

Zeitschrift: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse
Herausgeber: Schweizerischer Forstverein
Band: 76 (1925)
Heft: 7-8

Artikel: Die neueren Untersuchungen über die Beziehungen zwischen höheren Pilzen und Waldbäumen
Autor: Fischer, E.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-767856>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 04.05.2025

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

Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen

Organ des Schweizerischen Forstvereins

76. Jahrgang

Juli/August 1925

Nummer 7/8

Die neueren Untersuchungen über die Beziehungen zwischen höheren Pilzen und Waldbäumen.

Von Professor E. d. Fischer, Bern.

Es ist eine seit ältester Zeit bekannte Tatsache, daß viele höhere Pilze in ihrem Vorkommen an bestimmte Holzgewächse gebunden sind. Schon die Römer benutzten als Führer zum Auffinden der von ihnen geschätzten Trüffeln aus der mediterranen Gattung *Terfezia* einen Strauch, *Cistus tuberaria*. Und auch für unsere Trüffeln weiß man, daß sie vorzugsweise unter bestimmten Bäumen, besonders Eichen, Hainbuchen und Buchen vorkommen. Ähnliches gilt für manche Hutpilze aus der Gruppe der Hymenomyceten, unter denen es neben Ubiquisten und solchen, die gewisse Waldarten vorziehen, auch andere gibt, die ganz streng an einzelne Baumarten gebunden sind. Dahin gehört *Boletus elegans*, der nur in Gesellschaft von Lärchen vorkommt, was besonders durch die Tatsache illustriert wird, daß dieser Pilz in Schweden vor der Einführung der Lärche nicht bekannt war. — Solche Beobachtungen ließen darauf schließen, daß zwischen den betreffenden Pilzen und Bäumen eine vielleicht parasitäre Beziehung bestehe. Eine präzisere Fassung erhielt diese Vermutung durch Boudier, der 1876 die Beobachtung machte, daß die in unmittelbarer Nähe von Hirschtrüffeln (*Elaphomyces*) befindlichen Baumwurzeln zum Teil entartet, aufgedunsen und von einem dünnfädigen Pilzmycel überzogen sind, und Rees konnte die Verbindung zwischen diesem Pilz und den Wurzeln nachweisen. Aber der erste Forscher, der eine genauere und umfassende Untersuchung dieser Erscheinung durchführte, war Frank. Im Jahre 1885 zeigte derselbe, daß gewisse Baumarten, besonders die Rupuliferen, in den letzten Verzweigungen ihres Wurzelsystems von einem Pilzmantel umkleidet sind, und gelangte dabei zur Auffassung, daß diese Bäume sich nicht selbständig ernähren, sondern

daß hier eine Symbiose vorliegt, bei welcher das Pilzmycelium dem Wurzelsystem Ammendienste leistet und die ganze Ernährung des Baumes aus dem Boden übernimmt. Das ganze Gebilde, welches aus der Vereinigung von Pilz und Wurzel besteht, bezeichnet er als Pilzwurzel, Mykorrhiza.

Allein die Waldbäume sind nicht die einzigen Pflanzen, deren Wurzeln von Pilzen besiedelt sind: Schon Schleiden hatte ähnliches bei der Orchidee *Neottia* beobachtet und Kamienski beim Fichtenspargel *Monotropa Hypopitys*. Weitere Untersuchungen ergaben immer zahlreichere derartige Beispiele, und zwar bei allen möglichen Pflanzenfamilien. Dabei stellte sich ferner heraus, daß auch die Art der Besiedelung nicht überall die gleiche ist: In den einen Fällen fiel vor allem eine dichte Verflechtung von Pilzfäden auf, welche die Wurzel überziehen und auch zwischen die Rindenzellen dringen, in den andern dagegen fand man die Pilzfäden nur im Innern der Wurzelrindenzellen. Frank unterschied danach eine ekstrophe und eine endotrophe Mykorrhiza. Erstere ist besonders den Waldbäumen eigen, letztere findet man z. B. bei den Orchideen und bei den Vorkeimen der Bärlappgewächse. Doch besteht zwischen beiden Typen keine scharfe Grenze: einen Mittelfall zeigen die Erikraceen, und wir werden unten zeigen, daß bei den Waldbäumen der Pilz doch auch in das Innere der Zellen dringt.

