© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Genickansatz; Vorderextremität: infolge des steilen Oberarmes im ganzen etwas steil, schlank, aber kräftig, kurz, namentlich der Mittelfuß; Rücken und Lenden: gut, eher länger als bei *Equus Przewalskii;* Becken: schmäler als bei diesem; Hinterextremität: schlank, kräftig, lang bei kurzem Mittelfuß, ohne Kastanien (immer?); Farbe: mausgrau, Unterseite heller, Rückenstreifen und unterer Teil der Extremitäten dunkler, oft etwas gestreift, Kopf dunkler mit hell abgesetzter Schnauze, Mähnen- und Schwanzhaare dunkel.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

(1) Antonius O., Was ist der Tarpan? Naturwissensch. Wochenschr., N. F., XI, 1912, Nr. 33.
(2) Simonoff L. und v. Moerder J., Die russischen Pferderassen. Berlin, 1896.
(3) Tscherski J. D., Wissenschaftliche Resultate der von der kais. Akademie der Wissensch. zur Erforschung des Janalandes und der neusibirischen Inseln ausgesandten Expedition. Abteil. IV (in Mém. de l'Acad. des Sciences de St.-Pétersbourg, 7e Série, Vol. 40, 1).
(4) Ewart J. C., The Tarpan and its Relationship with Wild and Domestic Horses (in Proceed. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXVI, 1905).
(5) Salensky W., Wissenschaftliche Resultate der von N. M. Przewalski nach Zentralasien unternommenen Reisen, zool. Teil, Bd. I, Abt. II, Lief. 1. St. Petersburg, 1902.
(6) Nehring A., Fossile Pferde aus deutschen Diluvialablagerungen (in Landwirtschaftl. Jahrb., 1884).

Die endotrophe Mykorhiza der Asclepiadaceae.

Von

Dr. Elsa Busich.

Mit Taf. III, IV, V.

(Eingelaufen am 27. März 1913.)

Bei der Durchsicht der Arbeiten von Frank, Janse, Stahl, Shibata, Petri, Gallaud, Burgeff usw. und des Sammelreferates von Strecker über das Mykorhizaproblem wird man vergeblich nach einer systematischen Untersuchung der Mykorhiza der „Ascle-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

piadaceae" suchen. Ich habe überhaupt nur eine Pflanze aus dieser Familie diesbezüglich etwas eingehender bearbeitet gefunden, und zwar bei Gallaud.[1]) Es handelt sich in diesem Falle um *Cynanchum Vincetoxicum,* auf das ich noch im Verlaufe meiner späteren Ausführungen zurückzukommen habe.

Bei einer Untersuchung über Asclepiadaceae, zu der mich Herr Prof. Dr. Hans Molisch[2]) angeregt hatte, zeigte sich, daß viele Asclepiadaceae eine Mykorhiza aufwiesen.

Ich gebe die untersuchten Pflanzen tabellarisch wieder, wobei ein vor dem Pflanzennamen gestelltes +-Zeichen das Vorhandensein, ein —-Zeichen das Fehlen einer Mykorhiza andeuten soll; ein ±-Zeichen zeigt an, daß Mykorhiza wohl vorhanden ist, aber nur selten beobachtet wurde.

Succulente Pflanzen	Nichtsucculente Pflanzen
+ *Stapelia atropurpurea*	± *Schubertia grandiflora*
+ *Stapelia variegata*	± *Periploca graeca*
+ *Stapelia verrucosa*	± *Cynanchum Vincetoxicum*
+ *Stapelia normalis*	— *Cynanchum sibiricum*
+ *Stapelia zebrina*	— *Asclepias syriaca*
+ *Stapelia atrata*	— *Ceropegia elegans*
+ *Baucerasia Burmannii*	
+ *Huernia Penzigii*	
+ *Hoja carnosa*	
+ *Hoja clandestina*	
+ *Stephanotis floribunda*	
— *Ceropegia Woodii*	

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß von den 18 untersuchten Spezies, welche 10 Gattungen angehören, 11 regelmäßig Mykorhizen

[1]) Gallaud J., Études sur les mycorhizes endotrophes. Revue générale de botanique, Vol. XVII, p. 35. Paris, 1905.

[2]) Es sei mir gleich hier gestattet, meinem verehrten Lehrer für dieses Thema sowohl als auch für die weitgehende Unterstützung, die er meiner Arbeit angedeihen ließ, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Ebenso Herrn Prof. Dr. Oswald Richter, dem ich für wertvolle Ratschläge und freundliche Hilfe sehr verpflichtet bin, und dem Herrn Assistenten Dr. Valentin Vouk.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

aufweisen, 4 nicht. Die drei übrigen nehmen eine Ausnahmestellung ein, indem sie gewöhnlich nicht mykotroph sind und in den seltensten Fällen Infizierung durch den Endophyten aufweisen.

Augenfällig ist gleich bei flüchtiger Betrachtung der Tabelle, daß bei succulenten Pflanzen der Pilz auftritt, andererseits, daß er bei nicht succulenten regelmäßig oder gewöhnlich fehlt. Der Versuch, diese Erscheinung zu deuten, wird nach der systematischen Bearbeitung folgen.

Vor der eigentlich systematischen Behandlung der einzelnen Arten möchte ich die für die endotrophen Mykorhizen so charakteristischen Organe wie Hyphen, bäumchenartige Verzweigungen (arbuscules Gallauds), Vesikeln, Sporangiolen und Körnchenmassen (granules Janses und granulazioni Petris) einer näheren Betrachtung unterziehen.

Wie oben erwähnt, hat Gallaud in seinem Werke über endotrophe Mykorhiza auch *Cynanchum Vincetoxicum* untersucht und dessen Mykorhiza beschrieben. Fernerhin geht aus seiner Abhandlung hervor, daß die endotrophen Mykorhizen der meisten Pflanzengattungen, die der Orchideen vielleicht ausgenommen, in vielen Merkmalen große Übereinstimmung zeigen.

Aus diesem Grunde werde ich im Anschlusse an seine Beobachtungen die Einteilung bei der Beschreibung der Mykorhizenorgane beibehalten und eventuelle Unterschiede, die sich für die Familie der Asclepiadaceae ergeben, gelegentlich besonders hervorheben.

Was die Färbetechnik anbelangt, die bei dem Studium dieser Mykorhiza verwendet wurde, ließ sich eine von Bernard[1]) angegebene Methode mit dem besten Erfolge verwenden.

1. Färbung in Alkohol-Safranin und Anilin durch 24 Stunden. Nach der Färbung müssen die Schnitte in 30%igem Alkohol gewaschen und 4′ in Pikro-Indigo-Karmin differenziert werden. Dann werden die Schnitte in Nelkenöl aufgehellt und in Kanadabalsam eingeschlossen. Außerdem wurden noch folgende Färbungen angewendet:

2. Methode Bernards. Die Schnitte werden 24 Stunden in einer wässerigen Lösung von rouge Magenta belassen, darnach gut in H_2O gewaschen. Sie werden dann 5—7′ in eine 2%ige Lösung von Lichtgrün mit $^1/_4$ der Lösung

---

[1]) Noël Bernard, Les mycorhizes des *Solanum* in Annales des Sciences naturelles, 9e Série, Vol. XIV, Nr. 4—6, p. 235. Paris, 1911.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

von cc. Pikrinsäure gelegt, unter starkem Wasserstrahl gewaschen, langsam durch die verschiedenperzentigen Alkohole durchgezogen und in Kanadabalsam eingeschlossen.

Zur Untersuchung der Hyphen eignet sich besonders gut Säurefuchsin und Fuchsin. Nur hat ersteres den Nachteil, daß es nach langem Aufenthalt in Glyzerin langsam verblaßt.

Eosin färbt Hyphen und Zellwände schön rosa, läßt aber die Vesikeln hellgelb erscheinen. Doppelfärbungen mit Safranin und Haematoxylin, ferner Einzelfärbungen mit diesen Farbstoffen sowie mit Methylenblau tingieren auch die Zellwände so stark, daß man die Hyphen schwer davon unterscheiden kann, andererseits geben sie schöne Resultate bei den Sporangiolen und Körnchenmassen.

A. Die Mykorhiza.

1. Die Hyphen.

a) Hyphen auf der Oberfläche der Wurzel.

Freie, mit dem in der Pflanze lebenden Pilze im Zusammenhang stehende, äußere Hyphen wachsen entweder der Wurzel entlang in deren Längsrichtung weiter oder umgeben, was seltener vorkommt, in Form eines sehr weitmaschigen Netzes die ganze Wurzel.

Auf Tangentialschnitten sind solche Hyphen öfters zu sehen; sie aber weiter in das Substrat hinein zu verfolgen, ist ganz unmöglich, da sie leicht zerreißen.

Was den Habitus dieser außerhalb der Wurzel vorkommenden Hyphen anbelangt, so unterscheiden sie sich von dem in der Wurzel lebenden Pilz nur durch das Fehlen der für die Mykorhizen charakteristischen Organe. In einigen Fällen war allerdings die Membran schon so stark kutinisiert, daß der Pilz starken braunen, undurchsichtigen Fäden glich. In der Regel besitzen sie eine nicht zu stark verdickte Membran, die sich leicht durch Säurefuchsin hochrot tingieren läßt, ferner Querwände und einen körnigen Inhalt und machen durchaus den Eindruck eines lebenden Organismus, umsomehr, als sie junge Vesikeln tragen und sich fortwährend weiter verzweigen.

