

<b>Zeitschrift:</b>	Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali
<b>Herausgeber:</b>	Schweizerische Naturforschende Gesellschaft
<b>Band:</b>	126 (1946)
<b>Artikel:</b>	Die Mykorrhizasymbiose der Waldbäume
<b>Autor:</b>	Melin, Elias
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-90451">https://doi.org/10.5169/seals-90451</a>

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. 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. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### 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. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### 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. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

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

# Die Mykorrhizasymbiose der Waldbäume

Von

ELIAS MELIN, UPPSALA

Während 30 Jahren waren ich und meine Schüler mit experimentellen Untersuchungen über die Mykorrhiza der Waldbäume beschäftigt. Einiges von unseren Ergebnissen der letzten Jahre möchte ich hier kurz mitteilen.

In der älteren Literatur findet man die verschiedensten Ansichten über die Natur der Baummykorrhiza. Einige Forscher verfochten FRANKS Auffassung, dass Wurzel und Pilze in mutualistischer Symbiose leben, das heisst, dass sie einander gegenseitig fördern. Andere meinten, dass die Pilze ungefährliche, andere wieder, dass sie schädliche Parasiten sind. In den letzten Jahrzehnten sind indes zahlreiche Tatsachen gesammelt worden, welche definitiv zeigen, dass die Mykorrhizen nützlich oder sogar notwendig für die Bäume sind. Im Jahre 1917 habe ich nachgewiesen, dass sich in gewissen kürzlich trockengelegten Mooren Nordschwedens Kiefern- und Fichtenpflanzen nur entwickeln konnten, wenn sie Mykorrhiza hatten. Ich fand nebeneinander Pflanzen mit und ohne Mykorrhiza. Die ersten waren grün und üppig, die letzten gelbgrün und verkümmert. Gleichartige Beobachtungen hat man später in verschiedenen baumlosen Gebieten der Erde gemacht. Es erwies sich, dass hier Baumpflanzen nur gedeihen und zu normaler Entwicklung gebracht werden können, wenn sich Mykorrhizapilze im Boden befinden, so dass sich Mykorrhiza bilden kann. Dies gilt z. B. für gewisse Gegenden Südafrikas, Australiens, Neuseelands, der Philippinen und Nordamerikas.

Um die Frage nach der Bedeutung der Mykorrhiza mit grösserer Sicherheit beantworten zu können, muss man zunächst die Pilze kennen lernen, welche dieselbe aufbauen. Gelingt es, diese in Reinkultur zu erhalten, so kann man dann Kulturversuche mit Pflanzen unter verschiedenen Bedingungen mit und ohne bestimmte

Mykorrhizapilze ausführen. Ausserdem wird es dann möglich, die Physiologie der Mykorrhizapilze zu studieren.

Die ersten biologischen Analysen von Baummykorrhizen habe ich vor 25 Jahren ausgeführt. Ich isolierte damals von Mykorrhizen der Kiefer und Fichte eine Anzahl Pilze, die sich bei Syntheseversuchen als Symbionten erwiesen. Schon aus diesen Versuchen ging hervor, dass sowohl die Mykorrhizen der Kiefer als die der Fichte von mehreren verschiedenen Pilzarten gebildet werden können. Dies hat sich später bestätigt. Es konnte weiter festgestellt werden, dass die meisten der isolierten Pilzsymbionten zu höheren Pilzen, den Basidiomyzeten, gehören. Sie bildeten indes keine Fruchtkörper in Reinkultur und konnten deshalb nur in Ausnahmefällen bestimmt werden.