Die wichtigsten Fragen, die sich nun stellen, sind diese:

1. Um was für Pilze handelt es sich?
2. Welches ist die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza?

Bis jetzt waren es vor allem die endotrophen Mykorrhizen der Orchideen, für die man diese Fragen näher untersuchen konnte. Die wichtigsten Aufklärungen darüber verdanken wir Bernard und Burgeff. Es gelang denselben, den Pilz zu isolieren, indem sie ihn unter besondern Kautelen aus abgeschnittenen Wurzelstücken auf geeignete Kulturböden auswachsen ließen. Er brachte es in diesen Reinkulturen auch zur Sporenbildung, aber diese Sporen waren nur sogenannte Konidien, die eine Zuweisung zu einer bestimmten Pilzgruppe nicht gestatten. Das interessanteste Ergebnis dieser Versuche bestand aber darin, daß bei vielen Orchideen die Keimung der Samen einfach unterbleibt, wenn letztere nicht durch den Wurzelpilz infiziert werden. In andern

Fällen trat zwar Keimung ein, aber die Entwicklung des jungen Pflänzchens stand in einem gewissen Stadium still, wenn der Pilz nicht hinzutrat. Daraus und aus analogen Beobachtungen von Bruchmann an Vorkeimen von Bärlappgewächsen ergibt sich, daß für die betreffende Pflanze die Bildung der Mykorrhiza eine Notwendigkeit ist. Es handelt sich also nicht um bloßen Parasitismus von seiten des Pilzes, sondern um ein für beide Teile nützliches Verhältnis, eine Symbiose. Wie hat man sich nun dabei die Rolle des Pilzes zu denken? Es ist darüber sehr viel geschrieben worden. Man hat an eine Mitwirkung bei der Ernährung durch Assimilation des freien Stickstoffs der Luft gedacht. Andere nehmen an, es sei der Pilz befähigt, aus dem Boden solche organische Stoffe (besonders Humusstoffe) aufzunehmen und zu verarbeiten, welche die Pflanze sich nicht direkt aneignen kann. Eine dritte Hypothese denkt an eine Mithilfe des Pilzes bei der Versorgung mit Mineralstoffen. Den Pilz macht sich dabei die Pflanze in der Weise nutzbar, daß sie seine in ihre Zellen eingedrungenen und hier verknäuelten Fäden teilweise verdaut.

Wiel weniger gut als bei den Orchideen war man bis vor kurzem unterrichtet über die Bedeutung der Mykorrhiza der Waldbäume und namentlich auch über die Pilze, die dabei im Spiele sind. Besonders fehlte es bisher an experimentellen Untersuchungen. Und hier setzen nun die wichtigen Arbeiten des schwedischen Forschers Elias Melin ein, die den Hauptgegenstand dieser Zeilen ausmachen sollen.

Melin führte seine Untersuchungen aus an den Mykorrhizen von Kiefer, Fichte, Lärche, sowie denen der Birke und Espe, und zwar beziehen sich seine Resultate auf den Bau der Mykorrhiza dieser Bäume, auf die Frage nach den Pilzen, welche diese Mykorrhizen bilden und auf die Bedeutung, die der Vergesellschaftung von Pilz und Wurzel für beide Teile zukommt.

1. Der Bau der Mykorrhiza der Waldbäume. Wie oben erwähnt wurde, bezeichnete Frank diese Pilzwurzeln als ektotrophe, von der Vorstellung ausgehend, daß der Pilz hier die Wurzel nur äußerlich umhüllt und zwischen ihre Rindenzellen vordringt, aber nicht ins Innere der letzteren gelangt. Nun haben doch seitherige Beobachter auch Pilzfäden im Zellinnern gefunden, während wieder andere