In einigen Fällen sind die Verzweigungen sehr dünn (Fig. 18), tragen dann runde Gebilde, die scheinbar Vesikeln sind und in dem nächsten Kapitel näher behandelt werden sollen. Zum Unter-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schied von Gallaud[1]) halten auch Burgeff[2]) und Marcuse[3]) die Emigrations- oder Kommunikationshyphen für lebende Organe des Pilzes. Emigrationshyphen, d. h. Kommunikationen von innen nach außen konnte ich unter gewöhnlichen Verhältnissen niemals beobachten. Solche von außen nach innen sind dagegen umso häufiger. Wohl gibt es Schnitte, die nicht eine einzige Infektionsstelle aufweisen, gewöhnlich sind aber Infektionshyphen eine regelmäßige Erscheinung. Am häufigsten sind sie nach Burgeff[4]) dort zu finden, wo der Pilz in der Wurzel das Maximum seiner Entwicklung erreicht hat.

b) Durchlaßzellen und Infektion.

Anschließend an die Behandlung der Pilzhyphen außerhalb der Wurzel wäre anzugeben, in welcher Art die Hyphen in die Wurzel eindringen. Sieht man sich z. B. bei einer *Stapelia* oder *Hoja* an einem Tangentialschnitt die Wurzeloberfläche an, so wird man unter den Wurzelhaaren durch die ganz durchsichtige Epidermis die einem regelmäßigen Mosaik zu vergleichende Endodermis sehen. Diese besteht, von oben gesehen, aus regelmäßig gebauten großen Zellen, die aber nicht alle dieselbe Färbung zeigen. An Längsschnitten sieht man die in die Wurzelhaare ausgehenden Epiblemzellen und darunter liegend die aus zwei verschiedenen Zellarten bestehende äußere Endodermis. Da diese Färbungen mit Alkannatinktur und Sudanglyzerin zeigen, so spricht dies für eine Verkorkung der Zellen. Große, weitlumige Zellen, die weder Protoplasma noch Kern enthalten, wechseln mit kleineren, bei verschiedenen Pflanzen verschieden geformten, durchaus charakteristischen Zellen ab, die gewöhnlich Plasma und einen großen Zellkern besitzen. Es sind dies die „cellules de passage" Janses[5]) und Gal-

[1]) Gallaud, l. c., p. 127.

[2]) H. Burgeff, Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Jena, 1909.

[3]) Marcuse M., Anatomisch-biologischer Beitrag zur Mykorhizenfrage. Inaug.-Dissert. Dessau, 1902.

[4]) Burgeff, l. c., p. 122.

[5]) J. M. Janse, Les Endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. Extrait des Annales du Jardin de Buitenzorg, Vol. XIV, 1, p. 53—212; Leyde, 1896, p. 131.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

lauds[1]), die sogenannten „Durchlaßzellen" nach Burgeff[2]) (Fig. 10). Der Hauptunterschied in den zwei Typen der Endodermiszellen liegt in der Verdickung. Die langgestreckten, leeren Zellen sind stark verkorkt und gestreift, während die Durchlaßzellen dünnwandiger sind. Nur die an die Epidermis grenzende Wand zeigt eine stark verdickte, oft aus mehreren Lamellen bestehende Kalotte.[3])

Zur Prüfung der Zusammensetzung dieser Kalotte versuchte ich

1. Färbungen:	mit Haematoxylin:	schwach violette Färbung.
	mit Eosin:	eine auffallend gelbe Färbung.
2. Reaktionen:	Chlorzinkjod:	immer nur Gelbfärbung.
	Sudanglyzerin:	dunkelgelb bis braune Färbung.
	Eisenvitriol:	schwache Braunfärbung.
	Phlorogluzin + H Cl:	wunderschön rotviolette Färbung.
	Anilinsulfat:	intensiv gelbe Färbung.

Die Wiesnerschen Holzstoffreaktionen zeigen also deutlich, daß die Kalotte verholzt ist. Außerdem wäre zu bemerken, daß bei *Stapelia atropurpurea* auch das Epiblem und die Wurzelhaare nach Behandlung mit Phlorogluzin + H Cl und mit Anilinsulfat die charakteristischen Färbungen zeigten, eine Erscheinung, die Molisch[4]) zuerst bei den Luftwurzeln einer Reihe von Pflanzen beobachtete.

Die meisten Forscher nehmen an, daß die Durchlaßzellen dünnwandiger sind als die übrigen Endodermiszellen, was mit ihrem Aussehen in direktem Widerspruch steht. Janse[5]) hält z. B. die Kalotte für eine schleimige, aufgequollene Masse, nach Juel[6]) dagegen ist sie suberoid.

Die alleinige Durchbrechung der Durchlaßzellen seitens des Pilzes wird von Janse[7]) dadurch erklärt, daß diese durch ihren

---

[1]) Gallaud, l. c., p. 26, 313.

[2]) Burgeff, l. c., p. 137.

[3]) Gallaud, l. c., p. 26 zu vgl. mit dem „bourrelet épais".

[4]) H. Molisch, Über Wurzelausscheidungen und deren Einwirkung auf organische Substanzen. XCVI. Band der Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wissenschaften, I. Abt., Oktoberheft, Jahrg. 1887, p. 24, Fußnote.

[5]) Janse, l. c., p. 132.

[6]) Juel, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Wurzeln. Inst. Botanischer Jahresbericht, p. 261, 1884.

[7]) Janse, l. c., p. 134.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Inhalt bedingte chemotropische Reize auf ihn ausüben. Gallaud[1]) dagegen schreibt diese Erscheinung dem Umstand zu, daß die Durchlaßzellen wegen ihrer dünnen Wand dem Pilz einen viel geringeren Widerstand entgegensetzen. Chemotropische Reize kämen erst in zweiter Linie in Betracht. Von Interesse in der Frage nach der chemotropischen Bedeutung der Durchlaßzellen scheint mir nun der Befund, daß diese besonders stark die von Molisch[2]) empfohlene Diphenylaminprobe auf Nitrate zeigen, während die übrigen Endodermiszellen sie nicht aufweisen. Es soll gleich hier erwähnt werden, daß auch für die Mykorhizen der Asclepiadaceen die Annahme Stahls[3]) bestätigt wurde, daß mykotrophe Wurzeln keine, unverpilzte Wurzeln gewöhnlich deutliche Nitratreaktion zeigen.

Gewöhnlich dringt der Pilz an der Basis eines Haares in das Epiblem ein, wächst in diesem in der Längsrichtung der Wurzel fort, bis er eine Durchlaßzelle erreicht hat. Hier angelangt, ballt sich die Hyphe zusammen und bildet eine starke, pfropfenartige Wucherung (Fig. 3, 12). Nach der Durchbohrung der Kalotte beschreibt der Pilz in der Zelle selbst mehrere Windungen, um von da an in die darunter liegenden Gewebe der Wurzel einzudringen.

c) Die Hyphen in der Rinde.

Das Verhalten der Hyphen nach dem Verlassen der Durchgangszellen ist bei verschiedenen Pflanzen verschieden. Für alle aber gilt die Regel, daß der Pilz zuerst intrazellulär wächst und die Tendenz zeigt, sich mehr nach der Quer- als nach der Längsrichtung auszubreiten. Nachdem der Pilz in den ersten zwei bis drei Zellreihen je 2—4—6 Zellen infiziert hat, so daß manchmal die infizierten Zellen das Bild eines ziemlich regelmäßigen Kegels geben, wird er interzellulär, breitet sich in den Interzellulargängen in der Längsrichtung aus, was wohl auch Kraft- und Zeitersparnis für ihn bedeutet, und bildet hier die mannigfachsten Verzweigungen.

---

[1]) Gallaud, l. c., p. 16, 315.

[2]) H. Molisch, Über den mikrochemischen Nachweis von Nitraten und Nitriten in der Pflanze mittels Diphenylamin oder Brucin. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, März, p. 150—155, 1883.

[3]) E. Stahl, Der Sinn der Mykorhizabildung. Separatabdruck aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXXIV, Heft 4, Leipzig, 1900.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Am interessantesten sind diejenigen, welche den Zweck haben, den Pilz von dem einen Interzellulargang in den nächsttieferen zu versetzen (Fig. 8). Oft, besonders aber dann, wenn der Pilz das Maximum seiner Entwicklung erreicht hat, sind es nicht bloß einzelne Hyphen, die die Interzellulargänge durchziehen, sondern ganze Hyphenstränge. Viel seltener sind in den inneren Schichten der Rinde intrazelluläre Hyphen zu verzeichnen, doch kommen auch solche vor und zeigen dann große Ähnlichkeit mit den Pilzwirtszellen der Orchideen (Fig. 20).

Findet man infizierte Nebenwurzeln, so rührt diese Infektion nicht von der Hauptwurzel her, sondern die Nebenwurzeln werden direkt vom Boden befallen.

Sonst ist bei den Asclepiadaceen der Pilz regellos in der ganzen Rinde verbreitet. Es kommen nicht, wie Janse für die Orchideen angibt, bestimmte Pilzzonen vor, sondern es ist der Raum zwischen Endodermis und Perizykel ganz vom Pilz ausgefüllt.

d) Anatomie der Hyphen.

Die Dicke der Hyphen ist je nach der Pflanze recht verschieden. Die größten Dimensionen erreichen sie bei den Stapelien, sind bei den *Hoja*-Arten schon schwächer und bei *Cynanchum Vincetoxicum* ganz dünn. Bei dem Eindringen des Pilzes in die inneren Gewebe der Wurzel werden die Hyphen entsprechend schmäler und die Membranen werden schwächer. Damit stimmt auch überein, daß das Myzel gleich nach der Infektion noch lebhaft die Farbstoffe aufnimmt, tiefer innen aber nicht mehr.[1])

Die Hyphenwände geben, mit Chlorzinkjod behandelt, keine violette Färbung, wohl aber nach eintägigem Liegen der Schnitte in cc. KOH; sie bestehen wahrscheinlich aus Chitin. Ein analoges Ergebnis erzielte Shibata[2]) für *Podocarpus*, während Gallaud[3]) anderer Ansicht ist. Der Inhalt der Hyphen ist körnig, stark licht-

---

[1]) Siehe Gallaud, l. c., p. 124 und Burgeff, l. c.