Nachdem die Isolierungsversuche gezeigt hatten, dass die Mykorrhizapilze der Bäume vor allem unter den höheren Pilzen zu suchen sind, lag die Annahme nahe, dass manche der in den Wäldern wachsenden Hutpilze Mykorrhizabildner sind. Um zu erforschen, wie es sich damit verhält, züchteten ich und meine Mitarbeiter (vor allem A. B. HATCH und O. MODESS) eine Anzahl häufig vorkommender Waldpilze in Reinkultur, um mit ihnen Versuche zu machen, synthetisch Mykorrhiza zu erzeugen. Dabei ergab sich, dass Gattungen wie Röhrlinge (*Boletus*), Milchlinge (*Lactarius*), Täublinge (*Russula*), Ritterlinge (*Tricholoma*), Haarschleierlinge (*Cortinarius*), Wulstlinge (*Amanita*), Leistlinge (*Cantharellus*), Wurzeltrüffeln (*Rhizopogon*) und Boviste (*Scleroderma*) Mykorrhizapilze enthalten.

Bisher sind etwa 50 höhere Pilze als Mykorrhizabildner bei Waldbäumen experimentell festgestellt worden. Zweifellos wird diese Anzahl durch künftige Untersuchungen vervielfacht werden. Wahrscheinlich wird sich herausstellen, dass eine Anzahl Gattungen der höheren Bodenpilze — z. B. *Amanita*, *Boletus*, *Lactarius*, *Russula* und *Cortinarius* — ausschliesslich oder überwiegend Mykorrhizapilze enthalten. Andere Gattungen der höheren Bodenpilze, z. B. *Marasmius*, *Mycena*, *Clitocybe* und *Collybia*, scheinen ganz und gar saprophytische Arten zu umfassen, die in Streu leben und Zellulose sowie Lignin abbauen.

Ob auch Ascomyzeten Mykorrhizen bei Bäumen bilden können, ist noch nicht mit Sicherheit festgestellt. Wahrscheinlich ist dies aber der Fall. Einer meiner Mitarbeiter, D. LIHNELL, hat nach-

gewiesen, dass *Cenococcum graniforme* Mykorrhiza sowohl bei Nadel- als bei Laubbäumen bildet. Dieser Pilz kommt sehr zahlreich in verschiedenen Waldböden als Sklerotium vor, sein Fruchtkörper ist aber noch nicht bekannt. Seine systematische Stellung konnte deshalb nicht festgestellt werden. Wahrscheinlich gehört er zu den Ascomyzeten. Er entwickelt ein schwarzes Myzel, und die von ihm gebildeten Mykorrhizen sind kohlschwarz mit reich ausstrahlenden Hyphen. Dieser Mykorrhiza-Typus ist in der Natur sehr gewöhnlich.

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; andere sind weniger spezialisiert und können Mykorrhiza bei verschiedenen Gattungen hervorrufen. Zu den am stärksten spezialisierten gehört *Boletus elegans*, der nur bei der Lärche vorkommt; zu den etwas weniger spezialisierten gehört z. B. *Lactarius deliciosus*, der Mykorrhiza bei Kiefer und Fichte bildet. Zu den am wenigsten spezialisierten gehören z. B. der Fliegenpilz (*Amanita muscaria*), der Mykorrhiza bei Kiefer, Fichte und Lärche sowie bei Birke bildet, und das eben genannte *Cenococcum graniforme*, welche Art Mykorrhizabildner bei Kiefer, Fichte, Birke, Espe und Linde, wahrscheinlich auch bei anderen Bäumen ist. Die Spezialisierung gewisser Mykorrhizapilze lässt sich noch nicht erklären. Möglicherweise beruht sie darauf, dass von den Wurzeln Substanzen abgesondert werden, welche eine antibiotische Wirkung auf gewisse Pilze ausüben.

Es ist bemerkenswert, dass so viele, teilweise wenig verwandte Pilzarten mit ein und derselben Baumart in Verbindung treten und Mykorrhiza bilden. Dies bedeutet, dass bei diesen Pilzen gewisse physiologische Übereinstimmungen bestehen. Ein eingehendes Studium der Physiologie der Mykorrhizapilze ist deshalb von grossem Interesse.

Die Mykorrhizapilze der Bäume werden von gewissen Vitaminen begünstigt, wenn sie auf synthetischem Substrat in Reinkultur gezüchtet werden. In vielen Fällen haben sie die Fähigkeit verloren, selbst eine oder mehrere dieser lebenswichtigen Substanzen zu synthetisieren. Von Interesse ist indes, dass sich verschiedene Arten von Mykorrhizapilzen in dieser Beziehung sehr ungleich verhalten. Einen einfachen Typus repräsentiert *Boletus variegatus*.

