

Ektomykorrhizen von *Picea abies*
Synthese, Ontogenie und Reaktion auf Umweltschadstoffe

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereiches Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität
München

vorgelegt von
Markus Weiss
aus
Freising

München, im Dezember 1988

1. Berichterstatter: Prof. Dr. R. Agerer
 2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Hertel
- Tag der mündlichen Prüfung:

Die vorliegende Arbeit wurde angefertigt unter Leitung von

Prof. Dr R. Agerer

am

Institut für systematische Botanik
der Universität München.

Herrn Prof. Dr. R. Agerer danke ich für das Thema, die ausgezeichnete Betreuung und seine stete Hilfsbereitschaft sowie für viel Verständnis.

Besonderer Dank gilt auch der Arbeitsgruppe mit Peter Altheide, Barbara Berg, Felix Brand, Eva Gronbach, Roland Treu und Martin Uhl für die große Hilfsbereitschaft und das gute Betriebsklima sowie meinen Kollegen Martin Pietschmann und Werner Miller.

Für seine stete Hilfsbereitschaft in gartenbaulichen Problemen möchte ich Herrn R. Müller danken. Herrn T. Pfirrmann danke ich für die Erhebung der bodenkundlichen Daten sowie Herrn Dr. Payer und Herrn Dr. Langebartels für die gute Zusammenarbeit.

Die Arbeit wurde in Teilen finanziert vom Bayerischen Staatsministerium für Landesentwicklung und Umweltfragen.

INHALTSÜBERSICHT

	Seite
A. Einleitung	1
Zielsetzung	2
Die Ektomykorrhiza	3
B. Material und Methoden	6
1. Isolation und Kultivierung	6
2. Pflanzenmaterial	6
3. Synthese und Kultivierung der Mykorrhizen	7
4. Untersuchung der Mykorrhizen	8
5. Ontogenie und Wachstum	11
6. Erfassung der Parameter des Wurzelsystems	12
7. Wurzelkammern	12
8. Substrate	13
9. Baumschule	15
C. Untersuchungsergebnisse	16
Teil I: Die Ektomykorrhizen - Beschreibung, Synthese	16
1. Bestimmungsschlüssel	16
Binärer Schlüssel	16
Synoptischer Schlüssel	18
2. Beschreibungen	25
Amphinema byssoides	25
Cenococcum geophilum	29
Dermocybe cinnamomea	33
Fagirhiza rosea	38
Laccaria amethystina	42
Laccaria bicolor	46
Lactarius mitissimus	50
Piceirhiza chordata	56
Piceirhiza nigra	60
Piceirhiza spinifera	64
Pisolithus tinctorius	68
Thelephora terrestris	74
Amanita muscaria	79
Xerocomus badius	80

Teil II: Ontogenie ausgewählter Arten	81
Amphinema byssoides	81
Cenococcum geophilum	84
Fagirhiza rosea	87
Laccaria bicolor	90
Piceirhiza nigra	94
Pisolithus tinctorius	97
Thelephora terrestris	101
Teil III: Belastungsexperimente	104
1. Langzeitversuch - Belastungsexperiment mit vierjährigen Fichtenstecklingen	104
2. Wurzelkammern - Wurzelwachstum einjähriger Fichtensämlinge unter Belastung	106
3. Synthesen - Neubildung definierter Ektomykorrhizen unter Belastung	114
3. 1. Belastung mit Ozon und saurem Nebel	114
3. 2. Belastung mit Ozon	117
D. Diskussion	120
Beschreibung, Synthese	120
Vergleich von Mykorrhizen aus Freiland und Synthese	120
Synthese - Methoden	121
Für die Synthese verwendetes Inokulum	121
Infektion der Kurzwurzel	122
Ontogenie	122
Initialen, Beginn der Mykorrhizierung	123
Initialen - Mantel und Hartigsches Netz	124
Aufbau des Mantels	125
Aufbau des Hartigschen Netzes	125
Metacutinisierte Schichten	126
Entwicklung im Bereich der abziehenden Elemente	127
Wachstumsgeschwindigkeit, Alter	127
Belastungsexperimente	128
Langzeitversuch	128
Wurzelkammern	129
Inokulation mit definierten Mykorrhizapilzen	130
E. Zusammenfassung	132
F. Literatur	134

A. EINLEITUNG

Die in dieser Arbeit untersuchte Baumart *Picea abies* wird zur Unterklasse der Pinidae (Ordnung Pinales, Familie Pinaceae) gerechnet, deren erste Vertreter bereits im Oberkarbon auftreteten (Schmidt-Vogt 1977). Die Gattung *Picea* ist mit ihren ältesten Funden aus der unteren Kreide bekannt. Aus ihrem vermutlichen Ursprungszentrum in Ostasien, scheint *Picea abies* über Sibirien nach Mitteleuropa als ihrem heute westlichsten Vorkommen eingewandert zu sein. Mit dem Ende der letzten Eiszeit besiedelte *Picea abies*, ausgehend von ihren eiszeitlichen Refugien, ihr heutiges Verbreitungsgebiet. Das natürliche Vorkommen der Fichte erstreckt sich im heutigen Mitteleuropa im wesentlichen auf montane und subalpine Lagen (Abb.1). Neben ihrer natürlichen Verbreitung hat *Picea abies* als vom Menschen genutzte Baumart seit Mitte des 18. Jahrhunderts eine intensive künstliche Ausbreitung erfahren. Große Teile des in unseren Breiten ursprünglich vor allem von Buchenwäldern gebildeten Waldbestandes werden heute von künstlichen Fichtenforsten eingenommen. (Dargestellt in Schmidt-Vogt 1977). Die Fichte wurde dabei auch auf Standorten angesiedelt, welche für diese Baumart wenig geeignet sind. Dies war mitunter mit erhöhter Gefährdung der Bestände durch Kernfäule verbunden (Rehfuess 1986).



Abb.1: Natürliches Verbreitungsgebiet von *Picea abies* in Europa (nach Ehrendorfer 1978).

Pilz- und Insektenkalamitäten (Butin 1983, Schwerdtfeger 1981) sowie witterungsbedingte Schäden in Fichtenbeständen (Steinlin 1984) sind seit langem bekannt und beschrieben. Zu diesen natürlichen Schädigungen des Waldes gesellen sich besonders in jüngerer Zeit vom Menschen verursachte Schadfaktoren. Diese sind neben waldbaulichen Fehlgriffen und einem überhöhten Wildbestand (Caprez et al. 1987) vor allem atmosphärische Schadstoffe (Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung 1987, Steinlin 1984). So sind aus der Umgebung von Hüttenwerken oder Industriebetrieben mit einer hohen Emission an Schadstoffen wie SO_2 , Fluorwasserstoff oder Schwermetallen seit langem Waldschäden bis hin zum Absterben größerer Waldflächen bekannt (Steinlin 1984). Neben diese vielfach beschriebenen Schadbilder treten in Gebieten mit vergleichsweise geringeren Schadstoffkonzentrationen "neuartige Waldschäden", deren Ursache ebenfalls in atmosphärischen Umweltschadstoffen vermutet wird. Von diesen Schäden scheinen neben der Fichte die meisten in unseren Breiten bestandesbildenden Baumarten betroffen zu sein. Eine ausführliche Darstellung der neuartigen Waldschäden sowie der vermuteten Ursachen findet sich bei Stüttgen (1987) und in den Berichten der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München (1987 und 1988).

Für eine besondere Bedeutung der Ektomykorrhiza im Zusammenhang mit den festgestellten Schadbildern spricht nach Meyer (1986) die Beobachtung, daß vor allem obligat auf diese Symbiose angewiesene Baumarten gegenüber Luftverunreinigungen empfindlich zu sein scheinen. Auch werden aus Fichtenbeständen oder von Einzelbäumen mit den neuartigen Waldschäden zugerechneten Symptomen vielfach Schäden an Feinwurzeln und Mykorrhizen beschrieben (Schütt et al. 1983, Blaschke 1985, Meyer 1987). Veränderungen im Wurzelsystem zeigten sich auch in Begasungsexperimenten. So findet Keller (1983) für *Picea abies* eine Reduktion des Wurzelwachstums bereits ab einer Belastung von 0.01 ppm SO₂.

Zielsetzung

Es war das Ziel der vorliegenden Arbeit, Grundlagen zu erarbeiten, welche im Rahmen der Waldschadensforschung Untersuchungen der Mykorrhizen von *Picea abies* ermöglichen.

Hierzu mußte eine Methode erarbeitet werden, welche vor allem die in natürlichen Waldbeständen häufigen Mykorrhizapartner der Fichte einer experimentellen Untersuchung zugänglich machte. Zu diesem Zweck wurde für die verwendeten Pilzpartner die Eignung mehrerer Inokulationsmethoden unter Laborbedingungen getestet.

Die von den untersuchten Pilzen an *Picea abies* synthetisierten Ektomykorrhizen sollten eindeutig charakterisiert und ein Bestimmungsschlüssel erarbeitet werden. Zur Erfassung der Variabilität der untersuchten Merkmale sollten die in Synthese gebildeten Mykorrhizen mit im Freiland gefundenen und teilweise bereits an anderer Stelle beschriebenen Ektomykorrhizen verglichen werden.

Als Grundlage für weiterführende Untersuchungen sollte außerdem die Ontogenie und das Wachstum einzelner Ektomykorrhizen in Kultur erfaßt und dokumentiert werden.

Im Rahmen von Expositionsexperimenten in Klimakammern der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München sollten die Reaktionen des Wurzelsystems und der Mykorrhizen von *Picea abies* auf die Belastung mit Umweltschadstoffen untersucht werden. Diese Experimente hatten noch sehr mit technischen Problemen zu kämpfen und dienten in erster Linie der Erarbeitung von Grundlagen für spätere Untersuchungen.

In einem sich über eine Vegetationsperiode erstreckenden Simulationsversuch sollten an vierjährigen Fichtenstecklingen Änderungen in der Mykorrhizapopulation durch die Belastung mit Ozon und saurem Nebel erfaßt werden.

Die Wirkung dieser Schadstoffe auf das Wurzelwachstum sollte an einjährigen Fichtensämlingen in einem 80tägigen Experiment getestet werden.

An Synthesen ausgewählter Ektomykorrhizen mit Sämlingen von *Picea abies* sollte die Wirkung von Ozon und saurem Nebel in einem 80tägigen Belastungsexperiment sowie die Wirkung einer hohen Ozonkonzentration in einem 35tägigen Belastungsexperiment untersucht werden.

DIE EKTOMYKORRHIZA

Eine ausführliche Darstellung der Eigenschaften von Ektomykorrhizen geben Harley & Smith (1983). An dieser Stelle sollen nur die für ein Verständnis der Funktion wesentlichen Punkte zusammengefaßt werden.

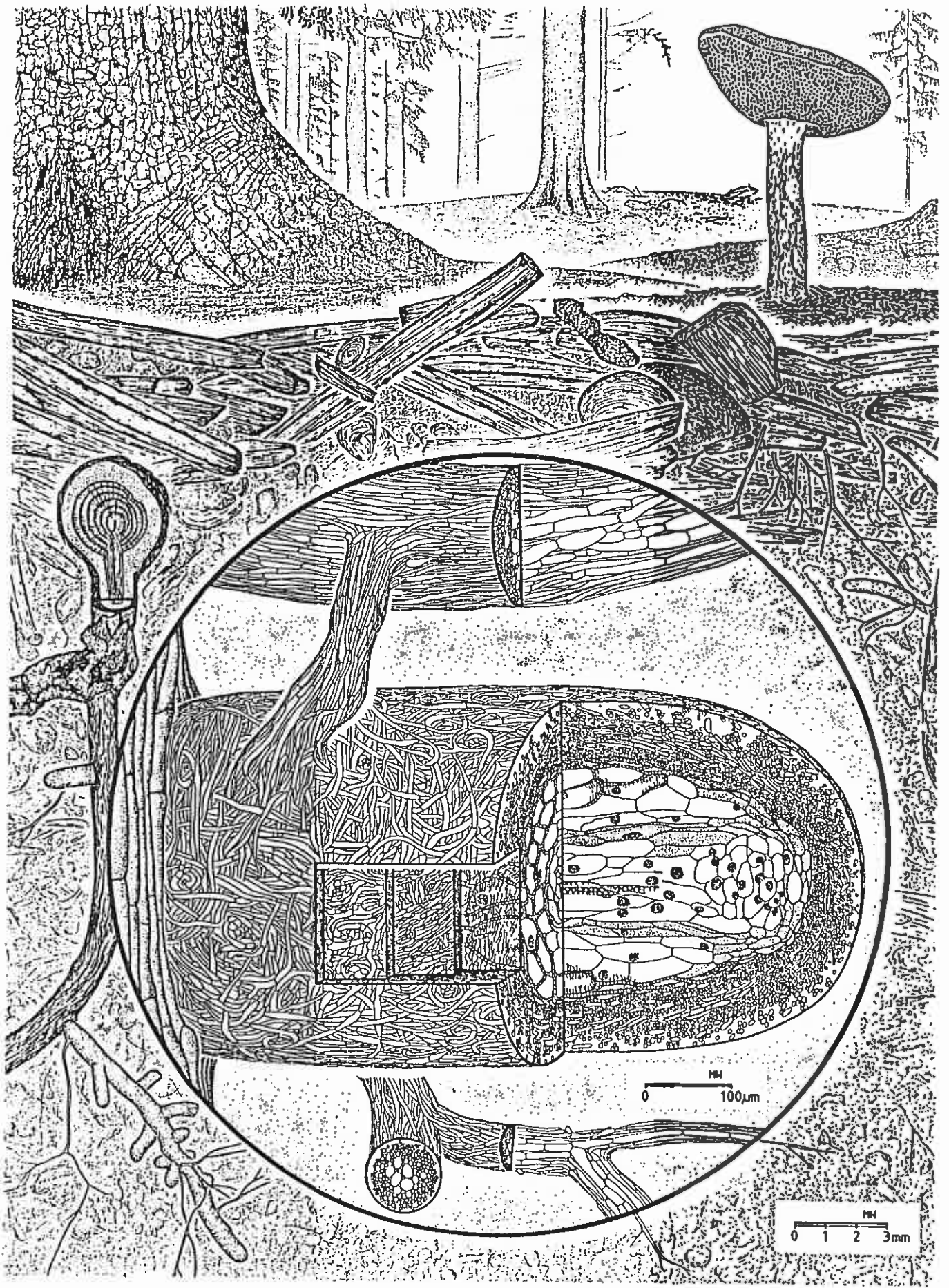
Eine Vergesellschaftung der Wurzeln von Landpflanzen mit Pilzen ist mit ihren ältesten Funden bereits aus dem unteren Devon bekannt (Kidston & Lang 1921). Die dort beobachteten Strukturen zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit modernen, von Zygomyceten gebildeten VA-Mykorrhizen. Die Entstehung des in dieser Arbeit untersuchten Organisationstyps der Ektomykorrhiza vermuten Malloch et al. (1980) in der späten Kreide. Diese Form der Symbiose ist vor allem an bestandesbildenden Bäumen der saisonalen Wälder der gemäßigten bis hin zur subarktischen Zone ausgebildet. Auf edaphisch armen oder klimatisch extremen Standorten sowie an der Waldgrenze herrschen Bäume mit Ektomykorrhiza wie *Picea abies* vor (Malloch et al 1980, Harley & Smith 1983).

Den größten Anteil der Ektomykorrhizapilze stellen die Basidiomyceten neben einigen Ascomyceten sowie einer Gattung der Zygomyceten (Harley & Smith 1983). Die einzelnen Arten der Mykorrhizapilze scheinen in ihrer Verbreitung in erster Linie an bestimmte Bodenbedingungen gebunden zu sein (Tyler 1985). Hierbei beschränkt sich die Bildung der Ektomykorrhizen großenteils auf die Humusschicht der Böden (Frank 1888, Björkmann 1942, Harvey et al. 1976, Alexander 1983).

Morphologie, Anatomie und Funktion

Die von der Mykorrhiza in den umgebenden Boden abziehenden Hyphen und Rhizomorphen (Abb. 2 e) dienen als Ersatz für die an der mykorrhizierten Wurzel nicht mehr ausgebildeten Wurzelhaare, wobei sie diese an Reichweite um ein Vielfaches übertreffen. Brownlee et al. (1983) untersuchten die Rhizomorphen von *Suillus bovinus* und vermuten in den gefundenen Strukturen ähnliche funktionale Verhältnisse wie sie von den Wurzeln der Pflanzen her bekannt sind. Die großlumigen zentralen Hyphen mit oft aufgelösten Septen sollen dem Wassertransport zur Wurzel, die sie umgebenden dünneren Hyphen dem Kohlenhydrattransport in der Gegenrichtung dienen (Abb. 2 f). Die für die Versorgung der Pflanze vom Pilz gebildeten Hyphen und Rhizomorphen bilden oft auch die Verbindung der Mykorrhiza zu den meist gegen Ende der Vegetationszeit gebildeten Fruchtkörpern (Abb. 2 d) und können so vorteilhaft für eine Identifikation der Mykorrhizen verwendet werden (Agerer 1986 a, Meyer 1963).

Die Ektomykorrhiza zeichnet sich durch einen Mantel aus Pilzhypphen um die mykorrhizierte Kurzwurzel aus (Abb. 2 m). Dieser Hypphenmantel fungiert als Speicher für Nährstoffe vor allem für Phosphat und Stickstoff (Harley & Smith 1983).



Die Infektion durch Ektomykorrhizapilze bietet der Wurzel einen erhöhten Schutz vor pathogenen Pilzen (Sampangi et al. 1986). Die Ursache hierfür wird in einer, durch den Ektomykorrhizapilz in der Wurzel induzierten, verstärkten Bildung von Substanzen vermutet, welche das Pilzwachstum hemmen (Sampagni & Perrin 1986, Chakravarty & Unestam 1986). Marx & Davey (1969 a, b) nehmen einen mechanischen Schutz vor pathogenen Infektionen durch den Mantel an.

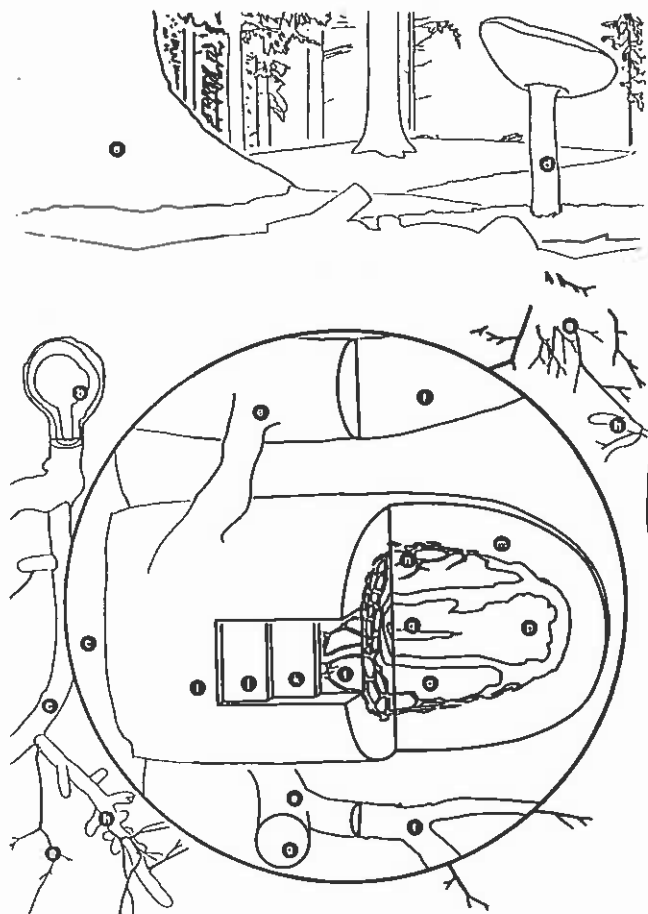
In den äußeren Zellen der Rinde, den sogenannten "Tanninzellen", finden sich polyphenolische, fungistatisch wirkende Substanzen. Foster & Marks (1966) sehen in diesen von der Pflanze gebildeten Tanninen einen Schutz vor Pilzen welche diese Substanzen nicht tolerieren.

Die Hyphen des Pilzes dringen nach enzymatischer Auflösung der Mittellamelle und mechanischer Trennung der Rindenzellen (Foster & Marks 1966, Duddridge & Read 1984 b) in der Regel interzellulär bis zur Endodermis ein. Nylund & Unestam (1982) vermuten in dem Eindringen des Pilzes einen rein mechanischen Prozeß und eine Unterdrückung der Bildung lytischer Enzyme des Pilzes. Die so gebildete, als Hartigsches Netz (Abb. 2 n) bezeichnete Struktur bildet die Kontakt- und Transferzone zwischen Pilz und Pflanze.

Schematische Übersicht zu
Abb. 2
auf Seite 4

Xerocomus badius
x
Picea abies

- a) Stammbasis von *Picea abies*
- b) Grobwurzel (Querschnitt)
- c) Fein- (Lang-) wurzel
- d) Fruchtkörper von *Xerocomus badius*
- e) Rhizomorphen
- f) Rhizomorphe (optischer Längsschnitt)
- g) Rhizomorphe (Querschnitt)
- h) Mykorrhiza
- i) Mantel, Oberfläche
- j) Mantel, äußere Mantellage
- k) Mantel, tiefere Mantellage
- l) Mantel, Innenfläche
- m) Mantel, Längsschnitt
- n) Hartigsches Netz
- o) Rinde
- p) Apikalmeristem
- q) Zentralzylinder



B. MATERIAL UND METHODEN

1. ISOLATION UND KULTIVIERUNG

Die Isolation der für die Synthesen der Ektomykorrhizen verwendeten Pilze aus deren Fruchtkörpern erfolgte auf MMN - Agar. Zur Gewinnung ausreichenden Inokulationsmaterials wurde das Myzel der Stammkultur auf einem mit MMN Nährlösung (100 ml) versetzten Torf-Vermiculit-Perlite (8:1:1) Gemisch (200 ml) oder in Flüssigkultur (MMN) (100 ml) in 500ml Erlmeyerkolben vermehrt.

MMN-Medium (nach Marx 1969, modifiziert)

CaCl ₂	0.05	g
NaCl ₂	0.025	g
KH ₂ PO ₄	0.5	g
(NH ₄) ₂ HPO ₄	0.25	g
MgSO ₄ x 7H ₂ O	0.15	g
FeCl ₃ 1%ige Lösung	1.2	ml
Thiamin HCl	100	µg
Malzextrakt	3	g
Glucose	2.5	g
H ₂ O demin.	1000	ml
Agar	15	g

2. PFLANZENMATERIAL

Die für die Synthesen verwendeten Fichtensämlinge wurden aus Samenmaterial der Staatlichen Samenklinge und Pflanzgarten Laufen gewonnen (Herkunft 840 19, Reifejahr 1984).

Zur Gewinnung sterilen Pflanzenmaterials wurden die Samen 30 Minuten in 30% H₂O₂ sterilisiert und in sterile Schraubröhrchen (28 x 94 mm) mit einem Torf - Perlite (10:1) Gemisch als Substrat überführt. Für die unsterile Synthese von Mykorrhizen wurden die Sämlinge in offenen Kunststoffwannen mit Perlite als Substrat angezogen (Abb. 3). Nach etwa zwei Monaten hatten sich ausreichend Seiten-

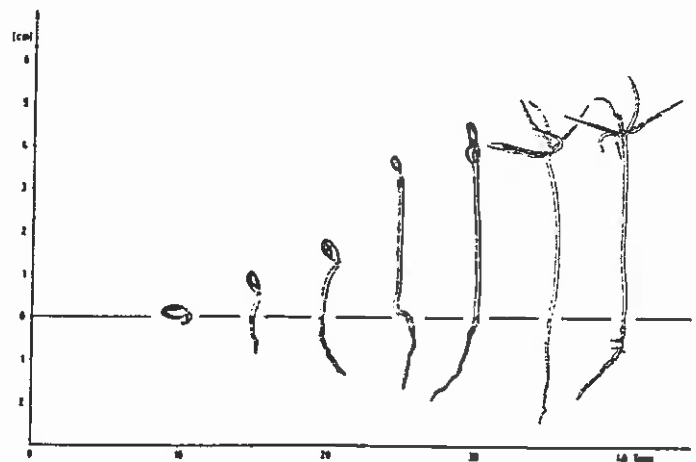


Abb. 3: Wachstum von Sämlingen auf Perlite.

wurzeln gebildet, und die Sämlinge konnten in den Syntheseversuchen eingesetzt werden.

Ein Teil der Syntheseversuche erfolgte mit Fichtenstecklingen. Diese wurden aus vierjährigen Klonfichten gewonnen (Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt, Staufenberg / Escherode, Klon Nr. 871734, Herkunft 84017 - Bayer. Wald - 800 - 1100m). Schnitt und Abstecken (in Vermiculit) erfolgte Ende August (nach R. Müller, pers. Mitteil.). Nach etwa zwei Monaten hatte sich an einem Teil der Stecklinge ein für eine Beimpfung ausreichendes Wurzelwerk gebildet.

3. SYNTHESE UND KULTIVIERUNG DER MYKORRHIZEN

Die Synthese und Kultivierung der Mykorrhizen erfolgte mit verschiedenen Methoden. In allen Fällen wurden hierzu Fichtensämlinge oder Fichtenstecklinge in senkrecht gestellten Petrischalen verwendet.

Die sterile Synthese fand in autoklavierbaren Petrischalen (Firma Nalgene: 100 x 15 mm, Polycarbonat) statt. Das verwendete Substrat wurde hierin autoklaviert und anschließend die keimfrei angezogenen Fichten sowie das Pilzinokulum eingebracht. Um die Gefahr von Fremdinfectionen zu reduzieren, erfolgte eine Abdichtung des Systems mit Wollwachs und Parafilm.

Für die unsterile Synthese und Kultivierung wurden in offenen Gefäßen gezogene Sämlinge und Stecklinge verwendet. In den dann nicht sterilisierten Petrischalen befand sich zur Bewässerung neben der Bohrung für die Pflanze noch eine weitere Bohrung. Die Petrischale wurde von zwei Klebstreifen zusammengehalten (Abb. 4). Die Bewässerung erfolgte nach Bedarf im Abstand von 3 bis 14 Tagen mittels einer Spritze (50 ml, Firma Plastipak). Der jeweilige Bedarf wurde anhand des Gewichts der Petrischalen festgestellt.

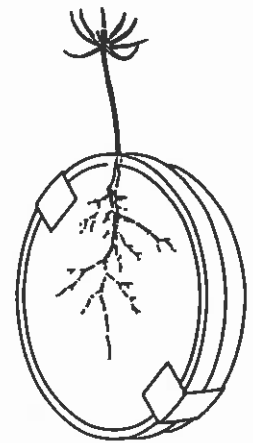


Abb. 4: Für die unsterile Synthese und Kultivierung verwendetes System.

Für die Synthese der Mykorrhizen wurden unterschiedliche Inokula verwendet:

Mykorrhizierte Wurzeln von *Fagus sylvatica* (*Fagihiza rosea*, *Cenococcum geophilum*).

Mykorrhizierte Wurzeln von *Picea abies* (*Dermocybe cinnamomea*, *Laccaria amethystina*, *Lactarius mitissimus*, *Xerocomus badius*).

Teile von Fruchtkörpern (*Amphinema byssoides*, *Laccaria amethystina*, *Thelephora terrestris*).

Myzelkultur auf Torf (*Amanita muscaria*).

Myzel aus Flüssigkultur (*Laccaria bicolor*, *Pisolithus tinctorius*).

Um größere Ausfälle während der Kultivierung durch Fraß von Trauermückenlarven (Sciaridae) zu vermeiden, wurde dem Gießwasser bei Bedarf 0.04 % (vol) Ambush (Wirksubstanz: 250g/l Permethrin, Firma ICI) zugegeben. Gegen Spinnmilben mußte mehrfach mit Metasystox (0.3 % (vol)) behandelt werden (Wirksubstanz: 250 g/l Oxydemetonmethyl, Firma BAYER). Der relativ begrenzte Schaden durch teils zahlreich auftretende Collembolen wie *Isotoma denticulata* und *Proisotoma minima* (Gisin 1960) wurde hingenommen.

4. UNTERSUCHUNG DER EKTOMYKORRHIZEN

Eine ausführliche Darstellung der Methodik zur Identifikation, Untersuchung und Dokumentation von Mykorrhizen geben Agerer (1986 a), Gronbach (1988) und Uhl (1988). In Abb. 5 sind die wichtigsten Schritte in einer Übersicht zusammengefaßt. Als Bestimmungsliteratur wurden verwendet: Dennis (1981), Jülich (1984), Moser (1983). Die Benennung nicht identifizierter Mykorrhizen ist bei Weiss & Agerer (1988) dargestellt. An dieser Stelle soll nur auf abweichende Verfahren eingegangen werden.

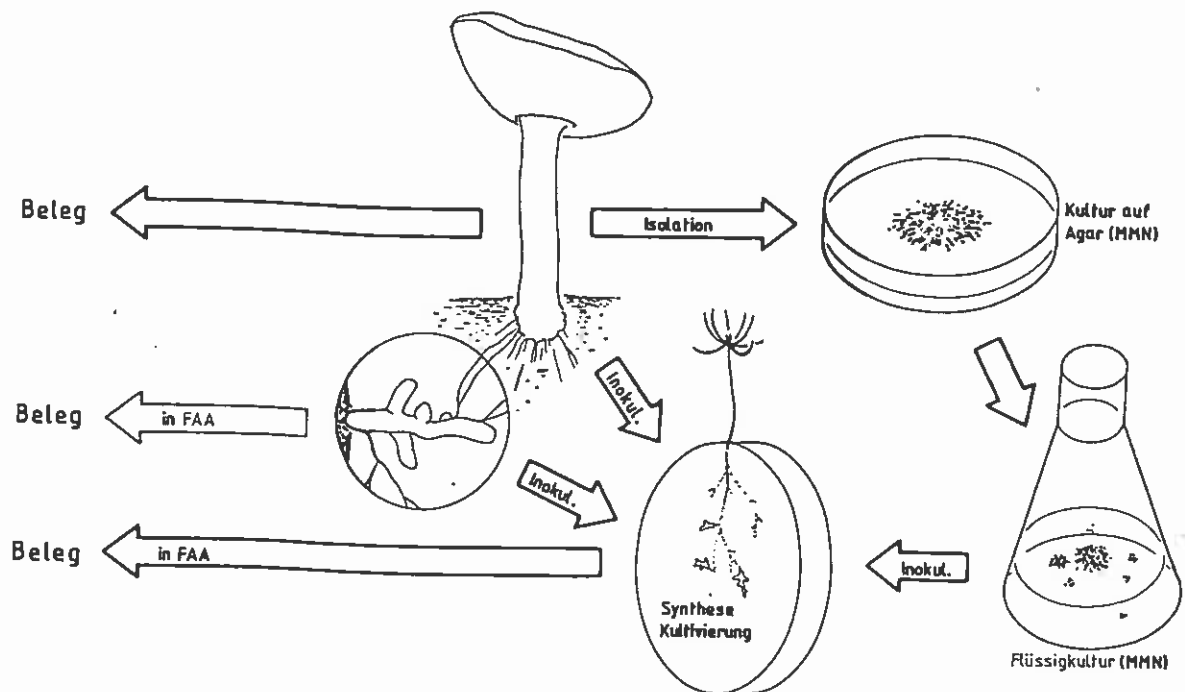


Abb. 5: Übersicht zur Identifikation, Untersuchung und Dokumentation von Ektomykorrhizen.

Für eine verbesserte photographische Darstellung der Mykorrhizen wurde die in Abb. 6 dargestellte Vorrichtung verwendet. Mit Hilfe der "dritten Hand" wird eine optimale Orientierung der Ektomykorrhiza ermöglicht. Zur Vermeidung von Schatten und Reflexionen kann die Ektomykorrhiza in einem ausreichenden Abstand vom Hintergrund positioniert werden. Durch eine gewisse Entfernung der Ektomykorrhiza vom Wasserspiegel läßt sich zudem eine Störung

durch die in der Regel verschmutzte Wasseroberfläche vermeiden. Die am Rand des Gefäßes angebrachte schwarze Folie sorgt durch ihre Form für eine schnelle Beruhigung der Wasseroberfläche, was Unschärfen bei den oft langen Belichtungszeiten verhindert. Der Hintergrund (Boden) läßt sich in Farbe und Helligkeit entsprechend der darzustellenden Details und der Färbung der Mykorrhiza optimieren. Die so gewonnenen Diapositive dienen als Belege (hinterlegt in M.). Eine Aufnahme dieser Abbildungen in die vorliegende Arbeit war aus Kostengründen leider nicht möglich.

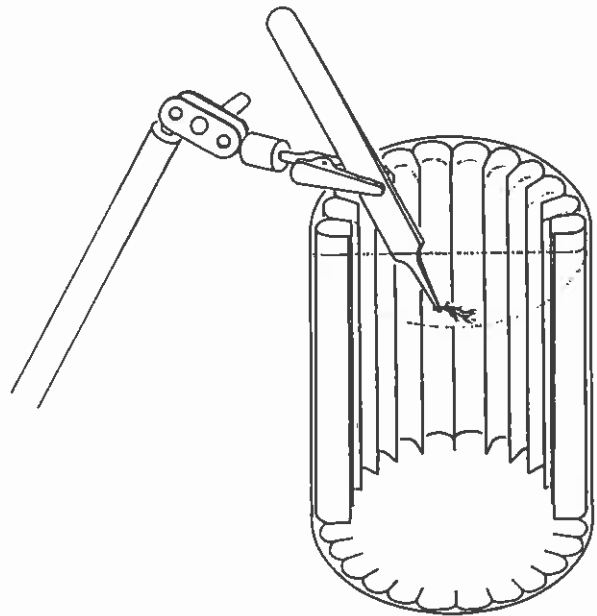


Abb. 6: Vorrichtung zur Fotografie der Ektomykorrhizen.

Im Gegensatz zu dem im Freiland gewonnenen Probenmaterial erfolgte die Untersuchung der synthetisierten Mykorrhizen direkt im Substrat ohne Bedeckung durch Wasser. Hierdurch blieb die natürliche Orientierung der Cystiden sowie der abziehenden Hyphen und Rhizomorphen und deren Verbindung zum Substrat erhalten. Als problematisch erwies sich in solchen Untersuchungen eine Erwärmung der Ektomykorrhizen durch die Beleuchtung, was mit Hilfe von Wärmefiltern vor den Lampen verhindert werden muß.

Die Präparation des Mantels, sowie ein Teil der Längs- und Querschnitte wurden, abweichend von der bei Agerer (1986 a) dargestellten Technik, unter dem Stereomikroskop (25 x) unter Verwendung von Rasierklingsplitttern durchgeführt. Das so gewonnene Material wurde teils in Milchsäure (90%) überführt und das aufgebrachte Deckglas durch Entellan (Schnelleindeckmittel, MERCK) fixiert, teils erfolgte der Einschluß in Polyvinylalkohol.

Die Präparation des Mantels, sowie ein Teil der Längs- und Querschnitte wurden, abweichend von der bei Agerer (1986 a) dargestellten Technik, unter dem Stereomikroskop (25 x) unter Verwendung von Rasierklingsplitttern durchgeführt. Das so gewonnene Material wurde teils in Milchsäure (90%) überführt und das aufgebrachte Deckglas durch Entellan (Schnelleindeckmittel, MERCK) fixiert, teils erfolgte der Einschluß in Polyvinylalkohol.

Polyvinylalkoholeinbettung

(nach O. Holdenrieder, pers. Mitt., verändert)

Dieses Einschlußmedium eignet sich nur für Organismen mit dickwandigen Zellen. Die dünnwandigen Hyphen der meisten Mykorrhizen kollabierten in diesem Medium.

1.7 g Polyvinylalkohol werden mit 7 ml Aceton zu einer Suspension verrieben. Nach Zugabe von 10 ml demin. Wasser, 1 ml Glycerin und 10 ml Milchsäure wird abermals zu einer Suspension verrührt. Die Suspension wird in ein Schraubdeckelglas abgefüllt und auf dem Wasserbad bis zur vollständigen Lösung des Polyvinylalkohols erhitzt.

Mit dieser Lösung hergestellte Präparate sind nach einem Tag gebrauchsfertig.

Gewinnung von Serienschnitten

- Fixierung: 1 - 4 Std. bei 4°C in Fixierlösung (s.u.).
- Fixierlösung (Hoffmann pers. Mitt., verändert)
- 5 ml Glutardialdehyd (25 %)
- 10 ml Formaldehyd (10 %):
2.5 g Paraformaldehyd in 15 ml dest. H₂O auf 60 - 70°C erhitzen. Unter Rühren 1 n NaOH zutropfen (2 - 3 Tropfen) bis Paraformaldehyd gelöst ist. Mit dest. H₂O auf 25 ml auffüllen.
- 25 ml Cacodylatpuffer (0.2 m):
21.4 g Na-Cacodylat und 5.6 ml 1 n HCl mit dest. H₂O auf 500 ml auffüllen. Mit 1 n HCl auf pH 7.4 einstellen.
- 10 ml 2%ige Lösung von Coffein in Cacodylatpuffer.
- Auswaschen: 30 min in Gemisch (1:1) aus Cacodylatpuffer (s.o.) und dest. H₂O.
- Entwässerung: je 30 min in 20 % Ethanol, 40 % Ethanol, 70 % Ethanol und 96 % Ethanol.
- Infiltration: 24 Std. in Gemisch (1:1) aus 96 % Ethanol und Historesin (Firma LKB).
- 24 Std. in Historesin (Firma LKB).
- Einbettung: in Gemisch (15 : 1) aus Historesin (Firma LKB) und Härter (Firma LKB) in Histomolds 2 x 15 mm (Firma LKB).
- Polymerisation: 24 Std.
- Schneiden: Vor dem Schneiden erhielten die Blöcke seitliche Markierungen. Dies ermöglichte später eine einfache Zuordnung der verschiedenen Partien der Ektomykorrhiza in unterschiedlichen Schnitten.
- Das Schneiden erfolgte an einem Rotationsmikrotom (Firma Jung, Messer D). Die Schnittdicke variierte dabei zwischen 30 µm (äußerer Bereich der Ektomykorrhizen mit abziehenden Hyphen und Manteloberfläche) und 3 µm (medianer Längsschnitt).
- Zur Streckung wurden die Schnitte in Serie auf einen mit demin. Wasser bedeckten Objektträger aufgebracht, wobei eine gleichsinnige Orientierung der Schnitte sichergestellt wurde.
- Antrocknen: 12 Std bei 70°C im Trockenschrank.

Eindecken: in Entellan (Schnelleindeckmittel MERCK) mit Deckglas 76 x 26 mm.

Aushärtung: 12 Std.

5. ONTOGENIE UND WACHSTUM

Zur Erfassung der Entwicklung und des Wachstums der untersuchten Ektomykorrhizen wurden ausgewählte Kurzwurzeln im Abstand von mehreren Tagen fotografiert. Auf der Grundlage der so gewonnenen Erkenntnisse konnten Stadien in unterschiedlichen Altersstufen für die anatomische Untersuchung ausgewählt werden.

Die Darstellung der Altersstadien erfolgt im Maßstab (500 : 1). Dies ermöglicht eine für einen Vergleich günstige gekoppelte Abbildung von Mantelaufsichten und Längsschnitt sowie mehrerer Partien einer Mykorrhiza. Die Anordnung der abgebildeten Partien erfolgt entlang der Mittelachse. Parallel zu den Darstellungen der Anatomie wird der Habitus der untersuchten Mykorrhiza sowie ein schematischer Schnitt abgebildet

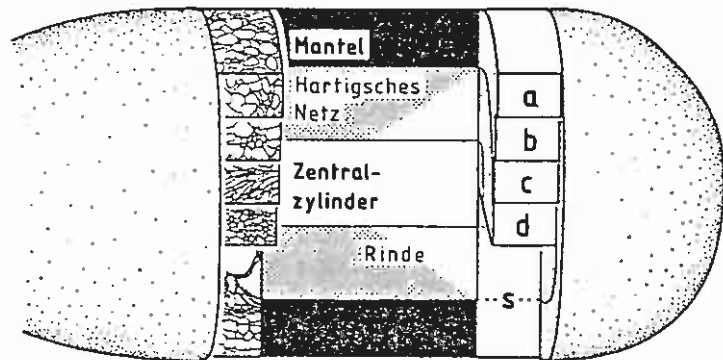


Abb. 7: Schema zur Darstellung der Ontogeniestadien. Links: Darstellung der Anatomie. Mitte: Schematischer Schnitt durch die Ektomykorrhiza mit Markierung der verschiedenen Bereiche: Mantel (schwarz), Hartigsches Netz (Rasterung), Rinde, Zentralzylinder. Rechts: Bezeichnung der Ebenen in der Darstellung der Anatomie: a: Manteloberfläche. b: Äußere Mantellage. c: innere Mantellage. d: Mantelinnenfläche. s: Längsschnitt (median).

(Abb. 7). In diesem Schnitt sind der Mantel (schwarz), das Hartigsche Netz (Rasterung), die Rinde sowie der Zentralzylinder abgebildet. Teils in der Rinde auftretende metacutinisierte Schichten sind als Linien dargestellt. Die in ihrer Anatomie dargestellten Partien der Mykorrhiza sind entsprechend markiert.

Auf der Grundlage von photographischen Aufnahmeserien der Entwicklung einzelner Ektomykorrhizen konnte das Wachstum der Mykorrhizen erfaßt werden. Eine statistische Auswertung der wenigen so erhaltenen Daten war nicht möglich. Als Orientierungswert für folgende Untersuchungen wird die jeweils ermittelte maximale Wachstumsrate angegeben. An den beiden Arten *Lactarius mitissimus* und *Pisolithus tinctorius* wird das Wachstum einer Ektomykorrhiza exemplarisch dargestellt.

6. ERFASSUNG DER PARAMETER DES WURZELSYSTEMS

Zur Untersuchung der Reaktion des Wurzelsystems und der Mykorrhizen von *Picea abies* auf Belastung wurde die Anzahl der mykorrhizierten und der nicht mykorrhizierten Wurzelspitzen pro Zentimeter Wurzellänge erfaßt. Dies erfolgte an Langwurzeln sowie an Kurzwurzeln ab einer Länge von 2 mm für das gesamte Wurzelsystem. Zur Überprüfung der Zählungen wurde die Mykorrhizierung an einzelnen Wurzelspitzen mikroskopisch überprüft.

Es ergaben sich folgende Parameter:

Gesamtlänge des Wurzelsystems	(Gesamtlänge der Langwurzeln und der Kurzwurzeln ab 2 mm Länge)
Verzweigungsdichte	(Verzweigungen / Wurzellänge)
Mykorrhiza-Frequenz	(Anzahl der Mykorrhizen / Anzahl der Kurzwurzeln)

Die statistische Auswertung erfolgte durch Herrn M. Pietschmann. Als statistisches Testverfahren wurde der nicht parametrische Test nach Mann-Whitney verwendet, da für die ermittelten Werte in der Regel keine Normalverteilung gegeben war.

7. WURZELKAMMERN

Mit einjährigen Fichtensämlingen (Staatliche Samenklinge und Pflanzgarten Laufen, Herkunft 84019) sollte das Wurzelwachstum und die Mykorrhizierung unter Belastung erfaßt werden. Um eine kontinuierliche Kontrolle des Wurzelraums zu ermöglichen wurden die Fichten in flache Kammern aus Plexiglas (Abb. 8) verpflanzt. Ein Teil dieser Kammern war zur Verwendung unterschiedlicher Substrate in der Mitte unterteilt.

Aufbau der Wurzelkammern

Das von den Pflanzen durchwurzelte Substrat befindet sich zwischen zwei Plexiglasplatten (25 x 35cm) (Abb. 8, 9). An den Außenseiten verhindern Lochleisten ein Herausfallen des Substrats. Nach oben hin schützt eine Abdeckung mit Hartschaumstreifen vor zu starker Austrocknung. Durch die Verschraubung der Plexiglasplatten mit den Lochleisten ist der Wurzelraum von beiden Seiten für Entnahmen von Proben zugänglich. Zur Verwendung unterschiedlicher Substrate in einer Kammer wird der Wurzelraum durch einen Streifen Hartschaum geteilt. Als Licht- und Kratzschutz sind die Plexiglasplatten beiderseits mit schwarzen Polyethylenplatten abgedeckt.

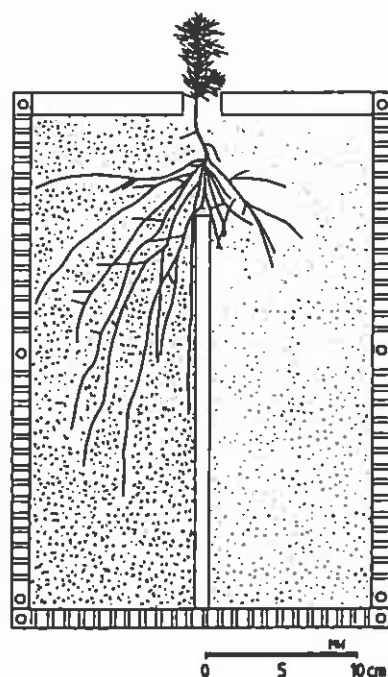


Abb. 8: Gesamtansicht einer Wurzelkammer mit zwei getrennten Substraten.

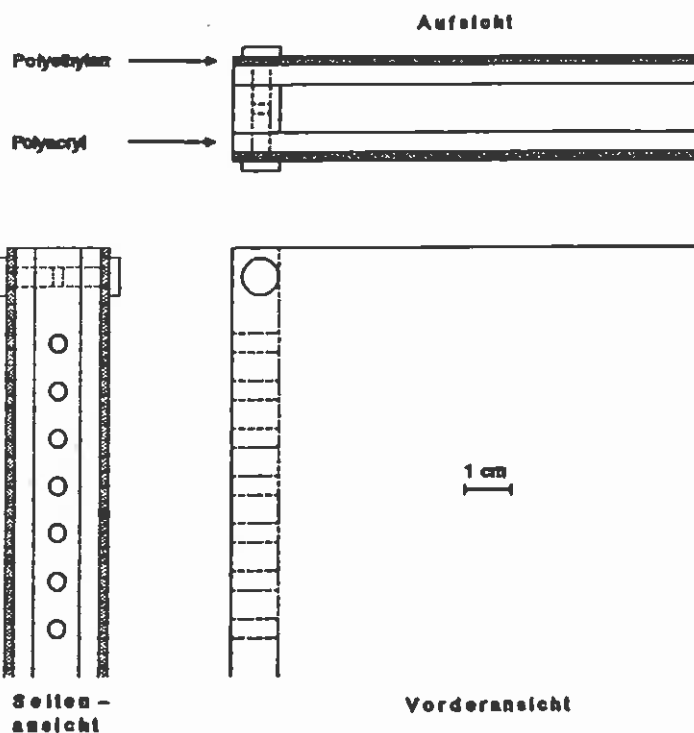


Abb. 9: Ausschnitte der Aufsicht, der Seitenansicht und der Vorderansicht einer Wurzelkammer.

Zur Erfassung des Wurzelwachstums wurde im Abstand von 6 bis 20 Tagen der jeweilige Neuzuwachs der Wurzeln protokolliert. Hierzu waren auf die Plexiglasplatten dünne, durchsichtige Polyethylenfolien aufgebracht worden.

Zum Ende des Experiments wurden die Pflanzen aus den Platten entnommen und von anhaftendem Substrat befreit. Die Ermittlung der Biomasse (Trockengewicht) erfolgte getrennt nach den einzelnen Fraktionen (Sproß bis zum Wurzelhals, Wurzeln in Substrat a, Wurzeln in Substrat b - vergl. Abb. 8).

8. SUBSTRATE

Für die Synthese der Mykorrhizen in Petrischalen (vergl. Abb. 4) kamen unterschiedliche Substrate und Substratgemische zum Einsatz. Von den unten aufgeführten Substraten wurden die Substrate 1, 2 und 3 (Torf, HzW und HzB) verwendet. Außerdem wurden ein Torf-Perlite (10 : 1) Gemisch sowie ein Torf-Laube (1 : 1) Gemisch verwendet. Das hierzu verwendete Laub (Buche) stammte aus der Ol-Lage eines Buchenbestandes auf leicht podsolierter Parabraunerde aus Lößlehm (Kranzberger Forst, westl. Freising).

Material und Methoden

Die im folgenden dargestellten Substrate wurden in den Wurzelkammern und teilweise für die Synthesen (s.o.) verwendet. Die Ermittlung der Nährelementgehalte erfolgte durch Herrn T. Pfirrmann (Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München).

- 1 (Torf) Torf.
- 2 (HzW) verrottetes Holz (*Picea abies*, Weißfäule).
- 3 (HzB) verrottetes Holz (*Picea abies*, Braunfäule).
- 4 (20%) Oberboden (Ol - Ah) einer podsolierten Braunerde aus Granit aus dem Bayerischen Wald (Ludwigsreut) + 20%(vol) Holz (s. Substrat 2).
- 5 (50%) Oberboden (Ol - Ah) einer podsolierten Braunerde aus Granit aus dem Bayerischen Wald (Ludwigsreut) + 50%(vol) Holz (s. Substrat 2).
- 6 (Bv) Bv-Horizont (10 - 40cm Tiefe) einer podsolierten Braunerde aus Granit aus dem Bayerischen Wald (Ludwigsreut).

	Torf	HzW	HzB	20%	50%	Bv
pH-H ₂ O	3.30	3.68	3.6	3.4	3.4	4.6
pH-CaCl ₂	2.95	3.38	3.3	3.13	3.12	4.48

Gesamtgehalte (in mg/g)

C	490	490	520	400	440	42
N	8.4	3.6	1.5	12	11	1.5
C/N	58.3	136	346	33.3	40	28

Nährelemente (in µg/g) - löslich (NH₄Cl-Perkolation nach T. Pfirrmann, pers. Mitteil.)

Al	164	38	20	460	344	830
Ca	1860	1820	2040	2300	2380	410
Cd	< 0.07	0.3	< 0.06	0.66	0.14	< 0.06
Cu	< 0.2	1.2	0.6	1.5	< 0.2	< 0.2
Fe	66	62	14.4	386	282	310
K	74	780	780	440	580	188
Mg	1400	262	270	440	420	117
Mn	18	480	520	164	280	28
Na	320	72	64	164	136	55
P	34	116	58	178	168	< 5
Pb	< 1.1	< 1.0	< 1.0	36	32.0	3.5
S	288	64	14	162	120	74
Sr	6.5	5.4	2.6	8.8	8.8	1.1
Zn	16.2	70	44	72	80	15

9. BAUMSCHULE

Aus der Baumschule in Laufen (Staatliche Samenklinge und Pflanzgarten, 8229 Laufen/Obb.) wurden sowohl das Samenmaterial als zum großen Teil auch die verwendeten Sämlinge und Stecklinge bezogen. Das dort angezogene Pflanzenmaterial war in der Regel mit den in den Anzuchtbeeten der Baumschule vorhandenen Mykorrhizapilzen infiziert. Es wurde daher versucht, in mehreren Begehungen 1987 das Spektrum der dort vorkommenden Pilze anhand der Fruchtkörper zu erfassen. Ein Teil der beobachteten Mykorrhizapilze wird mehrfach aus Baumschulen beschrieben und scheint für die dort auftretende, vom natürlichen Waldbestand abweichende Population charakteristisch zu sein. Dies waren die häufig beobachteten Pilze *Amphinema byssoides* (Fassi & Vecchi 1962), *Hebeloma mesophaeum* (Benecke & Göbl 1974, Fassi & Fontana 1966) (Abb. 10), *Laccaria laccata* (Fassi & Fontana 1966, Thomas & Jackson 1979) (Abb. 11) und *Thelephora terrestris* (Fassi & Fontana 1966, Thomas & Jackson 1979) (Abb. 84). Als selten aufgetretene Mykorrhizapilze fanden sich außerdem *Hebeloma hiemale*, *H. perpallidum*, *Inocybe bresadolae* und *Sphaerosporella brunnea*.

Neben den festgestellten Mykorrhizapartnern fanden sich als Saprophyten *Coprinus comatus*, *Crucibulum laeve*, *Cyathus striatus*, *Cyathus olla*, *Dacrymyces spec.*, *Gerronema marchantiae* und *Nidularia fracta*.

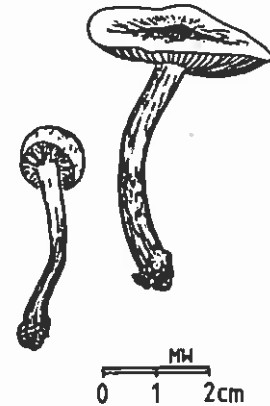


Abb. 10: *Hebeloma mesophaeum*

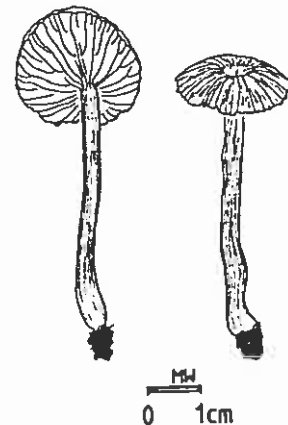


Abb. 11: *Laccaria laccata*

C. UNTERSUCHUNGSERGEBNISSE

TEIL I: DIE EKTOMYKORRHIZEN - BESCHREIBUNG, SYNTHESE

1. BESTIMMUNGSSCHLÜSSEL

Die beiden hier angebotenen Bestimmungsschlüssel (binärer Bestimmungsschlüssel, synoptischer Bestimmungsschlüssel) umfassen nur die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Ektomykorrhizen. Die Schlüssel beziehen sich auf die in Kultur beobachteten Merkmale (außer *Piceirhiza chordata* und *P. spinifera*) voll entwickelter Mykorrhizen. Infektions- und junge Entwicklungsstadien wie sie in der Ontogenie der einzelnen Mykorrhizen vorgestellt werden, wurden nicht berücksichtigt.

BINÄRER SCHLÜSSEL

- 1 Mykorrhiza schwarz, meist kurz keulig, Mantel in Aufsicht mit "Sternmuster"

Cenococcum geophilum

- 1' Mykorrhiza nicht schwarz, ohne "Sternmuster"

- 2 Mantel plectenchymatisch

- 3 abziehende Hyphen mit einfachen Septen, diese mit deutlichen doliporusartigen Strukturen

Fagirhiza rosea

- 3' abziehende Hyphen mit Schnallen

- 4 Spitzen der Mykorrhizen violettblau, Mantel in tieferen Schichten stellenweise pseudoparenchymatisch

Laccaria amethystina
Laccaria bicolor

- 4' Spitzen der Mykorrhizen nie violett, Mantel in tieferen Schichten nicht pseudoparenchymatisch

- 5 Mykorrhiza mit dickwandigen Cystiden

Thelephora terrestris

- 5' Mykorrhiza ohne Cystiden

- 6 Mykorrhiza braun, teils mit dunkelbraunen bis schwarzen Adern. Hyphen teils mit braunen kristallinen Auflagerungen.

Pisolithus tinctorius

- 6' Mykorrhiza mit gelben Tönen oder weiß. Hyphen nicht mit kristallinen Auflagerungen.

- 7 Abziehende Hyphen warzig

Amphinema byssoides

- 7' Abziehende Hyphen glatt

Dermocybe cinnamomea

- 2' Mantel pseudoparenchymatisch

- 8 Mantel in tieferen Lagen mit Lactiferen. Mykorrhiza orangebraun

Lactarius mitissimus

- 8' Mantel ohne Lactiferen

- 9 Abziehende Hyphen mit Schnallen. Mantel über 40 µm dick, äußere Lagen isodiametrisch, tiefere Lagen plectenchymatisch. Mykorrhiza braun bis dunkelbraun mit körniger Oberfläche.

Piceirhiza nigra

- 9' Mykorrhiza anders. Mantel bis 30 µm dick.

- 10 Mykorrhiza mit Cystiden. Durchmesser der Mantelzellen unter 15 µm.

Piceirhiza spinifera

- 10' Mykorrhiza ohne Cystiden. Durchmesser der Mantelzellen bis 25 µm.

Piceirhiza chordata

SYNOPTISCHER SCHLÜSSEL

Dieser Schlüssel ermöglicht eine einfache Einordnung neu gefundener Mykorrhizen sowie eine Erweiterung mit zusätzlichen Merkmalen. Er bietet sich zudem für eine computergestützte Bearbeitung an.

Die einzelnen Arten werden im Schlüssel durch den jeweils ersten Buchstaben des Gattungsnamens und des Epithetons abgekürzt (s.u.).

Amphinema byssoides	Ab
Cenococcum geophilum	Cg
Dermocybe cinnamomea	Dc
Fagirhiza rosea	Fr
Laccaria amethystina	La
Laccaria bicolor	Lb
Lactarius mitissimus	Lm
Piceirhiza chordata	Pc
Piceirhiza nigra	Pn
Piceirhiza spinifera	Ps
Pisolithus tinctorius	Pt
Thelephora terrestris	Tt

Die Häufigkeit der Ausprägung der einzelnen Merkmale wird im Schlüssel nach folgendem Schema dargestellt:

(Merkmal kommt selten vor oder undeutlich ausgeprägt)
 Merkmal kommt teils vor
 Merkmal kommt immer vor

Hinweise zur Benutzung: Die Auswahl der für die Bestimmung verwendeten Merkmale bleibt dem Benutzer überlassen. Zur Bestimmung einer Ektomykorrhiza ist aus den für die einzelnen Merkmale angegebenen Arten jeweils die Schnittmenge zu bilden.

Beispiel: Merkmal 1: Aa, Bb, Cc
 x Merkmal 2: Bb, Cc, Dd.
 Schnittmenge: Bb, Cc.
 x Merkmal 3: Aa, Bb.
 Schnittmenge: Bb - entspricht gesuchter Art.

MORPHOLOGIE

Verzweigung

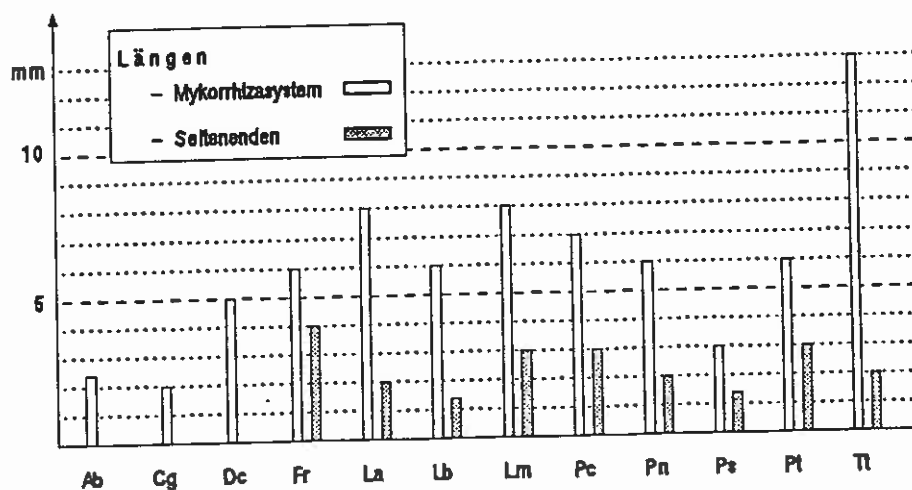
Mykorrhiza verzweigt
 (Dc), Fr, La, Lb,
 Lm, Pc, Pn, Ps,
 Pt, Tt,



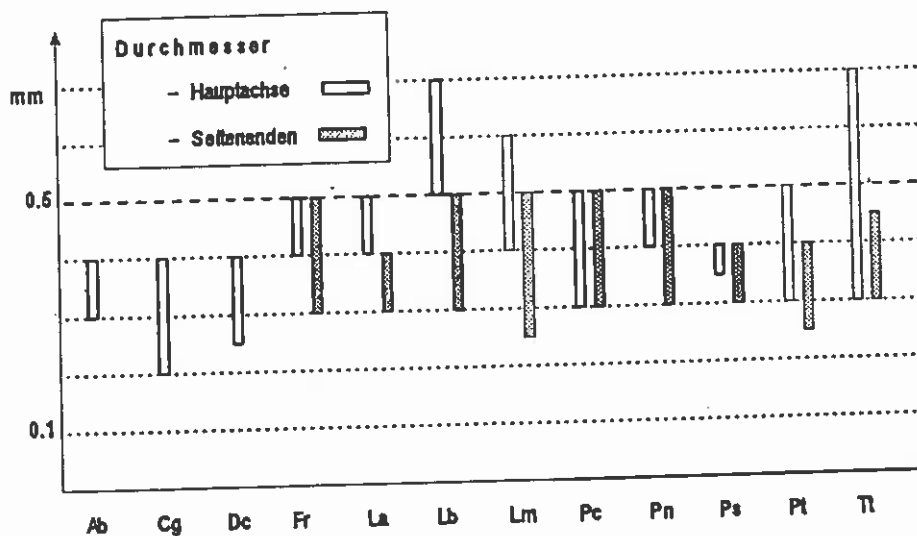
Mykorrhiza unverzweigt
 alle Arten



Länge des Mykorrhizasystems und der Seitenenden



Durchmesser der Achsen und der Seitenenden



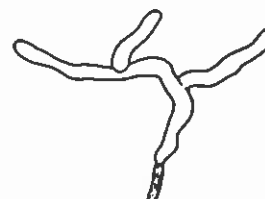
Form der Seitenenden und Achsen

gestreckt

Ab, Cg, (Dc), Fr,
La, Lb, Lm, Pc,
Pn, Ps, Pt, Tt



gekrümmt, geschlängelt
(Ab), Dc, Pt



Manteloberfläche

glatt

Lm, Pc, Ps, La, Lb



faserig

Dc, Fr, La, Lb,
Pt, Tt



körnig, warzig

Cg, Pn



kurzstachelig

Lm, Ps



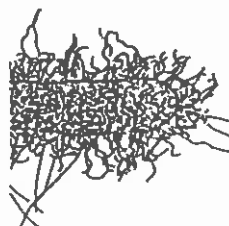
langstachelig

Tt



wollig

Ab



Rindenzellen durchschei-
nend

Pc



Abziehende Elemente

Rhizomorphen

faserig

Dc, Fr, La, Lb,
Pt, Tt



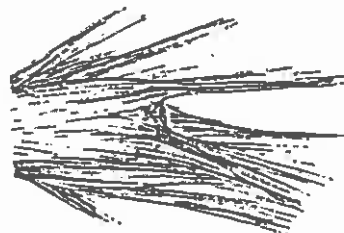
stachelig

Tt



Hyphenfächer, -schleier

(Ab), Dc, La, Lb,
(Pt)



Färbung

Spitzen

blauviolett

La, Lb

Seitenenden

weiß bis schmutzig weiß

Ab, (Fr), Tt

rötlich bis rosa

Fr

gelb bis gelblich

(Ab), Dc

blauviolett

La, Lb

orangebraun

Lm, Ps

hellbraun

La, Lb, Pc, Pt, Tt

dunkelbraun

Pc, Pn, Pt

schwarz

Cg

Rhizomorphen

weiß bis grau

Fr, La, Lb, Pt, Tt

gelb bis gelblich

Dc

braun bis schwarzbraun

Pt, Tt

ANATOMIEAbziehende ElementeSepten

einfach

Cg, Fr, Lm, Pc,
Pn, Ps, Ttdoliporusartige Struktur
deutlich

Fr



Schnallen

Ab, Dc, La, Lb,
Pn, Pt, TtZellwand

glatt

(Cg), Dc, Fr, La,
Lb, Lm, Pc, Pn,
(Pt), Tt

rauh, warzig

Ab, Cg, Pc, Pt,



Kristall, Auflagerungen

(Pc), (Pn), Pt



farblos bis gelblich

Ab, (Cg), (Dc), Fr, La, Lb,
Lm, Pc, (Pn), Ps, Pt, Tt

gelb

Ab, Dc

braun

Cg, Pn, Pt, Tt

Anastomosen

"Kontaktschnallen"

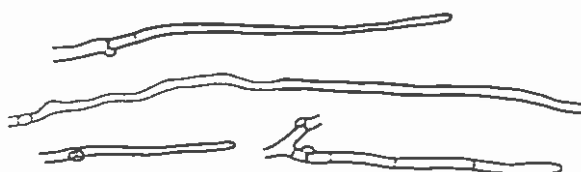
Ab, Dc

MantelCystidendünnwandig, bis 30µm
lang

Lm

dickwandig, über 40µm
lang

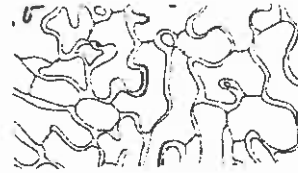
Ps, Tt



Mantel (Fortsetzung)

Septen

deutlich doliporusartige
Strukturen erkennbar
(Dc), Fr, (La),
(Lb), Pc



Schnallen in tieferen
Mantellagen
Pn, Pt, Tt

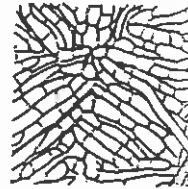


Zellwandfärbung der äußeren Mantellage

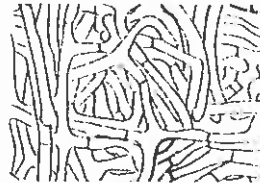
farblos bis gelblich
gelb
gelblich orange
bräunlich
dunkelbraun

Ab, Fr, La, Lb, Pt, Tt
Dc
Lm
Pc, Ps, Pt
Cg, Pn

Hyphenelemente in großflä-
chigem Muster
Sternmuster
Cg



Hyphen netzartig bis
kreisförmig angeordnet
Fr



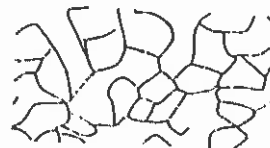
plectenchymatisch

Ab, Cg, Dc, Fr,
La, Lb, Pt, Tt

Hyphen netzig verwachsen
Pt, Tt



in tieferen Lagen pseu-
doparenchymatisch
(Fr), La, Lb



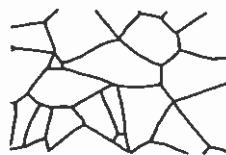
Mantel (Fortsetzung)

pseudoparenchymatisch
(äußere Mantellagen)

Cg, Lm, Pc, Pn, Ps

isodiametrisch

(Lm), Pn, Ps



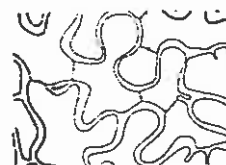
unregelmäßig geformte
Zellen

Cg, Lm, Pc, Ps



epidermoides Muster

Pc



tiefere Lagen plecten-
chymatisch

Cg, Lm, Pn



in tieferen Lagen Lacti-
feren

Lm



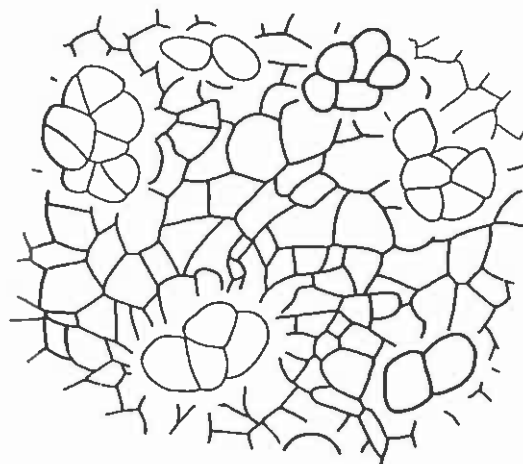
auf Oberfläche dünnwan-
diges Zellnetz

Lm, Ps



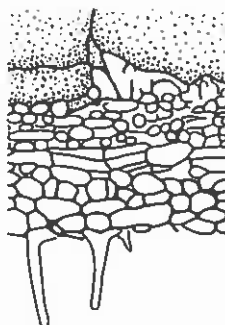
auf Oberfläche Gruppen
kugelliger Zellen

Pn

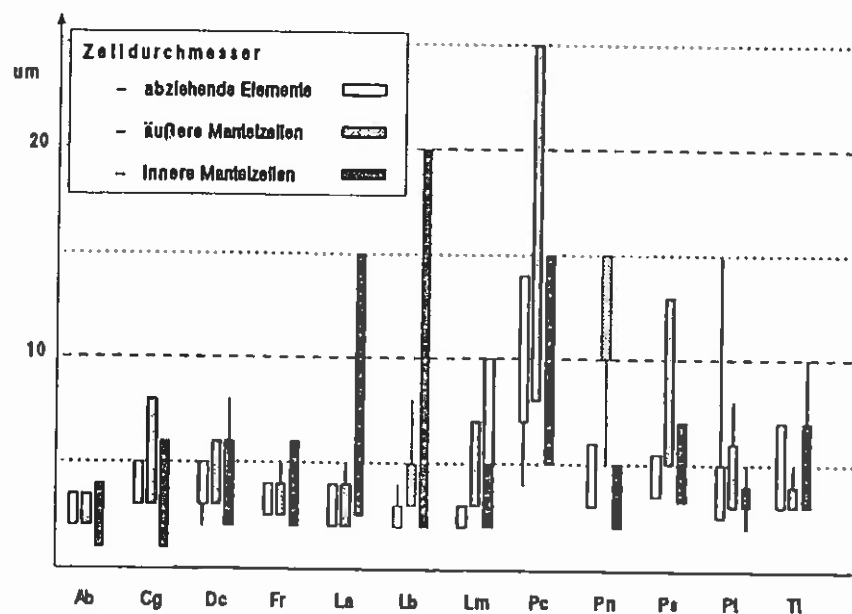


Mantel geschichtet

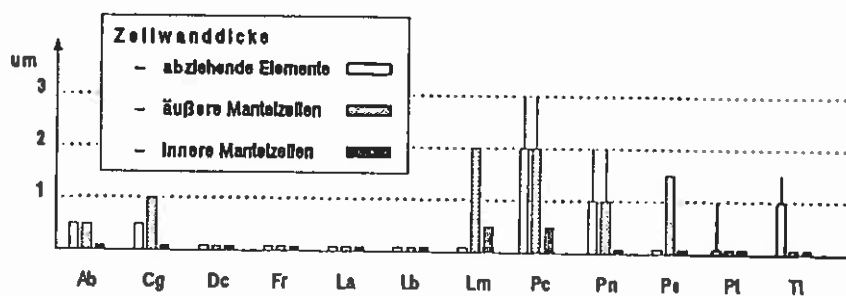
Cg, Dc, Lm, (Pc),
Pn, (Ps)



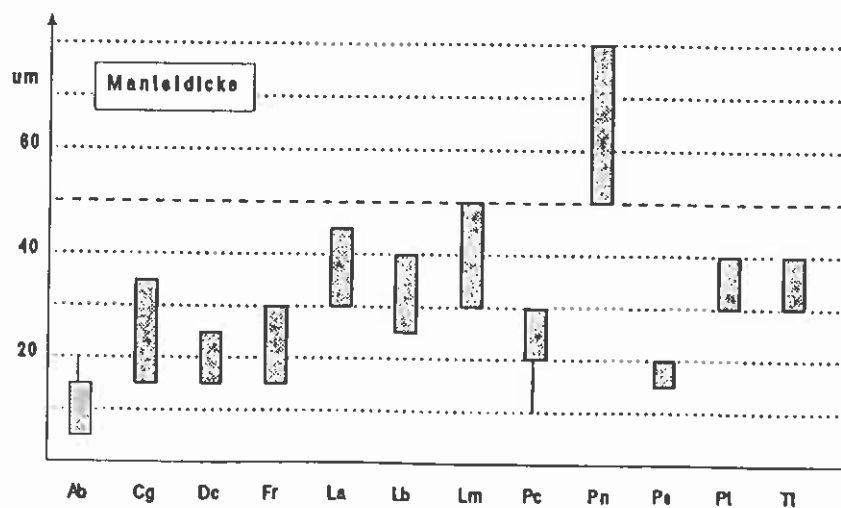
Zelldurchmesser von abziehenden Elementen / äußeren Mantelzellen / tieferliegenden Mantelzellen - für *Lactarius mitissimus* (Lm) Lactiferendurchmesser durch nicht gefüllten Balken dargestellt. (Abweichende Einzelwerte als Linien dargestellt)



Zellwanddicke von abziehenden Elementen / äußeren Mantelzellen / tieferliegenden Mantelzellen



Manteldicke



2. BESCHREIBUNGEN

Die Beschreibungen der im folgenden dargestellten Ektomykorrhizaarten werden, um eine bessere Orientierung zu ermöglichen, in alphabetischer Reihenfolge wiedergegeben. Der überwiegende Teil der hier beschriebenen Ektomykorrhizen wurde an *Picea abies* in künstlichen Systemen (vergl. Abb. 4) synthetisiert. Abweichend davon wurden die beiden Ektomykorrhizaarten *Piceirhiza chordata* und *P. spinifera*, an Stecklingen eines Belastungsexperiments sowie (*P. spinifera*) an Fichten aus einer Baumschule gefunden. Am Ende dieses Abschnitts wird noch auf die beiden Arten *Amanita muscaria* und *Xerocomus badius* eingegangen. Die von beiden Pilzen an *Picea abies* in Synthese gebildeten Ektomykorrhizen gingen durch den Ausfall eines Klimaschranks verloren. Eine Beschreibung der Ektomykorrhizen dieser Arten war daher nicht möglich.

AMPHINEMA BYSSOIDES

(Pers. ex Fr.) J. Erikss.

Beschreibung (Synthese)

Die Synthese wurde mit Fichtensämlingen in Petrischalen (vergl. Abb. 4) durchgeführt. Als Substrat diente verrottetes Holz oder ein Torf-Perlite (10:1) Gemisch.

MORPHOLOGIE (Abb. 12, 13)

Mykorrhizasystem unverzweigt, bis 2,5 mm lang und 0,3 - 0,4 mm im Durchmesser; Form meist gerade, selten leicht gekrümmt; Mykorrhiza locker wollig umhüllt; schwach gelblich-weiß, in älteren Bereichen braune Farbe der Rindenzellen durchscheinend;



Abb. 12: *Amphinema byssoides*. Mykorrhizen unterschiedlichen Alters (Umrisse).

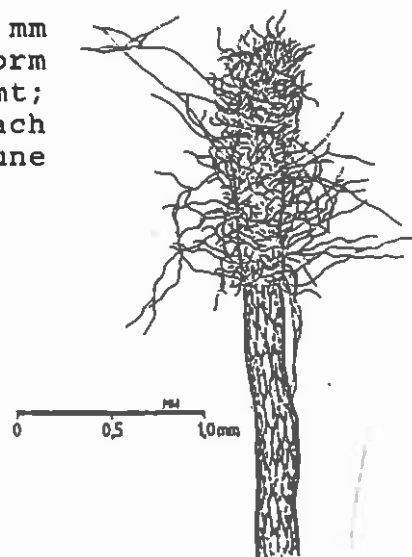


Abb. 13: *Amphinema byssoides*. Habitus einer Mykorrhiza.

ANATOMIE

Abziehende Hyphen (Abb. 14)

Hyphen geschlängelt; Zellen 2 - 3,5 μm im Durchmesser, 40 - 90 μm lang; Zellwand bis 0,5 μm dick, warzig, farblos bis hyalin, teils intensiv gelb; alle Septen mit Schnallen; Anastomosen einfach oder mit Schnalle ("Kontaktschnalle"); Verzweigung teils mit nachfolgender Schnallenbildung (selten Verzweigung aus Bogen der Schnalle);

Rhizomorphen traten in Synthese nicht auf (im Freiland (Abb 16) vorhanden);

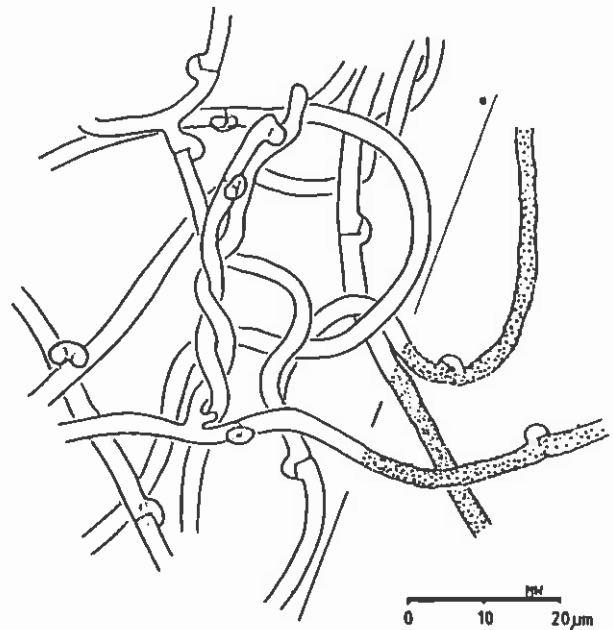


Abb. 14: *Amphinema byssoides*. Abziehende Hyphen (* Zellwand ohne Warzen gezeichnet).

Mantel

Mantelaufsicht (Abb. 15 a)

Plectenchymatische Schicht geschlängelter Hyphen (s. abziehende Hyphen); kontinuierlicher Übergang zu abziehenden Hyphen;

Tieferliegende Schichten (Abb. 15 b)

Dichter plectenchymatisch als Mantelaufsicht; gestreckte, selten unregelmäßig gebuchtete Hyphen; Zellwand glatt, dünn; Septen einfach erscheinend; teils doliporusähnliche Strukturen erkennbar;

Mantelinnenfläche (Abb 15 c)

Teils Stränge parallelverlaufender Hyphen, teils Übergang zu dicht plectenchymatischen, palmettiähnlichen Strukturen; Zelldurchmesser 1 - 4 μm ;

Längsschnitt (Abb. 90 As, Bs)

Mantel (0)5 - 15(20) μm dick; locker plectenchymatisch, nach innen dichter werdend; kontinuierlicher Übergang zu abziehenden Hyphen; keine Schichtung erkennbar;

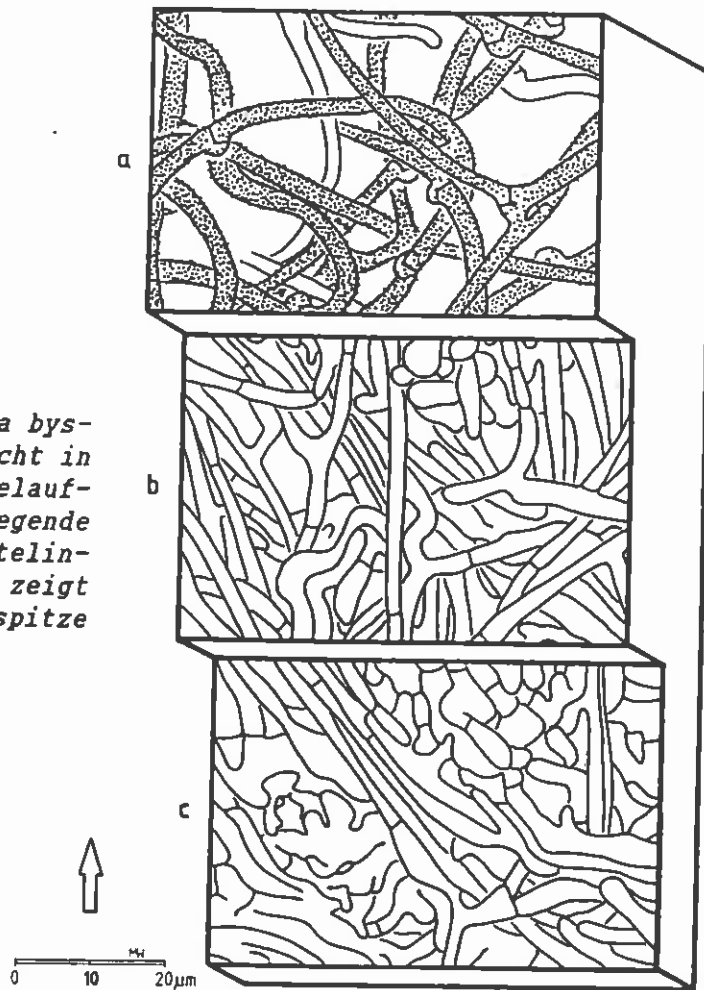
Hartigisches Netz (Abb. 89 As)

Palmetti bis an die Endodermis reichend; um Tanninzellen 1 - 5 μm , um Rindenzellen 2 - 5 μm dick; Loben der Palmetti 1 - 4 μm breit; in Rindenzellen stellenweise blasige, dünnwandige Haustorien mit bis zu 10 μm Durchmesser (hier nicht dargestellt);

Untersuchter Beleg:

Deutschland, Bayern, Pflanzgarten Laufen, unter *Picea abies*, 24.9.87, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss 138. Fruchtkörper und Mykorrhiza (Freiland und Synthese).

Abb. 15: *Amphinema byssoides*, Mantelaufsicht in 3 Ebenen. a: Mantelaufsicht. b: Tieferliegende Schichten. c: Mantelinnenfläche. (Pfeil zeigt Richtung der Wurzelspitze an).



Synthese der Mykorrhiza

Die Synthese der Mykorrhiza von *Amphinema byssoides* wurde mit Fichtensämlingen in Petrischalen (vergl. Abb. 4) durchgeführt. Als Inokulum wurden Fruchtkörperbruchstücke des Pilzes verwendet. Verrottetes Holz (Substrat 2) oder ein Torf-Perlite (10 : 1) