

Zur Verbreitung von Saprophytismus und Symbiose bei Blätterpilzen und Röhrlingen (*Agaricales* sensu lato)

GEORG RITTER

Blätterpilze und Röhrlinge ernähren sich entweder saprophytisch als Humus-, Streu- bzw. Holzbewohner oder symbiontisch als Mykorrhizapilze. Die große Gruppe der Saprophyten ist infolge ihrer Enzymausstattung zur Verwertung auch von großmolekularen organischen Stoffen (Zellulose, Hemizellulosen, z. T. Lignine) befähigt, während die symbiontischen Arten weitgehend auf die Versorgung mit löslichen organischen Verbindungen (Zucker, Aminosäuren u. a.) angewiesen sind. Diese Nährstoffe entziehen sie den Gehölzwurzeln, die sie als „ökologische Nische“ besiedeln, und die sich unter dem Einfluß der Pilzsymbionten zu Ektomykorrhizen umwandeln.

Innerhalb der Familien der *Agaricales* sind beide Ernährungsweisen unterschiedlich vertreten. So finden sich bei den *Cortinariaceae*, *Gomphidiaceae*, *Boletaceae* und *Russulaceae* vorwiegend Mykorrhizabildner mit Laub- und Nadelgehölzen, während z. B. bei den *Agaricaceae*, *Strophariaceae* oder *Coprinaceae* nur Saprophyten anzutreffen sind. In anderen Familien treten Saprophyten und Symbionten mit unterschiedlichen Anteilen auf (z. B. *Amanitaceae*, *Paxillaceae*, *Tricholomataceae*). Obwohl Übergangsformen gelegentlich vorkommen (fakultative Mykorrhizapilze), sind beide Ernährungsweisen in der Regel gattungsspezifisch. Allgemeinere phylogenetische Zusammenhänge lassen sich aber aus dem Auftreten von Mykorrhizasymbionten bzw. Saprophyten kaum ableiten, zumal auch in anderen Pilzgruppen, wenn auch weniger häufig, Mykorrhizabildung vorkommt (*Gasteromycetidae*, *Cantharellales*, *Poriales*, *Ascomycetes*, *Zygomycetes*). Somit haben sich Wurzelsymbiosen mit Pilzen als Endo- oder Ektomykorrhiza offenbar mehrfach und unabhängig voneinander entwickelt, ebenso wie die ökologisch verwandten Ernährungsformen der Flechtensymbiose und des obligaten Parasitismus, die bei den *Agaricales* allerdings kaum eine Rolle spielen.

Fortschreitende Kenntnis der geographischen Verbreitung und der Ökologie der *Agaricales* gerade in den letzten Jahrzehnten hat aber gezeigt, daß mykorrhizabildende Gattungen bzw. Familien die kühleren Klimazonen bevorzugt besiedeln und im subtropisch-tropischen Bereich deutlich zurücktreten. Dagegen sind saprophytische Taxa in allen Klimabereichen ziemlich gleichmäßig und oft auch kosmopolitisch verbreitet.

Tab. 1 Zuordnung des Klimaindex (IK) zum geographischen Verbreitungstyp, sowie einige Beispiele aus den Familien der *Boletaceae* und der *Agaricaceae* (Artenzahlen in Klammern).