[2]) K. Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mykorhizen. Separatabdruck aus den Jahrbüchern für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXVII, Heft 4. Leipzig, 1902.

[3]) Gallaud, l. c., p. 125.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

brechend und von Öltropfen durchsetzt. Wegen der vorgerückten Jahreszeit scheinen die Hyphen voll von Reservestoffen oder schon ganz entleert gewesen zu sein. Daher waren die Kerne, welche alle Forscher gesehen haben, nicht mehr oder nicht deutlich zu sehen. Querwände sind selten, man findet sie manchmal dort, wo eine noch lebende Hyphe sich von einer ganz entleerten abschließt, oder in gewissen Verzweigungsfällen.

Abgesehen von den eben beschriebenen Verzweigungen bildet der Pilz noch

2. Die bäumchenartigen Verzweigungen[1]) (Fig. 14),

welche die umliegenden Zellen befallen und nach ihrem Aussehen am besten als Haustorien bezeichnet werden. Es sind kurze, in dichotome Verzweigungen ausgehende Seitenhyphen, die sich selbst etliche Male wieder verzweigen, bis sie in eine wolkenartige Masse verschwimmen, die im Zellplasma ihr Ende findet und nach Gallaud[2]) nichts anderes ist als die feinsten, letzten Endverzweigungen des Bäumchens. Durch das Tinktionsverfahren Bernards färben sich Hyphen und Vesikeln dunkelrot, die Zellwände lichtgrün und in den Zellen, deutlich von den Haupthyphen ihren Ursprung nehmend, befinden sich kleine, bäumchenartige Gebilde, in denen die stärkeren Partien noch die Farbe der Haupthyphe tragen, die weiteren Verzweigungen aber lichtblau tingiert sind. Mitten im Bäumchen, durch die Verästelungen durchschimmernd, oft fest an dasselbe gepreßt, manchmal etwas abseits, liegt lichtgrün der Zellkern eingebettet. In den stärkeren Verzweigungen der „arbuscules" sind feine Körnchenmassen und Inhaltsstoffe vorhanden, Kerne sind nicht deutlich zu sehen. Diese Haustorien sind offenbar die Zufuhrsbahnen der von der höheren Pflanze gelieferten organischen Substanzen, die seine vegetative Entwicklung ermöglichen. Wahrscheinlich sind es Kohlehydrate, denn die sonst mit Reservestoffstärke vollgepfropften Wurzeln werden beim Eintreten der Infektion stärkefrei.

Der Pilz vermag außerdem zeitweise durch in seinen vegetativen Zyklus eingeschaltete

[1]) Strecker, Das Mykorhizaproblem. „Lotos", Bd. 59, Nr. 7, September 1911, p. 232 und Bd. 59, Nr. 8, Oktober 1911, p. 283.

[2]) Gallaud, l. c., p. 223.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

3. Vesikeln-Zysten

seine Entwicklung zu unterbrechen oder abzuschließen.

Die blasenförmigen Auftreibungen der Pilzhyphen, die Gallaud[1]) und Janse[2]) in ihren einschlägigen Werken als „vesicules" bezeichnen, sind bei den Mikorhizen der Asclepiadaceen sehr verbreitet. Von den 14 Pflanzen, die mykotroph waren, wiesen 11 solche Gebilde auf, und zwar waren diese gewöhnlich in großer Menge vorhanden. Die Lage der Vesikeln in den Wurzeln ist wohl nicht so genau fixiert, wie z. B. Janse angibt. Gewöhnlich sind ein oder zwei Zellreihen der primären Rinde nach der Endodermis frei von Vesikeln, sonst sind sie ganz regellos in der Rinde bis zur Gefäßbündelscheide verteilt. Die Vesikeln können inter- und intrazellulär sein, letztere sind jedoch viel seltener.

a) Die interzellulären Vesikeln

können terminal oder interkalar sein (Fig. 1, 2, 7). Eine Haupthyphe erweitert sich plötzlich und bildet eine mehr oder minder große, mit einer starken Membran umgebene Blase, deren Haut wie die Hyphen erst nach Behandlung mit KOH Zellulosereaktion zeigt. Gewöhnlich besteht der Inhalt aus einer starkkörnigen Masse und großen, stark lichtbrechenden Öltropfen. Mit H_2SO_4 behandelt, färbt sich der Inhalt rosenrot — offenbar die Raspailsche Probe, zu der der nötige Zucker aus der Umgebung des Pilzes stammen mag. Neben den von Reservestoffen strotzenden Vesikeln finden sich auch schon ganz entleerte, die dann stark zusammengedrückt und vielfach gefaltet sind. Manchmal sind die Vesikeln durch Querwände von den Hyphen getrennt und bilden dann ganz selbständige Organe. Gewöhnlich sind die interzellulären Vesikeln regelmäßig ovoid, bei *Stapelia variegata* aber kommen die mannigfachsten Formen vor (Fig. 6). Interkalare Vesikeln sind viel seltener und unterscheiden sich dadurch von den terminalen, daß die Hyphe nach ihrer Erweiterung sich nach der entgegengesetzten Seite weiter verlängert.

---

[1]) Gallaud, l. c., p. 130.
[2]) Janse, l. c., p. 143.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

b) Die intrazellulären Vesikeln (Fig. 5, 9).

Diese sind gewöhnlich terminal, doch bilden sie nicht den Ausgangspunkt einer großen interzellulären Haupthyphe, sondern entstehen aus einer seitlichen Verzweigung derselben. Solche Vesikeln haben eine ganz eigene Gestalt, sind regelmäßig sphärisch gebaut, kugelrund und gewöhnlich viel kleiner als die interzellulären.

c) Eine besondere Art von Knäuelvesikeln (Fig. 4).

Diese Vesikeln, die meines Wissens von keinem Forscher verzeichnet wurden, sah ich bei *Stapelia normalis* und *Hoja carnosa*. In einigen Zellen eingebettet finden sich große Vesikeln, deren Inhalt aus einem stark zusammengeballten und gekrümmten Hyphenknäuel besteht und die eine nicht stark verdickte Membran besitzen. Um die Bildung dieser Vesikeln zu verstehen, wäre es jedenfalls notwendig, Übergangsstadien zu finden. Es ist mir gelungen, Hyphenstadien zu beobachten, die möglicherweise als Vorstufen oder Reste der „Knäuelvesikeln" angesehen werden könnten. In einem Falle drang eine Hyphe in die Zelle ein, schmiegte sich in Form einer Schlinge um den Zellkern und verließ an einem der Eintrittsstelle ganz nahem Punkte wieder die Zelle. Ein anderes Bild zeigt Fig. 20. Es handelt sich um eine Zelle, die von Hyphensträngen ganz erfüllt ist, welche in einer körnigen Grundsubstanz eingelagert sind. Hier reihen sich offenbar im Laufe der Entwicklung die oben genannten Knäuelvesikeln ein, die jedoch nicht immer die ganze Zelle ausfüllen. Als Endglieder dieser allerdings sehr fraglichen Entwicklungsreihe scheinen mir Vesikeln zu figurieren, die in ihrer Höhlung kleine Reste entleerter Pilzmembranen enthalten (Fig. 15). Die mit solchen Vesikeln in Verbindung stehenden oder sie umgebenden Hyphen sind gewöhnlich ganz entleert. Vielleicht zeigen diese Knäuelvesikeln in ihrer Funktion eine gewisse Analogie mit den Pilzwirtzellen, die Werner Magnus[1]) für *Neottia* beschreibt. Da gerade an solchen Stellen die Hyphen, durch die starke Sporangiolenbildung erschöpft, nicht mehr lebensfähig ge-

[1]) W. Magnus, Studien an der endotrophen Mikorhiza von *Neottia Nidus avis* L. Separatabdruck aus den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik, Bd. XXXV, Heft 2, p. 12. Leipzig, 1900.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

worden sind, dürften sich einige dadurch zu retten suchen, daß sie sich stark verknäueln und eine gemeinsame Membran bilden, die es ihnen ermöglicht, sowohl der Aussaugung durch die Pflanze zu entgehen, als auch bei Zerstörung der Wurzel den Winter zu überdauern.

d) Physiologische Funktion der Vesikeln.

1. Als Dauerzustände. Damit würde übereinstimmen, daß Bernard,[1]) freilich nur ein einziges Mal, auf Kartoffelbrühe eine Vesikel zur Keimung brachte, die aber bald zugrunde ging. Im freien Zustand hat er keine Keimung beobachtet. Ich kann nun Bernards Befunde insoferne bestätigen, als es mir gelang, bei einigen Schnitten von Stapelien aus Vesikeln, die außerhalb der Wurzel lagen, eine Hyphe herauswachsen zu sehen, die dann in der Epidermis längs der Endodermiszellen weiter wuchs (Fig. 11).

2. Sieht man in den Vesikeln temporäre Reservestoffspeicher. Man findet daher ganz folgerichtig in den Mykorhizen der Asclepiadaceen oft völlig entleerte Vesikeln.

Welche Funktion die kleinen, runden, vesikelartigen Bläschen haben, die am Ende der feinen Seitenzweige außerhalb der Wurzel lebender Hyphen vorkommen (Fig. 18), ist mir nicht bekannt.

