymbiose ein einseitiger Parasitismus werden kann. Dies kommt bei allen symbiotischen Bildungen vor. Die beiden Komponenten der Symbiose sind meiner Ansicht nach im Grunde Antagonisten. Es sind nicht altruistische Motive, die sie veranlassen, einander Nahrung zu geben. Mit anderen Worten, die Mykorrhizasymbiose kann — gleich anderen

sog. mutualistischen Symbioseformen — als ein doppelseitiger Parasitismus betrachtet werden. Falls nun die eine der Komponenten aus dem einen oder anderen Anlass geschwächt wird, tritt der antagonistische Charakter der Symbiose mehr oder minder deutlich hervor.

Wie stimmen nun die Resultate, die durch die Reinkulturen erhalten worden sind, mit den Verhältnissen in der Natur überein? Durch Untersuchungen von P. E. Müller, Hesselmann, Weis u. a. sind wir über die Beschaffenheit der Humusdecke in den Nadelwäldern Nordeuropas ziemlich gut unterrichtet. Einerseits haben wir den vorher erwähnten Mulltypus mit einem raschen Abbau der abgestorbenen Pflanzenreste, u. a. in Nitratbildung resultierend, andererseits den Rohhumustypus mit einem weniger raschen Abbau, ohne oder mit nur temporärer Nitrifikation. Als weiteres Charakteristikum des Mulls kann der Umstand angeführt werden, dass die Baummykorrhiza im grossen und ganzen fehlt oder nur schwach entwickelt ist, und als Charakteristikum der Rohhumusdecke, dass die Saugwurzeln der Nadelbäume normalerweise Mykorrhizen sind. Eine Ausnahme in dieser Hinsicht bilden jedoch wie genannt die schlechten Rohhumustypen.

In den kräuterreichen Nadelwäldern vom Mulltypus, wo die Bäume keine oder nur schwach entwickelte Mykorrhizen haben, kann offenbar die Stickstoffaufnahme durch die Wurzeln ohne die Hilfe von Mykorrhizapilzen stattfinden. Die Bäume können dennoch, wie z. B. die Kräuter, ihren Stickstoffbedarf durch Nitrate decken.

Auf Rohhumusböden gestalten sich indessen die Verhältnisse ganz anders. Auf Grund der Resultate bei den Reinkulturen muss als ziemlich sicher angenommen werden, dass die Mykorrhizen hier besser Stickstoff-aufnehmende Organe sind als nicht verpilzte Wurzeln. Die Mykorrhizapilze können, wie die Reinkulturen gezeigt haben, als Stickstoffquelle organische Abbauprodukte direkt ausnutzen, und sie können ausserdem mit Leichtigkeit Ammoniak assimilieren. Wegen der unerhört reichen Entwicklung von ammoniakverzehrendem Pilzmyzel in der Rohhumusdecke ist es wenig wahrscheinlich, dass die Wurzeln allein so viel von der Ammoniakproduktion erhalten könnten, dass der Stickstoffbedarf hierdurch gedeckt würde. Dank den Mykorrhizapilzen können also die Bäume mit grösserer Sicherheit und mehr direkt den Stickstoffvorrat der Rohhumusdecke ausnutzen. Die Mykorrhizapilze müssen daher als notwendig für die normale Entwicklung der Bäume auf Rohhumusböden betrachtet werden.

Es sei indessen betont, dass die Mykorrhizapilze sich nicht auf dieselbe Weise in allen Rohhumusböden verhalten. Dies hat sich deutlich aus Versuchen ergeben, die in Töpfen mit

Kiefernpflanzen auf verschiedenen Arten Rohhumus angesetzt worden sind. Für die Versuche wurden teils gute Rohhumusformen mit mehr oder weniger raschem Abbau der organischen Stickstoffverbindungen verwendet, teils schlechte Rohhumusformen mit langsamem Abbau. Es konnte ein Parallelismus zwischen der Entwicklung der Mykorrhizen und der Zersetzungsgeschwindigkeit des organischen Stickstoffs nachgewiesen werden. In Rohhumusformen mit einer ziemlich lebhaften Zersetzung der organischen Stickstoffverbindungen bildeten sich normale Mykorrhizen mit sehr grosser Leichtigkeit aus. Einjährige Kiefernpflanzen hatten zu Ende der Vegetationsperiode, praktisch genommen, alle Saugwurzeln — genauer bestimmt ungefähr 95 % — in optimal entwickelte Mykorrhizen umgewandelt. Die Pflanzen waren ausserordentlich schön. In Rohhumusformen mit langsamer Zersetzung bildeten sich dagegen normale Mykorrhizen mit offensichtlicher Schwierigkeit aus: einjährige Kiefernpflanzen hatten eine geringe Anzahl echter Mykorrhizen, dagegen aber eine grosse Anzahl Pseudomykorrhizen. In diesem letzteren Fall waren die Pflanzen mehr oder weniger in absterbendem Zustande. Es konnte auch noch ein anderer interessanter Unterschied zwischen den verschiedenen Humusarten nachgewiesen werden. In den guten Rohhumusformen war die Mykorrhizasymbiose, allem Anschein nach, mutualistisch. In den schlechten dagegen konnte eine gewisse Tendenz zu einseitigem Parasitismus seitens der Mykorrhizapilze nachgewiesen werden. Ausserdem waren die Wurzeln im letzteren Falle oft hochgradig von Myzelien vom *M. R. atrovirens*-Typus angefallen, die offenbar die Wurzeln schädigten. Es scheint also augenscheinlich so zu sein, dass ein gewisser Bestand von leicht assimilierbaren Stickstoffverbindungen indirekt oder direkt grosse Bedeutung hat für die Mykorrhizabildung wie auch für die Erhaltung des Gleichgewichtszustandes zwischen den beiden Symbionten, wenigstens während des ersten Entwicklungsstadiums der Pflanzen.

Die äusseren Bedingungen, besonders der Zustand der Humusschicht, scheinen somit eine grosse Bedeutung für die Entwicklung guter Mykorrhizen zu haben. Ist diese letztere Auffassung richtig, so ist damit das Verjüngungsproblem auf Rohhumusböden in ein interessantes Licht gestellt. Wie aus dem Vortrage sich ergeben hat, ist es unzweifelhaft von vitaler Bedeutung für die Entwicklung der Pflanzen auf diesen Böden, dass sie gleich von Anfang an eine mutualistische Symbiose mit den Mykorrhizapilzen eingehen. Einerseits wird hierdurch ihre Nahrungszufuhr, besonders ihre Stickstoffaufnahme, sichergestellt. Andererseits werden die Wurzeln der Pflanzen gegen zu kräftige Angriffe seitens schädlicher, einseitig parasitischer Pilze geschützt.