Verbreitungstyp	IK	Boletaceae	Agaricaceae
boreal	1		
boreal-gemäßigt	2	<i>Suillus</i> (41), <i>Boletinus</i> (3)	
gemäßigt	3	<i>Phylloporus</i> (25), <i>Tylopilus</i> (19)	<i>Chamaemyces</i> (2)
boreal bis subtropisch	4	<i>Boletus</i> (57), <i>Leccinum</i> (22)	<i>Cystolepiota</i> (22)
kosmopolitisch	5	<i>Gyrodon</i> (8)	<i>Macrolepiota</i> (9), <i>Agaricus</i> (32), <i>Cystoderma</i> (17)
gemäßigt-subtropisch	6	<i>Xerocomus</i> (18), <i>Xanthoconium</i> (2)	<i>Pseudobaeospora</i> (8)
gemäßigt bis tropisch	7	<i>Gyroporus</i> (9), <i>Pulveroboletus</i> (22)	<i>Lepiota</i> (31)
subtropisch	8		<i>Leucoagaricus</i> (18), <i>Cystoagaricus</i> (2)
subtropisch-tropisch	9		<i>Leucocoprinus</i> (9), <i>Micropsalliota</i> (4)
tropisch	10	<i>Phaeogyporus</i> (5)	<i>Hiatulopsis</i> (1), <i>Verrucospora</i> (1)

Auf der Grundlage des umfassenden Werkes von SINGER, „The Agaricales in Modern Taxonomy“ (3. Aufl. 1975) soll versucht werden, diesen Tendenzen vor allem auf dem Familienniveau quantitativ nachzugehen. Hierfür wurde die zonale Verbreitung der Gattungen anhand der verbalen Angaben bei SINGER durch einen Klimaindex (IK) charakterisiert. Gewogene Mittelwertbildung ergab dann durchschnittliche Indizes für die Familien bzw. die ökologischen Gruppen der Mykorrhizabildner und Saprophyten.

Tab. 1 gibt die verwendeten Indizes wieder. Danach zeigen niedrigere Werte kühlere, hohe Werte aber warme Verbreitungsgebiete an. Mittlere Klimaindizes (4 – 6) bedeuten weite Verbreitung bzw. kosmopolitisches Vorkommen. Als Beispiele werden in Tab. 1 einige Gattungen aus den Familien der *Boletaceae* und der *Agaricaceae* ihren Indizes zugeordnet. Schon hier wird deutlich, daß die vorwiegend aus Mykorrhizapilzen bestehenden *Boletaceae* eine gemäßigte Verbreitungstendenz zeigen (Gesamtmittel der Familie IK = 4,1; 244 Arten), während die ausschließlich saprophytischen *Agaricaceae* ihren Schwerpunkt im gemäßigt-subtropischen Bereich haben (KI = 5,7; 173 Arten).

In der Nomenklatur wurde SINGER gefolgt, so daß unter *Agaricales* (im weiteren Sinn) die jetzt häufig getrennten Ordnungen der *Polyporales*, *Agaricales*, *Boletales* und *Russulales* verstanden werden. Der Vergleich zwischen den Familien wird hierdurch erleichtert. Ferner ist zu bemerken, daß die Artenaufzählung bei SINGER sich auf die von ihm als sicher anerkannten Spezies beschränkt und damit keineswegs vollständig ist. Vollständigkeit kann aber beim heute noch begrenzten Stand der taxonomischen Kenntnis auch nicht erreicht oder erwartet werden. Trotzdem wurden die Angaben für die Berechnung der mittleren Indizes verwendet, da es hier vor allem auf die Relationen zwischen den Artenzahlen ankommt, die aber annähernd realistisch sein dürften, selbst wenn im Einzelfall kleinere Taxa besser repräsentiert sein sollten als umfangreichere.

Ergebnisse

In Tabelle 2 sind die Familien der *Agaricales* nach steigenden Klimaindizes geordnet. Dabei bestätigt sich die bereits erwähnte Tendenz, daß die Mykorrhizasymbionten mit einem mittleren IK von 3,13 vorwiegend im borealen und gemäßigten Klimabereich konzentriert sind. Dagegen besiedeln die Saprophyten sämtliche Klimazonen ziemlich gleichmäßig (IK = 5,52). Die Differenz zwischen den Klimaindizes beider ökologischer Gruppen ist hochsignifikant. Bezogen auf die Gesamtzahl der berücksichtigten Arten beträgt der Anteil der Symbionten 31,4 %, während ihr Anteil innerhalb der betreffenden Familien mit 77,5 % auf z. T. hohe Familienspezifität hinweist. Entsprechendes gilt für die Saprophyten, die mehr als zwei Drittel der *Agaricales*-Arten umfassen (68,6 %). Zusätzlich wurde aufgrund der vorliegenden Hinweise versucht, eine Untergliederung der Saprophyten in Streuzersetzer und Holzbewohner durchzuführen. Die mittleren Klimaindizes für diese bei-

Tab. 2 Geographische Verbreitung von Saprophyten und Symbionten in den Familien der Agaricales.
(IK: Klimaindex, siehe Text)

Familien	Familie		Saprophyten		Symbionten	
	Arten	IK	Arten	%	Arten	%
<i>Cortinariaceae</i>	1019	2,8	244	24	775	76
<i>Gomphidiaceae</i>	25	3,0	0	0	25	100
<i>Hygrophoraceae</i>	148	3,8	95	64	53	36
<i>Boletaceae</i>	244	4,1	16	7	228	93
<i>Russulaceae</i>	361	4,2	8	2	353	98
<i>Amanitaceae</i>	97	4,9	33	34	64	66
<i>Bolbitiaceae</i>	127	4,9	127	100	0	0
<i>Pluteaceae</i>	171	5,0	171	100	0	0
<i>Coprinaceae</i>	126	5,1	126	100	0	0
<i>Crepidotaceae</i>	185	5,2	185	100	0	0
<i>Polyporaceae</i>	109	5,4	109	100	0	0
<i>Rhodophyllaceae</i>	158	5,4	158	100	0	0
<i>Strophariaceae</i>	250	5,5	250	100	0	0
<i>Tricholomataceae</i>	1810	5,7	1725	95	85	5
<i>Agaricaceae</i>	173	5,7	173	100	0	0
<i>Bondarzewiaceae</i>	3	6,0	3	100	0	0
<i>Paxillaceae</i>	26	6,9	21	81	5	19
<i>Strobilomycetaceae</i>	62	7,0	48	77	14	23
Artenzahlen	5094		3492		1602	
Mittelwerte	$\pm$	4,77	89,53	5,52	77,51	3,13
Standardabweichung	sx	$\pm 1,16$	$\pm 21,31$	$\pm 0,44$	$\pm 22,67$	$\pm 1,07$

den Saprophytengruppen betragen 5,44 bzw. 5,67, so daß eine Bevorzugung bestimmter Klimabereiche hier praktisch auszuschließen ist.

Im Folgenden sollen die Familien, welche Mykorrhizabildner enthalten, kurz behandelt werden, da sie bezüglich ihrer Verbreitung von besonderem Interesse sind.

Hygrophoraceae (7 Gattungen): Lediglich die Gattung *Hygrophorus* ist ausschließlich und wohl obligat symbiontisch und besiedelt den boreal-gemäßigten Klimabereich. Die übrigen 6 Gattungen sind saprophytisch und vorwiegend kosmopolitisch verbreitet, vor allem *Hygrocybe*, *Camarophyllus* und *Hygrotrama* (= *Aeruginospora*).

Tricholomataceae (90 Gattungen): Diese umfangreichste Familie der *Agaricales* enthält mit nur etwa 5 % der Arten den relativ geringsten Anteil an Mykorrhizabildnern. Diese verteilen sich auf die boreal-gemäßigten Gattungen *Tricholoma*, *Catathelasma* und (evtl. z. T.) *Porpoloma* sowie auf *Laccaria* und (evtl. z. T.) *Lyophyllum* mit kosmopolitischer Verbreitung. Alle diese auf verschiedene Verwandtschaftsgruppen verteilten Gattungen enthalten auch beträchtliche Anteile an Saprophyten, und die symbiontischen Arten sind nur z. T. obligate Mykorrhizapilze (NORRANS 1950). Die übrigen 85 Gattungen der *Tricholomataceae* sind Streuzersetzer und Holzbewohner, von denen 38 (44,8 %) vorwiegend subtropisch-tropisch verbreitet sind (z. B. *Gerronema*, *Lactocollybia*, *Termitomyces*, *Neoclitocybe*, *Marasmiellus* u. a.). Weitere 24 Gattungen (28,2 %) sind Kosmopoliten und der Rest (23 Gattungen, 27,0 %) besiedelt boreal-gemäßigte Areale.

Cortinariaceae (13 Gattungen): Sie stellen fast die Hälfte der symbiontischen *Agaricales*-Arten. Insbesondere die Gattungen *Cortinarius*, *Dermocybe* und *Rozites* sowie *Inocybe*, *Hebeloma* und *Alnicola* (= *Naucoria*) bestehen fast ausschließlich aus obligaten Mykorrhizabildnern und zeigen vorwiegend boreal-gemäßigte Verbreitungstendenz. Von den saprophytischen Gattungen ist die Mehrzahl (*Gymnopilus*, *Galerina*, *Phaeocollybia*) kosmopolitisch verbreitet und nur *Pyrrhoglossum* ist subtropisch-tropisch.

Amanitaceae (2 Gattungen): Von den bei SINGER genannten 84 *Amanita*-Arten sind etwa 75 % meist obligate Mykorrhizabildner. Saprophytische *Amanita*-Arten scheinen auf die Sektion *Lepidella* beschränkt zu sein. Dagegen ist die Gattung *Limacella* weitgehend saprophytisch und ebenso wie *Amanita* kosmopolitisch verbreitet.

Paxillaceae (4 Gattungen): Insgesamt zeigt die Familie gemäßigte bis tropische Verbreitung, was besonders für die saprophytischen Gattungen *Hygrophoropsis*, *Neopaxillus* und *Ripartites* zutrifft. Lediglich *Paxillus* selbst enthält neben Saprophyten auch Mykorrhizabildner in den gemäßigten Bereichen der Nord- bzw. der Südhemisphäre (z. B. *P. involutus*, *P. filamentosus*, *P. boletinoides*, *P. defibulatus*).

Gomphidiaceae (3 Gattungen): Dies ist die einzige *Agaricales*-Familie, die nach derzeitigem Wissen ausschließlich obligate Mykorrhizabildner enthält.

Auch die strenge Spezialisierung der einzelnen Arten auf Nadelgehölze (*Pinus*, *Larix*, *Picea*) ist auffällig und erklärt die Verbreitung dieser kleinen Familie im nördlich gemäßigten Klimabereich.

Boletaceae (16 Gattungen): Auch diese mit den *Gomphidiaceae* verwandte größere Familie besteht zu etwa 93 % aus meist obligaten Symbionten und hat ihre Verbreitungszentren in den gemäßigten Zonen. Nur in den Gattungen *Gyroporus*, *Gyrodon*, *Pulveroboletus*, *Tylopilus*, *Meiorganum* und evtl. *Xerocomus* finden sich neben einer Mehrzahl von Symbionten einige saprophytische Arten. Auffälligerweise sind dies auch die Gattungen, deren Areale bis ins subtropisch-tropische Gebiet reichen, während nur wenige symbiontische Gattungen bzw. Arten bis in den subtropischen Bereich vordringen.

Strobilomycetaceae (4 Gattungen): Im Gegensatz zu den nahe verwandten *Boletaceae* und auch im Vergleich zu den übrigen *Agaricales*-Familien zeigen die *Strobilomycetaceae* die am stärksten auf die Subtropen und Tropen gerichtete Verbreitungstendenz. Obwohl die saprophytische Lebensweise insgesamt vorherrscht, enthalten doch fast alle Gattungen (*Strobilomyces*, *Porphyrellus*, *Boletellus*) jeweils einige Symbionten, die z. T. auch den gemäßigten Klimabereich besiedeln. Jedoch sind diese Mykorrhizabildner wenig spezialisiert und z. T. wohl auch fakultativ.

Russulaceae (2 Gattungen): Beide Gattungen der Familie (*Russula* und *Lactarius*) bestehen fast ausschließlich aus obligaten Mykorrhizabildnern mit meist ausgeprägter Wirtsspezifität. Die Verbreitung ist nahezu kosmopolitisch, wenn auch das Schwergewicht im gemäßigten Klimabereich liegen dürfte. Allerdings sind auch hier die wenigen saprophytischen streu- und holzbewohnenden Arten auf die Subtropen und Tropen beschränkt.

Die nach gegenwärtiger Kenntnis ausschließlich von Saprophyten gebildeten Familien (siehe Tab. 2) umfassen insgesamt 71 Gattungen. Von diesen sind etwa 42 % kosmopolitisch und ca. 35 % vorwiegend subtropisch-tropisch verbreitet, während die restlichen 23 % schwerpunktmäßig die gemäßigten bis borealen Zonen besiedeln. Faßt man sämtliche saprophytischen bzw. Symbionten enthaltenden Gattungen bezüglich ihrer Verbreitungstendenzen zusammen, so ergibt sich das folgende Bild (Tab. 3):

Tab. 3 Verbreitungstendenz vorwiegend saprophytischer bzw. symbiontischer Gattungen der *Agaricales*.

Verbreitung vorwiegend	Saprophyten		Symbionten	
	Gattungen	%	Gattungen	%
boreal-gemäßigt	50	28,7	26	70,3
kosmopolitisch	59	33,7	4	10,8
subtropisch-tropisch	66	37,6	7	18,9
Summen	175	100,0	37	100,0

Gegenüber den relativ gleichmäßig in allen Klimabereichen verbreiteten Saprophyten konzentrieren sich die Mykorrhizabildner somit in auffälliger Weise auf die kühleren Zonen, in denen auch das Waldbild von den mykorrhizotropen Gehölzpartnern, den Nadelbäumen und den kätzchenblütigen Laubbäumen (*Abietales*, *Fagales*, *Salicales*), vorrangig geprägt wird. Pilz und Baum bilden hier eine meist obligate symbiontische Einheit, für die SINGER (1960, 1963) den Begriff des Ektotroph eingeführt hat. Ähnlich wie bei der Flechtensymbiose ist der Ektotroph eine Lebensgemeinschaft zwischen autotrophem und heterotrophem Partner, die wie ein einheitlicher Organismus reagiert, und die den Umweltbedingungen besser angepaßt ist als es jeder Partner für sich allein wäre.

Die Gesamtheit der Kenntnisse über die Ektomykorrhiza führt zu der Folgerung, daß die starke Konkurrenzkraft der Ektotrophgehölze großenteils auf dieser symbiontischen Lebensweise beruht, die es ihnen ermöglicht, auch solche Lebensräume zu besiedeln, die ihnen ohne Pilzpartner nur schwer oder überhaupt nicht zugänglich wären. Das gleiche gilt für die Symbiosepilze, die im Gegensatz zu den Saprophyten nur über sehr geringe Fähigkeiten zum Streu- und Humusabbau verfügen (RITTER 1964), und deren ohnehin geringe hydrolytische Enzymaktivitäten in ihren kühlen Verbreitungsgebieten temperaturbedingt nur begrenzt wirksam werden können. So sind die Mykorrhizapilze im Verlauf ihrer phylogenetischen Entwicklung nahezu völlig von ihren Baumpartnern abhängig geworden, von deren Assimilation sie ihren Bau- und Energiestoffwechsel bestreiten.

Das durch die Mykorrhizen und ihr Bodenmyzel gesteigerte Aufnahmevermögen für Mineralstoffe und Wasser erlaubt den Ektotrophgehölzen das Vordringen auf nährstoffarme und trockene Standorte, und damit auch ihre dominierende Rolle in den kühlen Klimazonen, deren Böden sich durch geringe mikrobielle Aktivität, mäßiges Nährstoffangebot und insbesondere durch geringe Stickstoffmobilisierung auszeichnen. Ektotrophwälder bilden hier großräumig die klimatisch bedingten Dauergesellschaften der Vegetation bis zur borealen bzw. alpinen Waldgrenze.

Dabei ist bemerkenswert, daß nur etwa 12 Gehölzgattungen das Gesamtbild dieser ausgedehnten Waldareale wesentlich bestimmen (*Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Abies*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Fagus*, *Quercus*, *Carpinus*, *Betula*, *Alnus*, *Populus*). In großen Teilen des borealen Nadelwaldgürtels ist auch die Artenzahl der bestandsbildenden Ektotrophgehölze auffallend gering, und natürliche Reinbestockungen aus Kiefern-, Fichten-, Lärchen- oder Birkenarten sind nicht selten. Im Bereich der sommergrünen Laubwälder nimmt die Artenzahl südwärts zwar kontinuierlich zu, erreicht aber nie die Artenfülle, wie sie für viele tropische Waldgebiete typisch ist. Gerade die relative Artenarmut der Ektotrophwälder dürfte sich aber als wesentliche Voraussetzung für das konstante Auftreten der Wurzelsymbiose erweisen. Die Wurzelsysteme der gleichen Baumart sind hier eng benachbart und durchdringen sich teilweise. Dasselbe gilt für die Myzelien der Symbiosepilze, die infolge zahlreicher Hyphenverwachsungen den Waldboden als kontinuierliche Myzelnetze der

einzelnen Arten großflächig durchziehen. Über die Mykorrhizen stehen beide Teilsysteme – die Gesamtheit der Pilzmyzelien und der Baumbestand – in ständigem Nährstoffaustausch und bilden als Ektotroph die komplexe physiologische Einheit, durch die die ökologischen Vorteile der Symbiose für beide Partner erst voll nutzbar werden.

Differenzierter als das Gehölzspektrum ist allerdings der Gattungs- und Artenbestand der Mykorrhizapilze in vielen Ektotrophwäldern. Dies geht schon daraus hervor, daß die gleiche Baumart und selbst der Einzelbaum mit mehreren Pilzarten die Symbiose gleichzeitig eingehen kann. Dabei gibt es bekanntlich neben sehr spezifischen Bindungen (Kiefern-, Lärchen-, Birken-, Eichenbegleiter usw.) auch weniger spezialisierte Arten (z. B. *Boletus edulis*, *Xerocomus subtomentosus*, *Paxillus involutus*), bei denen jedoch die Frage evtl. gehölztypischer Arten- bzw. Unterartendifferenzierung erst teilweise geklärt ist. Als Ergebnis solcher Bemühungen muß an die Auftrennung der Gattung *Leccinum* in eine größere Zahl meist partnerspezifischer aber auch morphologisch unterscheidbarer guter Arten erinnert werden. Ein weiteres Beispiel ist die Gruppe der Reizker mit roter Milch (*Lactarius deliciosus*, *L. sanguifluus*, *L. semisanguifluus*, *L. deterrimus*, *L. salmonicolor* u. a.). Interessant wäre auch zu untersuchen, ob vage Partnerverbindungen bei phylogenetisch älteren, strengere Partnerbeziehungen aber bei jüngeren Taxa vorherrschen. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß die als ursprünglich betrachteten *Russula*- und *Lactarius*-Arten (Sect. *Pelliculariae* bzw. *Lactariopsidei*, *Venolactarius* u. a.) tropische Saprophyten sind, und die ihnen nahestehenden Symbioten tatsächlich relativ breite Wirtsspektren aufweisen (z. B. *Russula delica*, *R. densifolia*, *R. nigricans*; *Lactarius volemus*, *L. piperatus*, *L. vellereus* u. a.).

Ganz anders als im Ektotrophwald sind die Bestockungsverhältnisse in vielen subtropischen und tropischen Wäldern, die sich durch ihren bekannten Artenreichtum an Gehölzen auszeichnen. Das Extrem bilden die äquatorialen Regenwälder, in denen oft weit über hundert Baumarten in bunter Mischung auftreten. Hier haben die Wurzelsysteme der gleichen Art kaum Kontakt miteinander, und für spezialisierte Symbiosepilze bedeutet dies sowohl eine starke Einschränkung ihrer Ausbreitungsmöglichkeiten als Bodenmyzel als auch verringerte Chancen für die Sporeninfektion. Ferner ist es wahrscheinlich, daß die klimatisch bedingte starke mikrobielle Aktivität in vielen Tropenböden einen so intensiven Nährstoffumsatz bewirkt, daß viele Gehölze hier auf die ökologischen Vorteile der Ektomykorrhiza nicht angewiesen sind.

Auch die Pilzflora unterlag bei diesen klimatischen Bedingungen wohl kaum einem wesentlichen Selektionsdruck, von der saprophytischen zur symbiontischen Lebensweise überzugehen, denn die hohen Temperaturen erlauben eine volle Ausschöpfung ihrer enzymatischen Potenzen zum raschen Abbau und damit zur Nutzung der organischen Substanz am und im Boden.

So hat vermutlich eine ganze Reihe von Ursachen dazu geführt, daß in den wärmeren Klimaten nur relativ wenige Gehölze (z. B. *Eucalyptus*-, *Gilbertio-*

dendron-, *Afzelia*- und *Julbernardia*-Arten) und ebenso nur wenige Basidiomyceten zu Ektotrophbildnern geworden sind. Summarisch kann man daher die vorwiegend durch Saprophyten gekennzeichneten anektotrophen Waldgesellschaften (MOSER 1967) der wärmeren Klimazonen dem ökologischen Komplex der Ektotrophwälder in den kühleren Bereichen gegenüberstellen, und es ist offensichtlich, daß beide Ernährungstypen der *Agaricales*, vor allem aber die Mykorrhizabildner, an der Entwicklung des gegenwärtigen Waldbildes der Erde wesentlich mitgewirkt haben.

Literatur:

- MOSER, M.: Die ektotrophe Ernährungsweise an der Waldgrenze. — Mitt. Forstl. Bundesversuchsanst. Wien 75: 357 — 380, 1967.
- NORKRANS, B.: Studies in Growth and Cellulolytic Enzymes of *Tricholoma*, with Special Reference to Mycorrhiza Formation. — Symb. Bot. Upsal. 11: 1 — 126, 1950.
- RITTER, G.: Vergleichende Untersuchungen über die Bildung von Ektoenzymen durch Mykorrhizapilze. — Zeitschr. Allg. Mikrobiol. 4: 295 — 312, 1964.
- SINGER, R.: Der Ektotroph, seine Definition, geographische Verbreitung und Bedeutung in der Forstwirtschaft. — In: RAWALD, W., & LYR, H.: Mykorrhiza. Internat. Mykorrhizasympos. — S. 223 — 229, Jena 1963.
- SINGER, R.: The *Agaricales* in Modern Taxonomy. 3rd ed. — 912 S., Vaduz 1975.
- SINGER, R., & MORELLO, J. H.: Ectotrophic Forest Tree Mycorrhizae and Forest Communities. — Ecology 41: 549 — 551, 1960.

Dr. G. RITTER, 1300 Eberswalde-Finow, Engels-Straße 13

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mykologisches Mitteilungsblatt](#)

Jahr/Year: 1980

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Ritter Georg

Artikel/Article: [Zur Verbreitung von Saprophytismus und Symbiose bei Blätterpilzen und Röhrlingen \(Agaricales sensu lato\) 1-9](#)