Mit diesen Stadien der Pilzentwicklung, ich möchte sagen, mit diesem Rückzug des Pilzplasmas und dessen Einkapselung für die neue, bessere Vegetationsperiode ist nun auch der Moment gekommen, wo die höhere Pflanze ihren Vorteil aus der Anwesenheit des Pilzes zieht. Es beginnt die Verdauung der Pilzhaustorien. Man sieht Zerfallserscheinungen an ihnen, die über Körner zu Körnchenbildungen führen, die als „sporangioles“ und „granules“ bezeichnet wurden, wobei vielleicht die Eiweißsubstanzen des Pilzes der höheren Pflanze zugeführt werden.

4. Zerfallserscheinungen der Haustorien = Arbuscules.

a) Die Sporangiolen

sind Zerfallsprodukte des Pilzplasmas, Körnchenbildungen mit scheinbar semipermeabler Membran, die sich etwa wie Traubesche Zellen

[1]) Bernard, l. c., V. Germination des vesicules.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

in dem Inhalt der Zelle ausdehnen und zu Bildungen werden, wie sie Fig. 13, 17, 21 darstellten. Verliert nun diese hypothetische, semipermeable Membran ihre Leistungsfähigkeit — so könnte man sich das vorstellen — so zerfallen die Sporangiolen in winzige, kleine Körnchen, die letzten sichtbaren Eiweißteilchen des Pilzes vor der endgültigen Assimilation. Daß die Sporangiolen Zerfallsprodukte der bäumchenartigen Verzweigungen sind, erkannte erst Gallaud, während Janse[1]) und Petri,[2]) die sich eingehend mit dieser Frage beschäftigten, anderer Meinung sind.

Zwischen den Sporangiolen und den Körnchenmassen = granules ist noch ein Übergangsstadium zu erwähnen, nämlich Janses „spherules". Die Sporangiolen haben oft eine stark buckelige Oberfläche — Schlicht[3]) spricht ihnen eine blumenkohlartige Form zu — welche unmöglich von den feinen Körnchenmassen herrühren kann, sondern größere Körperchen voraussetzt, die mit den spherules Janses übereinstimmen könnten. In freiem Zustand habe ich aber noch keine gesehen. Diese erst lösen sich nach Janse in die „granules" auf. Zu bemerken ist, daß Gallaud die Sporangiolen als deutliche Endprodukte der Assimilation der arbuscules ansieht. Bei den Mykorhizen der Asclepiadaceen ist die Auflösung derselben in

b) die Körnchenmassen oder granules (Fig. 16)

zweifellos. Es sind feine, sandartige Körnchenmassen, die die Zellen oft ganz erfüllen, oft aber Übergänge zu den früheren Verdauungsstadien, den Sporangiolen, zeigen. Diese werden auch vollkommen vom Plasma assimiliert, so daß man in einigen Fällen neben von Körnchen erfüllten Zellen schon ganz leer gewordene bemerken konnte, in denen der Zellkern wieder eine normale Gestalt angenommen hatte und langsam und zerstreut einige Stärkekörnchen auftraten.

---

[1]) Janse, l. c., p. 156.

[2]) L. Petri, Ricerche sul significato morfologico e fisiologico dei prosporoidi — sporangioli di Janse — nelle micorhize endotrophiche. Nuovo giornale botanico Italiano, X, 1903.

[3]) Schlicht, Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung und der Bedeutung der Mykorhizen. Inaug.-Dissert., zitiert bei Janse, l. c., p. 161.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Fassen wir die geschilderten Verhältnisse kurz zusammen, so ergibt sich: Der Pilz treibt lange, kräftige Infektionshyphen längs der Wurzelrinde hin, die durch die Durchlaßzellen in das Wurzelinnere gelangen, mehrere Zellreihen durchbohren und dann im flotten Wuchse die Interzellularen durcheilen, wobei sie Haustorien in die benachbarten Zellen treiben, die die nötigen organischen Substanzen für das Gedeihen des Pilzes zu besorgen haben. Findet er Hindernisse oder ist der Entwicklungskreis zu Ende, so erzeugt er Reservestoffbehälter = Vesikeln, die den Winter oder die ungünstige Vegetationszeit überdauern. Damit kann aber die höhere Pflanze die für ihn nun wertlos gewordenen Partien für sich verwerten und assimiliert die Eiweißsubstanzen der Haustorien, die nun in Körner und Körnchenmassen zerfallen, bis nichts mehr von ihnen übrig bleibt.

So hat ein jeder der beiden Komponenten etwas von dem anderen, ohne daß er ihm erheblich wehe tut — ein schönes Beispiel gegenseitig fördernder Symbiose.

B. Systematische Behandlung der einzelnen Pflanzenarten.

1. *Cynanchum Vincetoxicum.*

Da *Cynanchum Vincetoxicum* die einzige Asclepiadaceae ist, bei der meines Wissens von Gallaud eine Mykorhiza beobachtet und näher behandelt wurde, erwähne ich sie an erster Stelle.

Ich fand in den meisten im Frühjahr blühenden Exemplaren von *Cynanchum Vincetoxicum* trotz peinlichster Untersuchung kein Myzel. Es wurden Exemplare untersucht, die mir von der Gärtnerfirma Haage und Schmidt aus Erfurt zugeschickt wurden, ferner solche aus dem Wiener botanischen Garten, aus Greifenstein und aus Barcola bei Triest und bei keinem konnte ich eine Spur von Mykorhizen entdecken, obwohl sowohl Wurzeln mit Periderm als auch ganz unverkorkte untersucht wurden. Die Untersuchung eines Exemplares aus der Umgebung von Mödling ergab endlich eine spärliche, aber doch sichere Pilzbesiedelung. Die ganze mit ca. 20 Wurzeln ausgestattete Pflanze zeigte nur in drei Wurzeln eine Infektion, und zwar waren diese noch unverkorkt und nicht der ganzen Länge nach infiziert.

Im allgemeinen stimmen meine Befunde an der Pflanze aus Mödling mit den Angaben Gallauds überein.

Zu erwähnen wäre wohl, daß die Endodermis insoferne interessant ist, als immer eine Durchlaßzelle mit einer gewöhnlichen Korkzelle abwechselt,

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

wobei letztere gewöhnlich 10—15mal so lang als die Durchlaßzelle ist. Die Infektionsstellen sind nicht selten, zeigen aber die Eigentümlichkeit, daß die Hyphen nur in der Durchlaßzelle und in der unmittelbar darunter liegenden Rindenzelle intrazellulär bleiben, gleich darauf den nächsten Interzellulargang befallen, um von da an interzellulär zu werden. Wenn auch deutliche Haustorien nicht zu sehen waren, sind Übergänge zu den Sporangiolen und von diesen zu den Körnchenmassen keine Seltenheit.

Die infizierte Wurzel besitzt zahlreiche Wurzelhaare, die niemals von Hyphen durchsetzt sind, ferner ganz besondere Zellen, die starke Raphidenbündel enthalten und trotz nächster Nähe des Pilzes nicht infiziert sind. Die Raphidenzellen, die sehr charakteristisch sind, sind oft in zwei Reihen neben dem Zentralzylinder angeordnet.

Cynanchum Vincetoxicum, eine krautige Pflanze, besitzt unter allen Umständen eine Mykorhiza,[1]) wird aber, da sie nur ganz selten vorkommt, zu den fakultativen Mykorhizen zu rechnen sein.[2])

2. *Cynanchum sibiricum.*

Es konnte an keiner Wurzel eine Infektion nachgewiesen werden.

3. *Stapelia atropurpurea.*[3])

Alle Stapelienarten haben einen typisch succulenten Charakter und zeigen wie die Kakteen eine weitgehende Blattreduktion. Eine ganze Reihe von Merkmalen[4]) zeigen, daß nach den Stahlschen Untersuchungen der ganze Habitus dieser Pflanzen eine Infektion durch den Endophyten natürlich erscheinen läßt, so z. B. Wachsausscheidungen, eine reichlich verdickte Cuticula, ferner das Vorhandensein von phosphorsaurem Kalk, der im Alkoholmaterial in Sphaerokristallen ausfällt. Alle diese Merkmale lassen auf eine starke Reduktion der Transpiration schließen.

Die Wurzeln der Stapelien sind einjährig, niemals verkorkt und im Herbste mit ganz geringen Ausnahmen durchwegs verpilzt. Im Frühjahr allerdings waren die meisten mit Stärke vollgepfropft und wiesen noch keine Verpilzung auf, weshalb man auch diese Pflanzen nur als fakultative Mykorhizen bezeichnen kann.

---

[1]) Die Ursache, daß bei dem von mir beobachteten Falle die Mykorhiza so außerordentlich spärlich war, kann wohl darin liegen, daß die Infektion noch nicht weit genug vorgeschritten war. Da aber die Wurzeln schon jetzt eine beträchtliche Peridermbildung aufwiesen, scheint der Pilz eine nicht zu große Rolle im Haushalte dieser Pflanze zu spielen.

[2]) Nach Stahl, l. c., p. 556.

[3]) Karsch, Vademecum botanicum. — Schumann, Engler und Prantls Pflanzenfamilien, IV, p. 189. — Benecke, Botanische Zeitung, 1892, p. 560 sqq.

[4]) Solereder, Anatomie der Dicotyledonen. Asclepiadeae, p. 603. — Euler, Pflanzenchemie, III. Teil: Die chemischen Vorgänge im Pflanzenkörper.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Die Anatomie der Rinde zeigt keine auffallenden Besonderheiten. Sie besteht aus 6—12 Zellreihen, von denen die unter der Endodermis gelegenen lückenlos aneinander schließen, während die anderen ziemlich großen, im Querschnitt dreieckigen Interzellulargängen Platz machen müssen. Die Infektion dieser Wurzeln (Fig. 3) erfolgt durch deutliche Durchlaßzellen, die nicht regelmäßig mit den verkorkten Zellen der Endodermis abwechseln, sondern größere, aus 2—6 Zellen gebildete Zwischenräume zwischen einander lassen. In ihrer Größe und Form weichen die Durchlaßzellen nicht von den anderen Endodermiszellen ab, haben aber natürlich sonst alle Charaktermerkmale solcher Zellen. Intrazellulär bleibt gewöhnlich der Pilz in den zwei nach der Endodermis folgenden Reihen, seltener werden auch die Zellen der dritten Reihe von ihm infiziert.