Dieser braucht nur Vitamin B<sub>1</sub>, um sich auf synthetischem Medium gut zu entwickeln. Ohne dieses Vitamin findet kein Wachstum statt.

Bei zahlreichen Mykorrhizapilzen ist der Bedarf an Vitaminen oder anderen Wuchsstoffen bedeutend komplizierter. Als Beispiel will ich nur *Lactarius deliciosus* anführen. Auf synthetischem Medium mit B-Vitaminen ist das Wachstum dieses Pilzes schwach, aber nach Zusatz von verschiedenen Extrakten, z. B. Extrakten aus Streu oder Pilzfruchtkörpern, erfolgt eine bedeutende Wachstumssteigerung. Die für gutes Wachstum dieses und vieler anderer Mykorrhizapilze erforderlichen Wuchsstoffe sind ihrer Natur nach noch unbekannt.

Für die Keimung der Basidiosporen von Mykorrhizapilzen sind nach N. FRIES besondere Stoffe notwendig, die ihrer Natur nach auch unbekannt sind.

Nach den Untersuchungen von O. MODESS finden sich unter den Mykorrhizapilzen Schwedens Arten mit verschiedenen Forderungen an den Säuregrad des Bodens. Zu den am stärksten azidophilen gehören z. B. gewisse *Amanita*-Arten (*A. muscaria* und *A. porphyria*), während *Boletus granulatus* schwach saure Reaktion vorzieht.

In der Natur kommen die Hyphen der Mykorrhizapilze nicht nur in den Mykorrhizen vor, sondern sie strahlen von diesen in den Waldboden hinein. Kulturversuche mit Mykorrhizapilzen auf Walderde sind deshalb von grösstem Interesse. Solche Versuche wurden dadurch erschwert, dass sich bei Sterilisierung der Walderde durch Erhitzen Substanzen bilden, die das Wachstum vieler Mykorrhizapilze verhindern. Durch meine Untersuchungen ist aber nun festgestellt worden, dass sich diese toxischen Stoffe nicht bilden, wenn die wasserlöslichen Substanzen der Walderde vor dem Erhitzen sorgfältig ausgewaschen werden. Auf ausgewaschener sterilisierter Walderde wuchsen eingepflanzte Mykorrhizapilze kräftig, wenn Zucker zugeführt wurde.

Die angeführten Versuche zeigen, dass organische Stickstoffverbindungen im Boden von den Mykorrhizapilzen ausgenutzt werden können, wenn sie Zucker als Energiequelle erhalten. Anderseits können die Mykorrhizapilze auch anorganische Stickstoffverbindungen assimilieren. Dagegen sind sie nicht imstande, den molekularen Stickstoff der Atmosphäre auszunutzen.

Die Mykorrhizapilze der Bäume entwickeln sich kräftig und in charakteristischer Weise zwischen den Rindenzellen der Wurzeln, was darauf hindeutet, dass Pektine von den Pilzen leicht ausgenutzt werden können. In Reinkulturen sind gewisse Zuckerarten gute Energiequellen. Dagegen scheinen Zellulosen und Lignine nicht ausgenutzt zu werden.

Meine Untersuchungen haben ferner gezeigt, dass die Mykorrhizapilze der Bäume in der Streudecke der Wälder nicht wachsen können, weil die Nadel- und Laubstreuarten Stoffe enthalten, die eine antibiotische Wirkung auf die Mykorrhizapilze ausüben. Sie scheinen deshalb typische Humuspilze zu sein, die mit den Wurzeln in Verbindung treten.