das Gegenteil behaupten. Die Meinungen gehen also sehr auseinander. Melin zeigt nun, daß auch bei dieser Baummikorrhiza das Eindringen in das Zellinnere eine ganz regelmäßige Erscheinung ist. Daß dies bisher übersehen wurde, liegt einerseits an der Schwierigkeit, diese eingedrungenen Pilzschläuche in Präparaten sichtbar zu machen, anderseits an dem Umstande, daß sie oft nur vereinzelt auftreten. Es ersetzt daher Melin den Ausdruck ektotroph durch die Bezeichnung ektendotroph. Im einzelnen läßt die Mykorrhiza auf verschiedenen Baumarten gewisse Verschiedenheiten im Aufbau erkennen. Wir besprechen als Beispiel die Verhältnisse, wie sie uns bei der Birke und Espe entgegentreten: Zu äußerst ist die dichte Pilzhülle zu unterscheiden, welche die Wurzel rings überkleidet. Infolge der engen Verflechtung sind die einzelnen Pilzfäden als solche nicht unterscheidbar, sie bilden vielmehr ein kleinzelliges „pseudoparenchymatisches“ Gewebe. Die Wurzelhaare sind ganz unterdrückt. Unter diesem Pilzmantel findet man dann eine Lage von großen, palissadenförmigen Rindenzellen, zwischen die ebenfalls Pilzfäden eingedrungen sind, welche sie rundum umschließen. Es ist das die Erscheinung, welche man als das Hartigsche Netz bezeichnet hat. Von dem Pilzmantel aus dringen aber auch Pilzfäden ins Innere dieser Zellen, und zwar in zweierlei Form: einerseits als dicke, eiweißführende Schläuche, anderseits als dünnere „Saughyphen“. Unter der Palissadenschicht folgt dann die sogenannte Verdauungsschicht, die aus zwei bis drei Lagen von Rindenzellen besteht. Auch in diese dringen die Eiweißschläuche und Saughyphen ein und verknäueln sich hier. Untersucht man ältere Mykorrhizen, so findet man die Eiweißschläuche degeneriert, noch später sind sie ganz verschwunden, offenbar verdaut. Dagegen die Saughyphen und das Hartigsche Netz sind am Leben geblieben.

Zusammenfassend können wir also sagen, daß auch bei den Waldbäumen eine Verdauung von Pilzschläuchen im Innern der Wurzelzellen stattfindet, analog wie bei der endotrophen Mykorrhiza der Orchideen.

Das bei weitem interessanteste Resultat der Melinschen Untersuchungen besteht aber

2. in der Feststellung der Pilzarten, welche die Mykorrhiza der Waldbäume bilden. Der Weg, welcher hierbei eingeschlagen wurde, war folgender: Zuerst versuchte Melin ebenso zu

verfahren, wie Bernard und Burgeff bei den Orchideen, und es gelang ihm in der Tat, von der Mykorrhiza der Kiefer und Fichte den Pilz zu isolieren und ihn auf künstlichem Nährboden zu züchten. Es entstanden dabei ziemlich große und gut entwickelte Pilzrasen. Sie wuchsen kräftig, wenn auch langsam; und wenn man sie mit pilzfreien Keimlingen von Kiefern oder Fichten zusammenbrachte, so bildeten sie an deren Wurzeln wieder Mykorrhizen. Aber in keinem Falle konnten sie dazu gebracht werden, Fruchtkörper zu entwickeln, so daß nicht festgestellt werden konnte, zu was für Arten sie gehören. Melin mußte sich infolgedessen darauf beschränken, diesen Pilzen provisorische Namen zu geben: Aus der Kiefer hatte er drei verschiedene Formen isoliert, die er *Mycelium Radicis Silvestris* α , β , γ , δ nannte, aus der Fichtenmykorrhiza nur eine, der er den Namen *Mycelium Radicis Abietis* gab. Die Frage nach den Pilzarten, die sich an der Mykorrhizabildung beteiligen, war also auf dem Wege der Isolierung nicht zu lösen. Es mußte daher ein anderer Weg gesucht werden, nämlich die Synthese: Wir haben bereits erwähnt, daß es höhere Pilze gibt, die an ganz bestimmte Baumarten gebunden sind; hierher gehört vor allem *Boletus elegans*. Das Nächstliegende wäre nun gewesen, die Sporen solcher Pilze zu benützen, um Reinkulturen zu machen und diese dann mit den Wurzeln zusammenzubringen. Aber dem stellte sich das Hindernis entgegen, daß die Sporen der meisten waldbewohnenden Hutpilze nicht zum Keimen zu bringen sind. Melin verfuhr daher so: Er nahm sehr junge Hüte von *Boletus elegans*, zerbrach sie vorsichtig und brachte Stückchen davon auf einen geeigneten Nährboden. Es wuchsen nun aus denselben Fäden hervor und diese entwickelten sich zu Pilzrasen, ähnlich denen, wie sie aus den Mykorrhizen erzogen worden waren. Sie zeigten allerdings ein sehr langsames Wachstum: nach vier Monaten hatten die Rasen nur einen Durchmesser von 75 mm erreicht und zur Bildung von Fruchtkörpern kam es auch hier nicht. Solche Pilzkulturen wurden nun mit kleinen, pilzfrei in Glaskolben auf Sand mit Nährlösung erzogenen Lärchenkeimpflanzen zusammengebracht. Nach $2\frac{1}{2}$ Monaten konnte als Resultat festgestellt werden, daß der Pilz in Verbindung mit der Lärche viel kräftiger gewachsen war als für sich allein; das ganze Wurzelsystem war von den Pilzfäden umsponnen und Pilzfäden strahlten von da aus auch auf den Sand, der als Kulturboden diente; vor allem aber