Vesikeln und Sporangiolen, welche in allen infizierten Wurzeln in großer Menge zu sehen sind, sind nicht, wie Janse z. B. angibt, an bestimmte Zellreihen gebunden, sondern kunterbunt in der ganzen primären Rinde verteilt. Bei *Stapelia atropurpurea* sah ich die bäumchenartigen Verzweigungen, die Sporangiolen und Körnchenmassen. Sporangiolen und Körnchenmassen färben sich mit Anilin tiefblau, was nach Frank[1]) ihren großen Gehalt an Eiweiß angeben soll. Die Vesikeln sind immer interzellulär und haben eine regelmäßig auftretende, länglich-ovale Form und ziemlich die gleiche Größe. Gewöhnlich stehen sie mit den Hyphen in offener Kommunikation, manchmal kann man aber auch deutliche Querwände unterscheiden, welche die Zyste von der Hyphe trennen.

Interessant ist bei Alkoholmaterial von *Stapelia atropurpurea* das Vorkommen von sonderbar gebildeten Kristallen. Es sind runde gelb-dunkelbraune Sphaerite, welche einen Kern und eine Rinde aufweisen. Aller Wahrscheinlichkeit nach handelt es sich nach dem Erfolg der Reaktionen[2]) um Kalziumphosphatsphaerite, wie sie Euler für Stapelien, Leitgeb[3]) für *Stapelia* und Hansen[4]) für Euphorbien angeben. Ich kann übrigens auf Grund von Färbungen mit Anilinblau und Safranin auch Leitgebs Annahme von dem organischen Kern der Sphaerite bestätigen. Auffallend ist auch, daß diese Kristalle sich nur in mykofreien Wurzeln befinden.

4. *Stapelia variegata.*

Stapelia variegata zeigt wie alle kakteenartigen Asclepiadaceen auch in ihrer Mykorhiza große Analogien mit *Stapelia atropurpurea.* Eine ganz

---

[1]) Frank, Über die auf Verdauung von Pilzen abzielende Symbiose der mit endotropher Mykorhiza begabten Pflanzen. Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, Bd. IX.

[2]) Zimmermann, Die botanische Mikrotechnik. Tübingen, 1892.

[3]) Leitgeb, Über Sphaerite. Mitteilungen aus dem bot. Institut in Graz, 1888.

[4]) Hansen, zitiert in Leitgeb, l. c.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

charakteristische Form haben ihre Vesikeln (Fig. 6). Bei *Stapelia variegata* und nur bei ihr habe ich auch die oben erwähnten, in sphärische Vesikeln ausgehenden Verzweigungen des außerhalb der Wurzel lebenden Pilzes beobachtet, die große Ähnlichkeit mit den intrazellulären, sphärischen Vesikeln zeigen. Hier wurde auch im Innern des Stammes, und zwar in der primären Rinde, ein von einer schleimigen Hülle [1]) umgebener Pilz beobachtet, der immer interzellulär ist und keine Organe aufweist, die für den Endophyten charakteristisch sind.

5. *Stapelia verrucosa*

war ausnahmslos infiziert.

6. *Stapelia normalis.*

Charakteristisch für diese Pflanze sind die intrazellulären Hyphen und Vesikeln. Daß gerade hier der intrazelluläre Wuchs bevorzugt wird, mag in den wenigen Interzellularen seine Erklärung finden. Aus vielen Beobachtungen kann man ersehen, daß eine schon infizierte Wurzel, die allerdings noch Spuren des Pilzes zeigt, wieder einer neuen Infektion unterzogen werden kann.

7. *Stapelia atrata* und 8. *Stapelia zebrina*

erwiesen sich im Frühjahr auch infiziert, ergaben aber keine neuen Bilder.

9. *Baucerasia Burmannii.*

Diese Pflanze schließt sich vollkommen an die Stapelien an, unterscheidet sich nur von ihnen durch die dünneren Stämme. Sie ist durchwegs infiziert und ihre Mykorhiza fällt nur durch die große Menge von Vesikeln auf, die, von gleicher Gestalt und Größe, die primäre Rinde förmlich übersäen. An einem vielleicht 2 mm langen Schnitt zählte ich über 100 Vesikeln, was gar nicht mit den Angaben Janses übereinstimmt, der nur für saprophytische Pflanzen eine große Anzahl von Vesikeln gelten lassen will.

10. *Huernia Penzigii*

zeigt ebenfalls Blattreduktion und kakteenartige Stammbildung. Sie erwies sich durchwegs als infiziert.

11. *Hoja carnosa.*

Nach Benecke [2]) bilden die Hojen einen Übergang vom succulenten zum lederigen Typus und zeigen ebenfalls die mannigfachsten Einrichtungen, um die Wasserabgabe möglichst einzuschränken.

---

[1]) Zellulosescheiden wurden für die Klumpen der Orchideen von Mollberg beobachtet. Mollberg, Untersuchungen über die Pilze in den Wurzeln der Orchideen. Jenaer Zeitschrift, XVIII, 1884; zitiert in Wahrlich, Beitrag zur Kenntnis der Orchideenwurzelpilze. Bot. Ztg., 1886, p. 481.

[2]) Benecke, l. c., p. 560.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Hoja hat im Bau der Wurzel beträchtliche Abweichungen von dem oben beschriebenen Stapelientypus. Die Durchlaßzellen sind schon in Form und Größe von den übrigen Endodermiszellen verschieden. Sie haben die Form eines Kegelstumpfes, der oben mit einer Kalotte bedeckt ist und nach unten eine schmälere Basis hat.

Das Myzelium ist hier viel zarter und feiner als bei den Stapelien. Nach Infizierung der Durchlaßzellen bleiben die Hyphen 3—4 Zellreihen intrazellulär, erst dann befallen sie die Interzellulargänge. In dem ersten infizierten Interzellulargang bilden die Hyphen manchmal Verzweigungen eigener Art. Es sind kurze, schlauchförmige Ausstülpungen, die sich nicht weiter verbreiten, wodurch ein Gewirr von kurzen Fäden entsteht, deren Funktion schwer zu erkennen ist. Intrazelluläre Hyphenstränge oder Knäuel sind keine Seltenheit. Die in Gruppen von 2—5 vorkommenden Vesikeln sind bei *Hoja*-Arten nicht häufig und können leicht übersehen werden.

Von anatomischen Merkmalen der Wurzeln sind noch Idioblasten zu erwähnen, welche mit einer körnigen Masse völlig erfüllt sind und alle Farbstoffe gierig aufnehmen.

Sie kommen auch in nichtinfizierten Wurzeln vor und werden bei der Infektion von den Pilzhyphen umgangen. Vielleicht sind sie mit den von Janse[1]) und Gallaud[2]) angegebenen Tannin- und Sekretzellen zu vergleichen, welche auch niemals infiziert werden. Sehr verbreitet sind Zellen, die in der Einzahl oder zu zweien, als Zwillingskristalle, Kalkoxalatkristalle enthalten, welche scheinbar von einer stark lichtbrechenden, schleimigen Masse erfüllt sind, die alle Farbstoffe speichert. In Zellen mit zwei Kristallen scheint jeder der beiden von seiner eigenen Schleimmasse umgeben zu sein.[3]) Diese Kalkoxalatzellen werden oft vom Pilze infiziert und manchmal ist der Kristall teilweise von den Hyphen umwachsen, ein Umstand, der bekanntlich den Befunden aller Forscher widerspricht und nur in einem einzigen Falle von Gallaud[4]) beobachtet wurde. Es kann also die Kristallzelle keinerlei abstoßende Wirkung auf die Pilzhyphen ausüben. Stecklinge, welche im Wasser gezogen wurden, zeigten niemals Infektion, ein Beweis dafür, daß der Endophyt nur dem Boden entstammen könne.

12. *Hoja clandestina.*

Die untersuchten Mykorhizen waren scheinbar schon sehr alt und zeigten deutliche Körnchenmassen, seltener Sporangiolen. Vesikeln konnte ich niemals beobachten.

---

[1]) Janse, l. c., p. 37, 153.

[2]) Gallaud, l. c., p. 317.

[3]) Treiber, Über den anatomischen Bau des Stammes der Asclepiadaceen. Botanisches Zentralblatt, IV, p. 209, 241, Taf. I—II, 1891.