Die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Bäumen sind in den letzten Jahren eingehend von zwei meiner Mitarbeiter studiert worden, nämlich von Dr. A. B. HATCH und von Dr. E. BJÖRKMAN. Nach BJÖRKMAN sind es hauptsächlich drei Faktoren, welche die Konstitution der Mykorrhiza in hohem Grade beeinflussen, nämlich das Licht sowie der Vorrat von löslichem Stickstoff und Phosphor im Boden. Kiefern- und Fichtenpflanzen wurden bei verschiedenen Lichtstärken in verschiedenen Humustypen aufgezogen. Im Dunkeln oder in schwachem Licht, bis etwa zehn Prozent von vollem Tageslicht, entwickelten sich im allgemeinen keine Mykorrhizen. Wenn die Lichtstärke von zehn Prozent auf fünfundzwanzig Prozent erhöht wurde, erfolgte indes eine rasche Steigerung der Mykorrhizabildung; bei weiterer Erhöhung der Lichtstärke war die Steigerung unbedeutend.

Bei starkem Mangel an assimilierbarem Stickstoff oder Phosphor im Substrat entwickeln sich keine Mykorrhizen. Diese bilden sich am besten aus, wenn einer dieser Stoffe oder beide in mässigen, aber suboptimalen Mengen vorhanden sind. Wenn beide in optimalen Mengen vorkommen, findet keine Mykorrhizabildung statt. In Kolben mit Reinkulturen und in Topfversuchen mit natürlichen Erdarten wurden dieselben Resultate erzielt. In den Topfversuchen wurden einerseits Humustypen verwendet, welche arm an assimilierbarem Stickstoff, aber reich an Phosphorsäure waren, anderseits solche, welche reich an löslichem Stickstoff, aber arm an Phosphorsäure waren. Diesen Humustypen wurden Stickstoff und Phosphor in wechselnden Mengen zugeführt.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sich Mykorrhizen gut bei hohen Lichtstärken sowie bei mässigem Mangel von leicht zugänglichem Stickstoff oder Phosphor oder beiden ausbilden. Kommt sowohl löslicher Stickstoff als Phosphorsäure in für das Wachstum der Pflanzen optimalen Mengen vor, so entwickeln sich keine Mykorrhizen.

Worin liegt nun die Bedeutung der genannten Faktoren für die Mykorrhizabildung ? Der Umstand, dass so verschiedene Faktoren wie die genannten dieselbe Wirkung ausüben, deutet darauf hin, dass diese Wirkung indirekt ist. Ausgeführte Versuche sprechen dafür, dass die Bedeutung darin liegt, dass die erwähnten Faktoren den Zuckergehalt der Wurzeln beeinflussen. Dieser Faktor scheint es zu sein, welcher direkt oder indirekt die Mykorrhizabildung regelt, wenn die Voraussetzungen im übrigen günstig sind. Bei den höchsten Lichtstärken findet die lebhafteste Produktion von Kohlehydraten statt, welche unter anderem für den Aufbau von Proteinen und Nukleinsäuren verwendet werden. Wenn Mangel an Stickstoff oder Phosphor herrscht, werden die genannten Synthesen gehemmt, und es entsteht deshalb ein Überschuss löslicher Kohlehydrate in der Pflanze und auch in den Wurzeln. Wenn dagegen sowohl Stickstoff als Phosphor in reichlichen Mengen zugänglich sind, werden die Eiweiss- und Nukleinsäuresynthesen begünstigt, und ein Überschuss löslicher Kohlehydrate entsteht nicht. Die Mykorrhizabildung soll nach BJÖRKMAN unterbleiben, weil die Pilze keinen Zucker erhalten. Eine Stütze für die Richtigkeit dieser Auffassung fand BJÖRKMAN bei Kiefernpllanzen, welche stranguliert worden waren. Vierjährige Kiefern wurden im Frühjahr stranguliert, und im nächsten Herbst wurde die Entwicklung der Mykorrhiza bei diesen Pflanzen mit der bei normalen Pflanzen verglichen. Bei den ersteren waren die Mykorrhizen gut entwickelt, bei den letzteren fehlten sie so gut wie vollständig.

Die Versuche scheinen zu erklären, dass optimale Mykorrhizabildung in der Natur hauptsächlich auf relativ nahrungsarmen Böden vorkommt, in Schweden vor allem bei mässigem Gehalt des Bodens an löslichem Stickstoff, wie in den mittelschwedischen Nadelmischwäldern. Wenn dagegen ausser dem Stickstoffgehalt auch die Phosphormenge gross ist, wie es oft in Nadel- und Laubwäldern mit typischem Mull der Fall ist, ist die Mykorrhizabildung in der Regel gering.

Die Frage nach der Bedeutung der Mykorrhiza für die Bäume wurde kürzlich von A. B. HATCH untersucht. HATCH verwendete als Substrat Prärieerde aus einer baumlosen Gegend in Wyoming, USA. Keimlinge von *Pinus Strobus* wurden im August 1934 in Versuchsgefäße mit dem genannten Humus gepflanzt. Die Hälfte derselben wurde mit Reinkulturen bekannter Mykorrhizapilze geimpft. Die nicht geimpften Pflanzen entwickelten sich schwach und nahmen einen gelblichen Farbton an, während sich die geimpften kräftig entwickelten und dunkelgrüne Nadeln bekamen. Der Versuch wurde im Mai 1935 abgebrochen. Die geimpften Pflanzen wiesen damals gut entwickelte Mykorrhizen auf, den schwachen aber fehlten dagegen diese vollständig. Chemische Analysen ergaben, dass die Mykorrhizapflanzen einen viel höheren Stickstoffgehalt hatten als die Kontrollpflanzen. Die ersten hatten außerdem einen doppelt so grossen Gehalt an Phosphat und Kalium wie die Kontrollpflanzen. Spätere Versuche mit verschiedenen Baumarten haben diese Resultate bestätigt.

Damit ist endgültig bewiesen, dass die Mykorrhizen der Bäume als nahrungsaufnehmende Organe effektiver sind als die Wurzeln allein. In Waldböden, wo Mangel an Stickstoff, Phosphor oder beiden Stoffen herrscht, also unter Verhältnissen, wo Mykorrhizen optimal ausgebildet werden, können die Mykorrhizapilze leichter als die Wurzeln mit den Mikroorganismen des Bodens um die Nahrung konkurrieren. Die Bedeutung des Zusammenlebens für die beiden Symbionten scheint also im grossen und ganzen ziemlich geklärt zu sein, die Pilze erhalten Kohlehydrate von den Wurzeln und außerdem die nötigen Wuchsstoffe, während den Wurzeln Stickstoff und andere lebenswichtige Nährstoffe durch die Pilze zugeführt werden. Manches deutet indes darauf hin, dass verschiedene Arten von Mykorrhizapilzen ungleich effektiv für die Nahrungsversorgung der Bäume sind. Verschiedene Mykorrhiza-Kombinationen sind deshalb wahrscheinlich nicht physiologisch gleichwertig, und Generalisierungen sind zu vermeiden. Es ist eine wichtige Aufgabe für die Zukunft, verschiedene Mykorrhiza-Kombinationen bei ein und demselben Baum vom nahrungsphysiologischen Gesichtspunkte zu vergleichen.

Leider gestattet die Zeit nicht, dass ich hier näher auf die praktischen Konsequenzen der Ergebnisse der Mykorrhizaforschung eingehe. Der Zweck meines Vortrages war nur, eine Orientierung

über eine der theoretisch und praktisch wichtigsten Symbioseformen zu geben, nämlich die Verbindung zwischen den Waldbäumen und den Hutmilzen des Bodens. Nur eine für die Forstwirtschaft wichtige Aufgabe möchte ich hervorheben, nämlich die, die Mykorrhizapilze und die Mykorrhizabildung in den Pflanzschulen zu kontrollieren. Sind die Baumpflanzen für Waldtypen bestimmt, bei denen die Mykorrhiza notwendig ist, muss man in den Pflanzschulen Voraussetzungen für eine gute Mykorrhizabildung schaffen und geeignete Pilze zuführen. Wenn die Pflanzen dagegen für Waldtypen bestimmt sind, bei denen Mykorrhiza nicht notwendig ist, sind mykorrhizafreie Pflanzen vorzuziehen.