waren Mykorrhizen aufgetreten von genau gleicher Beschaffenheit wie die in der freien Natur an den Lärchenwurzeln vorkommenden. Mit andern Worten: es war gelungen, mit *Boletus elegans* auf der Lärche die Mykorrhiza zu erziehen.

Nachdem dies zustande gebracht war, konnte nun auch eine Anzahl weiterer Fragen untersucht werden, nämlich:

- a) Ob *Boletus elegans* auf die Lärche allein beschränkt ist oder ob er auch auf andern Nadelhölzern Mykorrhizen bildet? Es wurden zu diesem Zwecke Rasen dieses Pilzes mit kleinen, pilzfrei erzogenen Kiefern und Fichten zusammengebracht. Auch hier entwickelten sie sich gut, aber sie brachten es nicht zur Bildung typischer Mykorrhizen. Es entstand kein Pilzmantel um die Wurzeln herum und auch das Hartigsche Netz kam nicht zur Entwicklung. Wohl aber drangen Zweige des Pilzes in die Rindenzellen ein, aber wahrscheinlich wurden sie dort nicht verdaut. Melin ist der Ansicht, daß sich in diesem Falle der *Boletus elegans* als Parasit verhält und bezeichnet diese Art der Pilzentwicklung als Pseudomykorrhiza. *Boletus elegans* scheint es somit nur auf der Lärche zur typischen Mykorrhizabildung zu bringen.
- b) Umgekehrt erhob sich die Frage, ob auch Mykorrhizapilze anderer Bäume auf Lärchen Pilzwurzeln bilden? Melin verwendete zur Beantwortung dieser Frage die Myzelien, die er aus Kiefern- und Fichten-Mykorrhizen erzogen hatte und es ergab sich, daß *Mycelium Radicis silvestris* α und β wirklich auch auf der Lärche Pilzwurzeln bilden, während *Mycelium Radicis silvestris* γ und *Mycelium Radicis Abietis* nur Pseudomykorrhizen produzierte.

In ähnlicher Weise, wie es für *Boletus elegans* geschehen, nahm nun Melin auch andere *Boletus*-Arten in Kultur, so z. B. *Boletus luteus*. Und da die auf Nährsubstraten erzogenen Rasen dieser Art sehr große Ähnlichkeit mit *Mycelium Radicis silvestris* α , also einem der Kiefernmykorrhizenpilze zeigten, so wurden Syntheseversuche mit *Boletus luteus* und Kiefernplänzchen ausgeführt. In der Tat führten diese ebenfalls zu einem positiven Resultat. Auch mit Kulturen von *Boletus granulatus*, *variegatus* und *badius* ließen sich auf Kiefern Mykorrhizen erziehen. Weitere Versuche zeigten sodann, daß die meisten Pilze,

welche auf der gewöhnlichen Kiefer Mykorrhizen bilden, sich auch bei der Pilzwurzel der Bergkiefer beteiligen können.

Neben den Untersuchungen mit Nadelhölzern nahm sodann Melin auch solche mit Laubhölzern vor, und zwar speziell mit Birke und Espe. Zu den in Birken- und Espenbeständen häufigen Stülpilzen gehören *Boletus scaber* und *rufus*. Auch bei diesen wurde von Fruchtkörperstückchen ausgegangen: *Boletus scaber* bildete auf künstlichem Nährsubstrat gutentwickelte Rasen, aber *Boletus rufus* wuchs aus den Fruchtkörperstückchen nur ganz schwach aus und bildete keine Rasen. Doch in beiden Fällen setzte eine reichliche Entwicklung ein, sobald der Pilz mit Birken- oder Espenpflänzchen zusammengebracht wurde, und in beiden Fällen auch entstanden Mykorrhizen. — Allein *Boletus scaber* und *rufus* sind nicht die einzigen Mykorrhizabildner auf der Birke; vielmehr wurden erfolgreiche Synthesen ebenfalls erreicht mit *Tricholoma brunnea* und mit dem Fliegenstamm *Amanita muscaria*, also mit Agaricaceen. Ebenso dürfte der Steinpilz, *Boletus edulis*, hierher gehören. Das auffälligste ist aber der weitere Befund Melins, daß auch das Mycelium *Radicis silvestris* γ der Kiefer auf der Birke Pilzwurzeln entwickeln kann.

Das Bild, welches sich aus diesen Versuchen ergibt, ist also ein recht buntes: Es gibt Pilze, die streng spezialisiert zu sein scheinen, so *Boletus elegans* auf der Lärche, andere können im Gegensatz dazu nicht nur auf verschiedenen Nadelhölzern, sondern auch auf Laubhölzern Mykorrhizen bilden, und umgekehrt können auf demselben Baum verschiedene Pilze auftreten. Weitere Ausdehnung dieser Untersuchungen wird jedenfalls die Mannigfaltigkeit der möglichen Kombinationen noch vermehren. Und was hier für die Hymenomyceten nachgewiesen wurde, das dürfte auch für manche Gastromyceten und für die Tuberaceen gelten.

3. Zum Schlusse müssen wir noch auf die Frage eintreten, wie das Verhältnis zwischen Pilz und Wurzel aufzufassen sei. Frank hatte, wie wir bereits sahen, die Mykorrhiza der Waldbäume als Symbiose aufgefaßt und bei der endotrophen Orchideen-Mykorrhiza ist durch Bernard und Burgeff der Nachweis für diese Anschauung geleistet. Zu was für Schlüssen führen nun Melins Versuche? Ganz klar ergibt sich aus denselben zunächst, daß jedenfalls

der Pilz von der Wurzel einen Vorteil zieht, denn in allen Kulturen erfuhr seine Entwicklung eine Förderung, sobald er mit der Wurzel in Beziehung trat. Ferner scheint die Fruchtkörperbildung nur im Zusammenhang mit der Mykorrhiza zu Stande zu kommen. Wie verhält es sich aber mit der Abhängigkeit des Baumes vom Pilz? Die Versuche zeigen, daß hier im Gegensatz zu den Orchideen seine Keimung ganz ebenso gut ohne den Pilz erfolgen kann, und Robbe hat schon früher Kiefern, Fichten, Lärchen und Buchen ganz ohne Pilz während 25 Jahren in üppigster Entwicklung gehalten. Die Bäume brauchen also den Pilz nicht unbedingt. Man kann es daher verstehen, daß manche das Verhältnis als ein von Seiten des Pilzes einseitig parasitisches ansehen. Dem gegenüber wirft Melin in die Waagschale, daß eine Verdauung der in die Zellen eindringenden Pilzfäden stattfindet, und daß sich doch unter gewissen Bedingungen die Pflänzchen in künstlichen Kulturen mit dem Pilz besser entwickeln als ohne ihn. Er hält deshalb daran fest, daß Wurzel und Pilz einander gegenseitig fördern, daß es sich also um eine wirkliche Symbiose handelt. Diese ist aber für den Baum nicht unter allen Umständen unentbehrlich, vielmehr liegt die Sache so, daß „auf gewissen Böden die Mykorrhizen notwendig sind, wenn sich die Bäume optimal entwickeln oder überhaupt wachsen sollen. Mit andern Worten: dank den Mykorrhizapilzen hat der Wald auf einen Boden vordringen können, den er sonst nicht hätte erobern können“.

Wenn auch in Beziehung auf das gegenseitige Verhältnis von Pilz und Wurzel noch vieles abzuklären bleibt, so haben die Untersuchungen Melins vor allem den großen Fortschritt gebracht, daß es jetzt zum ersten Male gelungen ist, in ganz unzweideutiger Weise bestimmte Arten von höheren Pilzen, und zwar Hymenomyceten als Mykorrhizabildner festzustellen und dadurch zugleich für das Auftreten gewisser Pilzarten in bestimmten Waldbeständen eine klare Begründung zu geben.