[4]) Gallaud, l. c., p. 71, Fig. 6, p. 317.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

13. *Stephanotis floribunda.*

Stephanotis zeigt in den meisten Wurzeln eine deutliche Peridermbildung. Während die jungen Wurzeln ohne Periderm noch deutliche Verpilzung zeigen, sind die Wurzeln, welche eben darangehen, ihre Peridermbildung zu beginnen, zwar noch infiziert, sie scheinen aber nur noch die Reste des Endophyten zu enthalten. Es finden sich noch Überbleibsel von Vesikeln und Sporangiolen vor, in einigen Durchlaßzellen sind auch Infektionshyphen zu sehen, die meisten Zellen sind aber von Körnchenmassen erfüllt. Mit der Peridermbildung geht also ein Zurücktreten des Pilzes Hand in Hand, das die Erscheinung verständlich macht, warum Wurzeln mit wohl ausgebildeten Periderm selten oder gar nicht den Endophyten beherbergen. Ob nun die Peridermbildung insoferne schädigend auf den Pilz wirkt, daß sie ihn von der Außenwelt abschließt, oder ob sie, wenn die Wurzel den Pilz ganz verdaut hat, nur die Propagation des Pilzes zurückhält, indem sie keine Infektion zuläßt, muß dahin gestellt bleiben. Die letztere Hypothese hat weniger Wahrscheinlichkeit für sich, da in diesem Falle Reste von Vesikeln zurückbleiben müßten, ein Schluß, der allerdings nicht zwingend ist. Die Hypothese aber, daß der Endophyt in einer Wurzel, die ihn vollkommen von der Außenwelt, somit von dem extraradikalen Myzel abschließt, nicht weiter existieren kann, hat viel Verlockendes für sich.[1])

14. *Schubertia grandiflora.*

Es wurden zwei Exemplare untersucht. Das eine, im Herbst untersuchte Exemplar zeigte nicht die geringsten Anzeichen einer Infektion. Der ganze Habitus der Pflanze spricht dafür, daß sie reichlich mit Wasser versorgt wird. Die breiten, ganz dünnen Blätter sind mit langen Haaren versehen, die am Morgen Guttationstropfen tragen. Eine im Frühjahr untersuchte Pflanze ergab dagegen gewisse positive Resultate. Von 30 untersuchten Wurzeln zeigten allerdings nur 2 eine Infektion.

Die mit einer 5—6 Zellreihen starken Korkschichte versehenen Wurzeln besitzen zahlreiche Kalkoxalatkristalle und lange, oft verzweigte Milchsaftgefäße. Die Endodermis scheint zum Aufbau des Periderms gedient zu haben, da keine Durchlaßzellen mehr zu sehen sind.[2]) Ein Eindringen des Pilzes in

---

[1]) Die *Stephanotis*-Wurzeln zeigten außerdem schon makroskopisch starke, knollenartige Anschwellungen. Bei näherer mikroskopischer Untersuchung ergab es sich, daß diese Knöllchen durch ein Wurzelälchen *(Heterodera radicicola?)* hervorgerufen wurde, das von Sorauer (Pflanzenkrankheiten, 1. Bd., 1886) und Frank (Über das Wurzelälchen. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft, Heft 3, 1884) unter anderen auch für *Asclepias* entdeckt wurde.

[2]) Vesque, Mémoires sur l'anatomie comparée de l'ecorce. Annales des Sciences naturelles, VI[e] Série, Botanique, II, p. 82, zitiert in Treiber, l. c.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

die Wurzel konnte ich niemals sehen, wahrscheinlich ist es vor der Peridermbildung erfolgt.

Die infizierten Zellen oder die sie umgebenden Gewebe weisen krankhaft verdickte Membranen auf, die lichtgelb bis dunkelbraun sind und den abnormalen Zustand der Wurzel kund tun. Die Infektion beschränkt sich auf 2—3 Zellreihen unterhalb des Periderms. Die Hyphen sind so zart und fein, daß man sie kaum bemerken kann und entsenden nach rechts und links Sporangiolen, kleine, knöllchenartige Massen, die mit feinen Hyphen mit der Haupthyphe in Verbindung zu stehen scheinen. Andere Organe konnte ich niemals beobachten. Daß dieser Pilz mit dem bis jetzt besprochenen Endophyten verwandt sein mag, beweisen die Sporangiolen. Es macht mir aber nicht den Eindruck, als wäre er ein ständiger und gern gesehener Gast der Wurzel. Hier wurden auch die öfters genannten Sphaerite beobachtet.

15. *Periploca graeca.*

Fast alle Wurzeln haben Periderm. Von zwei untersuchten Exemplaren war nur das eine infiziert. Es kommen hier auch die von Treiber verzeichneten komplizierten Kristallformen vor, die oft in langen Zellreihen aufeinander folgen. Die Endodermis hat breite Durchlaßzellen, die Rinde der Wurzel war ganz vom Endophyten erfüllt. Der Pilz schien vollkommen intrazellulär zu sein, und zwar sind Sporangiolen und Körnchenmassen von großen, starken Hyphen umschlungen. Eine Infektionsstelle, bei der die Hyphen nicht die Durchlaßzelle, sondern eine beliebige Endodermiszelle befielen, ließ den Verdacht aufsteigen, daß ein zweiter, fremder Pilz den Weg in die Wurzel gefunden hat, um die von Sporangiolen und Körnchen strotzende Mykorhiza zu seinem eigenen Fortkommen zu verwerten. Sporangiolen und Körnchenmassen zeigen jedoch an, daß die Wurzel früher durch den normalen Endophyten infiziert gewesen sein mußte. Wäre diese Annahme nicht richtig, so würde die Mykorhiza der *Periploca* einen Typus für sich bilden, den ich sonst bei den Asclepiadaceen niemals beobachtet habe.

16. *Ceropegia Woodii.*[1])

Ceropegia hat mit ihren kleinen, runden, dickhäutigen Blättern einen vollkommen succulenten Charakter. Trotzdem zeigten die Wurzeln zweier untersuchten Exemplare niemals eine Infektion. Dasselbe gilt von

17. *Ceropegia elegans.*

Diese zeigt keine Spur von Succulenz, sondern besitzt höchstens steife, lederige Blätter. Sie war auch in den ganz von Periderm freien Wurzeln nicht infiziert.

---

[1]) Glabisz J., Morphologische und physiologische Untersuchungen an der *Ceropegia Woodii*. Beihefte zum Bot. Zentralblatt, XXIII, p. 65, 1908.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

18. *Asclepias syriaca.*

Diese krautige Pflanze hat trotz mannigfacher Untersuchung keine Infektion gezeigt.

C. Bedeutung der Mykorhizen für die Asclepiadaceae.[1])

Um dieser so schwer zu beantwortenden Frage etwas näher zu treten, sei hier eine Tabelle zusammengestellt, die im Sinne Stahls die Verhältnisse mykotropher und nichtinfizierter Pflanzen näher beleuchten soll:

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß ganz allgemeine Regeln hier nicht aufgestellt werden können, daß aber im allgemeinen die succulenten Asclepiadaceen sich dem Stahlschen Typus der mykotrophen Pflanze ziemlich nähern.[2])

Vor allem sei die aus der Tabelle hervorgehende Tatsache erwähnt, daß infizierte Wurzeln niemals, nichtinfizierte gewöhnlich eine sehr starke Reaktion auf Salpetersäure zeigen. Eine Tatsache, die Frank[3]) und besonders Stahl[4]) hervorgehoben haben; allerdings behandeln diese typische Mykorhizenpflanzen, während die Mykorhizen der Asclepiadaceen doch nur als mehr oder minder fakultative bezeichnet werden müssen und daher nur annähernd die Verhältnisse typischer Mykorhizen besitzen können.

So zeigt sich z. B., daß die succulenten, mykorhizenführenden Asclepiadaceen außer den bei den einzelnen Pflanzen selbst angegebenen Merkmalen, die für eine Herabsetzung der Transpiration sprechen, gewöhnlich auch „Saccharophyllie" aufweisen. Unter

---

[1]) Einige nach den Methoden Peklos (J. Peklo, Beiträge zur Lösung des Mykorhizaproblems, und Burgeffs angestellte und noch nicht abgeschlossene Kulturversuche des Endophyten ergaben insoferne positive Resultate, als die ziemlich rein kultivierten Pilze mit den Orcheomyceten Burgeffs große Analogien zeigten, ferner schöne Vesikelbildungen aufwiesen. Einen wirklichen Beweis dafür, daß der Endophyt isoliert wurde, kann natürlich nur eine künstliche Infektion erbringen.

[2]) Burgeff, l. c., p. 187.

[3]) Frank, Botanische Gesellschaft, p. 264, 1888.

[4]) Stahl, l. c., p. 629.

	Succulenz	Infektion durch den Pilz bei Wurzeln		HNO_3-Reaktion nichtinfizierter Wurzeln	HNO_3-Reaktion in den Blättern	Sachsche Jodprobe	HNO_3-R. in infizierten Wurzeln
		mit Periderm	ohne Periderm				
1. *Hoja carnosa*	ja	—	ja	nein	stark im Blattstiel und im Nerv der Lamina	violett	durchwegs negatives Resultat
2. *Hoja clandestina* . . .	ja	—	ja	Durchlaßzellen blau	nein	violett	
3. *Stephanotis floribunda* .	ja	—	ja	sehr starke Reaktion	nein	violett	
4. Stapelienarten	ja	—	ja	Durchlaßzellen besonders starke Reaktion	nein	noch nicht infiziert, blau	
5. *Periploca graeca* . . .	nein	nein	selten	nein	stark im Blattstiel und im Nerv der Lamina	blau	
6. *Schubertia grandiflora* .	nein	selten	—	nein	—	—	
7. *Ceropegia elegans* . . .	nein	nein	nein	besonders stark in den Durchlaßzellen	ja	blau	
8. *Ceropegia Woodii* . . .	ja	nein	nein	starke Blaufärbung	stark im ganzen Blatte	violett	
9. *Cynanchum Vincetoxicum*	nein	nein	ja	„ „	Spuren	blau	
10. *Cynanchum sibiricum* .	nein	nein	nein	„ „	schwach	schwarzbraun	
11. *Asclepias syriaca* . . .	nein	nein	nein	„ „	nein	braun	

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Saccharophyllie, die Stahl[1]) als vorzügliches Merkmal für mykotrophe Pflanzen angibt, ist nicht ein vollkommenes Fehlen von Stärke zu verstehen, sondern der Umstand, daß neben der Stärke auch verschiedene Zucker in kleineren oder größeren Mengen vorhanden sind und daß deren Menge umgekehrt proportional derjenigen der Stärke ist; Stahl[2]) behauptet, daß in der Gegenwart oder in dem Fehlen von Stärke in den Zellen des Assimilationsparenchyms ein Anhaltspunkt für die Beurteilung der mehr oder minder lebhaften Transpirationsgröße dieser Pflanzen gegeben ist.

Die violette Färbung der Blätter bei der Sachsschen Jodprobe besage also, daß diese Pflanzen größere Mengen Zucker als Stärke enthalten und deute schon dadurch auf eine auch durch andere Merkmale ausgesprochene Herabsetzung der Transpiration. Burgeff[3]) gibt auch die Bezeichnung „violett" dort an, wo Stärke teilweise in Zucker übergegangen ist. Weitere Merkmale, die er[4]) als Vorrichtungen gegen eine zu starke Wasserabgabe angibt, sind der ausgeprägte Blattglanz, der einer zu starken Erwärmung der Blätter und dadurch einer stärkeren Transpiration vorbeugt, andererseits das Fehlen des bei Autotrophen mit ausgiebiger Wasserdurchströmung vorhandenen Kalkoxalats in Kristallform. Blattglanz ist nun tatsächlich bei den succulenten Asclepiadaceen weitgehend verbreitet, während das Fehlen der Kalkoxalatkristalle ein typisches Merkmal für alle kakteenartigen Asclepiadaceen darstellt.

Aus diesen Ausführungen geht hervor, daß anscheinend auch bei den Asclepiadaceen eine herabgesetzte Wasserbewegung und als Folge davon eine geringere Aufnahme von Nährsalzen mit dem Vorhandensein der Mykorhiza zusammenhängt, andererseits aber, daß die krautigen, reichlich mit Wasser versorgten Pflanzen den Pilz gar nicht oder fast gar nicht aufweisen.

Wenn man nun überlegt, daß das Vorkommen der Mykorhizen in dieser Familie nicht unbedingt notwendig ist, daß vielmehr die gewöhnlich infizierten, succulenten Arten auch ohne Pilz gedeihen können, während die krautigen, in der Regel nichtinfizierten Pflanzen zum Teil sporadisch auftretende Mykorhizen besitzen, so wird man

---

[1]) Stahl, l. c., p. 557. [2]) Stahl, l. c., p. 556.
[3]) Burgeff, l. c., p. 40. [4]) Burgeff, l. c., p. 187.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

die Mykorhizenbildung in dieser Familie als eine der vielen ökologischen Anpassungen an bestimmte Lebensverhältnisse ansehen können. Die Möglichkeit einer solchen Anpassung ist ja durch das regelmäßige Vorhandensein der Durchlaßzellen von vornhinein gegeben und hiemit scheinen diese ein vererbtes Anpassungsmerkmal der Familie zu sein.

Da also auch in vielen anderen Beziehungen, was Blüte, Stamm und Blätter anbelangt, die Asclepiadaceen ganz besondere Anpassungserscheinungen zeigen, darf es uns nicht wundern, daß auch die Wurzeln sich eines so nützlichen Kommensalen bedienen, wie es der Wurzelpilz ist, um Zeiten ungünstiger Lebensbedingungen und den „Kampf ums Dasein" besser zu bestehen.

Zusammenfassung.

1. Das Auftreten einer Mykorhiza in der Familie der Asclepiadaceen ist eine häufige Erscheinung. Von 18 untersuchten Arten, die 10 Gattungen angehören, hatten 11 regelmäßig eine endotrophe Mykorhiza, 4 nicht. Die 3 übrigen nehmen eine Ausnahmestellung ein, indem sie nur ausnahmsweise infiziert erscheinen.

Die succulenten Vertreter dieser Familie zeigen die Mykorhiza in typischer Weise, die nicht succulenten zeigen ihre Wurzeln selten und dann nur unvollkommen infiziert.

2. Die Mykorhizen der Asclepiadaceen bilden alle für die endotrophen Pilze charakteristischen Organe aus (Hyphen, Vesikeln, bäumchenartige Verzweigungen, Sporangiolen, Körnchenmassen).

3. Manchmal wurde eine besondere Art von Vesikeln: die Knäuelvesikeln beobachtet. Auch das Myzelium außerhalb der Wurzel ist imstande, Organe auszubilden, die als Vesikeln angesehen werden müssen. Vesikeln sind also Organe, die nicht an das Leben des Pilzes in der Wurzel gebunden sind. Außerdem sind freie, außerhalb der Wurzel liegende Vesikeln beobachtet worden, die Hyphen in das Epiblem entsandten, die ihrerseits imstande waren, die Wurzel zu infizieren. Dadurch ist der Beweis erbracht worden, daß Vesikeln wirkliche Dauerzustände sind.

4. Zellen, welche Kristalle von Kalkoxalat enthalten, stoßen im Gegensatz zu den bisherigen Angaben den Pilz nicht nur nicht ab, sondern werden oft von ihm befallen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

5. Frank und Stahl haben gezeigt, daß die mykotrophen Pflanzen keine Nitratreaktion zeigen, im Gegensatz zu den nicht-infizierten.

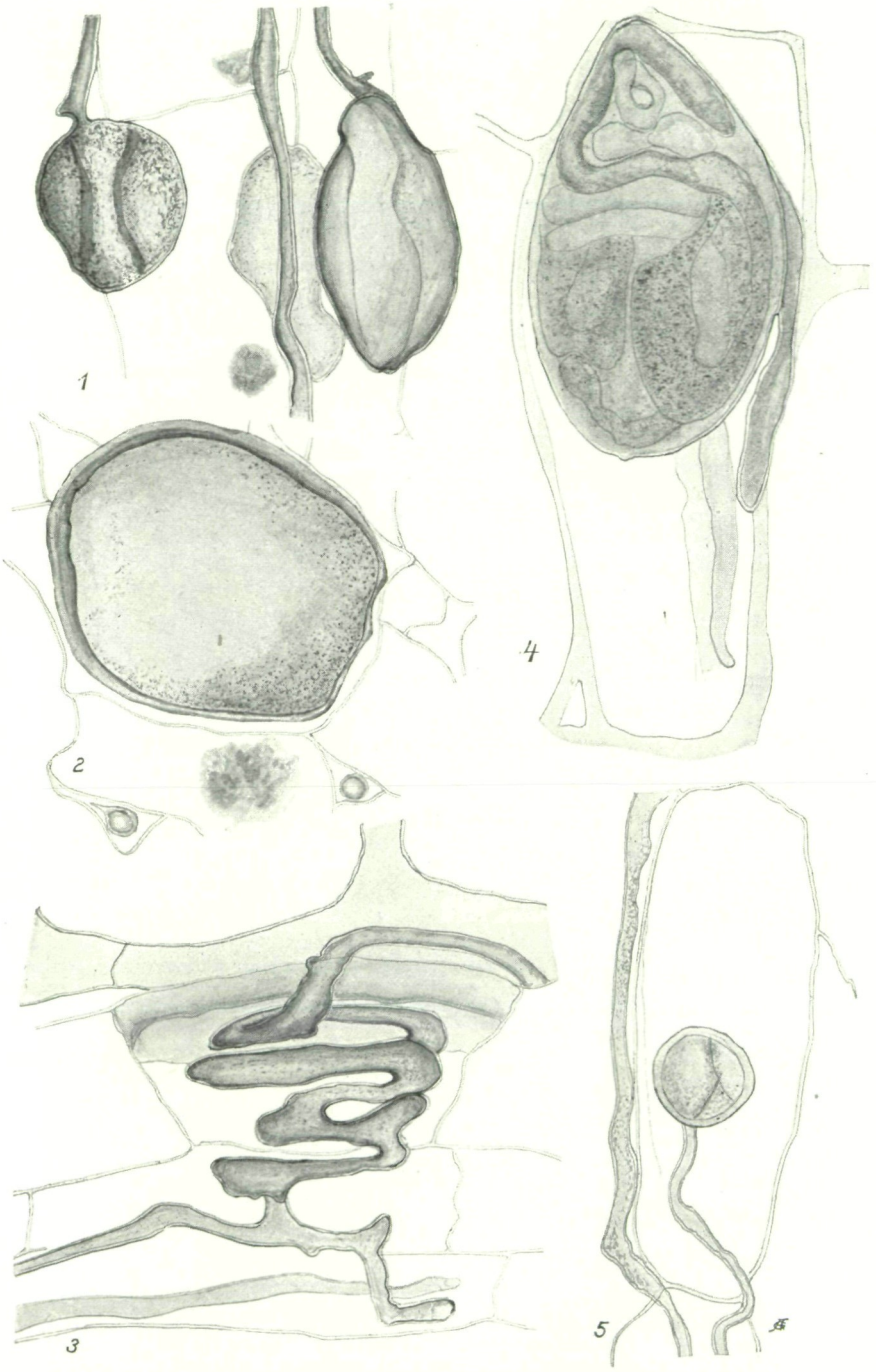
Dieselbe Erscheinung konnte auch für die Asclepiadaceen dargetan werden, und zwar waren es namentlich die Durchlaßzellen, die die Reaktion ganz besonders schön zeigten.

6. Die Beobachtungen über die Mykorhiza der Asclepiadaceen sprechen im großen und ganzen für die Richtigkeit der Auffassung von Stahl, der zufolge hauptsächlich jene Pflanzen eine Mykorhiza aufweisen, die eine herabgesetzte Wasserdurchströmung zeigen.

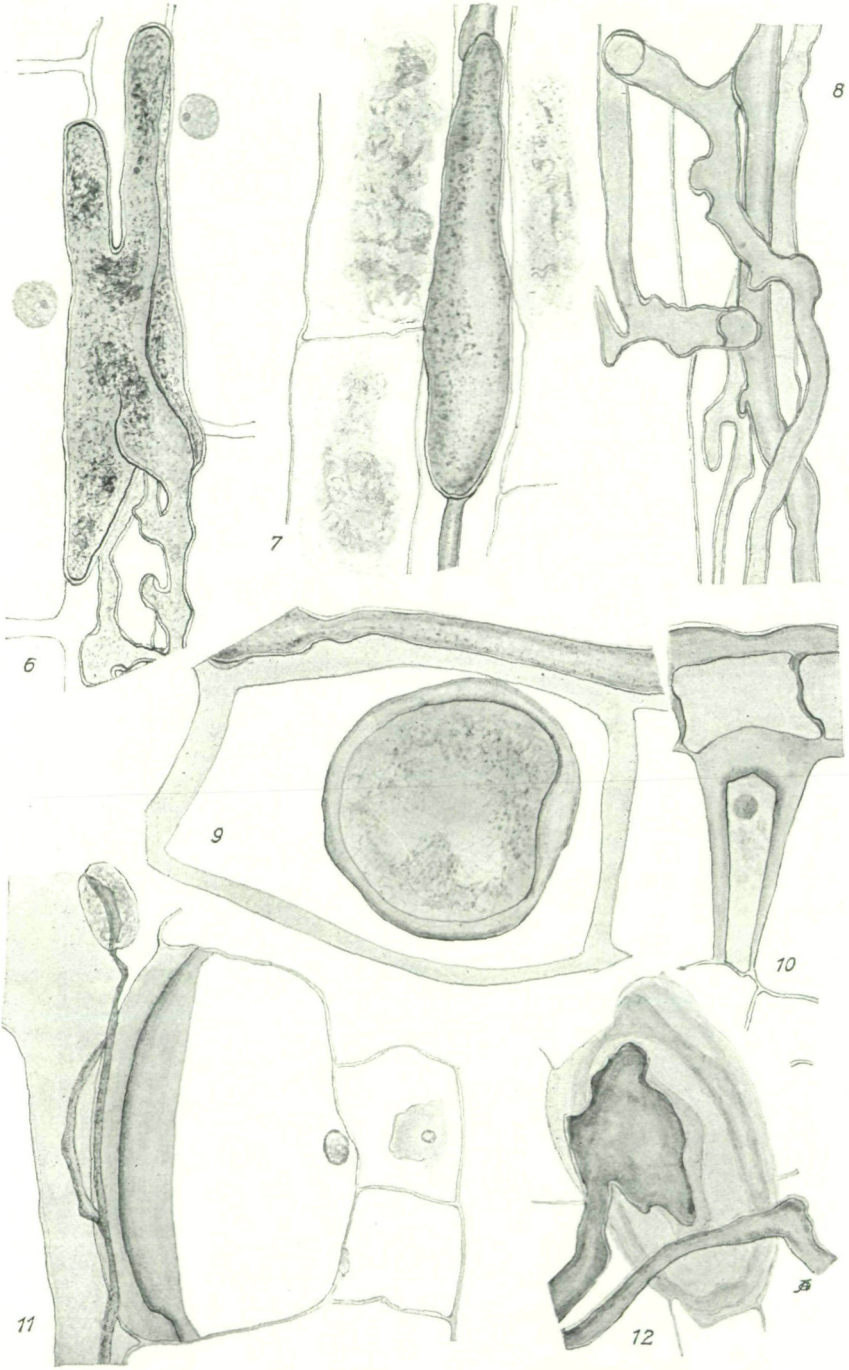
Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1. *Stapelia atropurpurea.* Vesikeln. Längsschnitt. Vergr. 335.
„ 2. *Stapelia atropurpurea.* Vesikeln, Hyphen und Sporangiolen. Querschnitt. Vergr. 540.
„ 3. *Stapelia atropurpurea.* Eintrittsstelle des Pilzes. Längsschnitt. Vergr. 540.
„ 4. *Stapelia normalis.* Knäuelvesikel. Längsschnitt. Vergr. 540.
„ 5. *Stapelia normalis.* Kleine intrazelluläre Vesikel. Längsschnitt. Vergr. 335.
„ 6. *Stapelia variegata.* Vesikeln. Längsschnitt. Vergr. 335.
„ 7. *Stapelia verrucosa.* Interkalare Vesikel mit Querwänden. Längsschnitt. Vergr. 335.
„ 8. *Stapelia variegata.* Hyphenverzweigung. Längsschnitt. Vergr. 540.
„ 9. *Stapelia normalis.* Intrazelluläre Vesikel. Längsschnitt. Vergr. 540.
„ 10. *Hoja carnosa.* Durchlaßzelle. Längsschnitt. Vergr. 540.
„ 11. *Stapelia variegata.* Durchlaßzelle mit keimender Vesikel. Längsschnitt. Vergr. 335.
„ 12. *Stapelia atropurpurea.* Eintrittsstelle des Pilzes. Flächenschnitt. Vergr. 540.
„ 13. *Hoja carnosa.* Sporangiolen. Längsschnitt. Vergr. 335.
„ 14. *Stapelia variegata.* Haustorien. Längsschnitt. Vergr. 335.
„ 15. *Hoja carnosa.* Vesikel mit Hyphen. Längsschnitt. Vergr. 540.
„ 16. *Stapelia atropurpurea.* Sporangiolen und Körnchenmassen. Längsschnitt. Vergr. 540.
„ 17. *Stapelia atropurpurea.* Sporangiolen. Längsschnitt. Vergr. 714.
„ 18. *Stapelia variegata.* Endodermis mit Durchlaßzelle, extraradikales Myzel mit sphärischer Vesikel. Flächenschnitt. Vergr. 335.
„ 19. *Hoja carnosa.* Hyphenende. Längsschnitt. Vergr. 540.
„ 20. *Hoja carnosa.* Hyphenknäuel. Längsschnitt. Vergr. 540.
„ 21. *Hoja clandestina.* Hyphen und Sporangiolen. Längsschnitt. Vergr. 540.

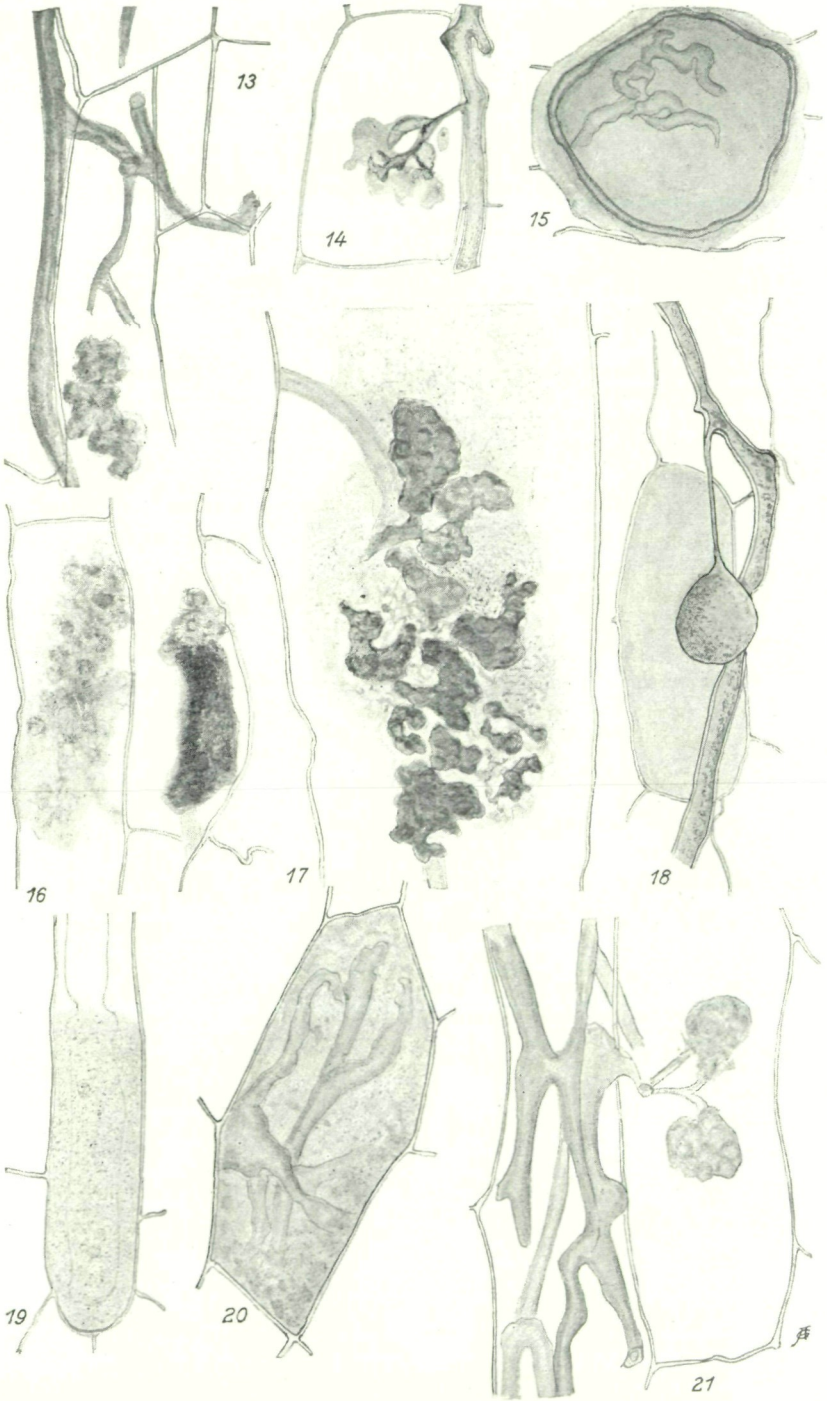
© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at



© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at



©Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 63

Autor(en)/Author(s): Busich Elsa

Artikel/Article: Die endotrophe Mykorhiza der Asclepiadaceae. (Tafel 3-5) 240-264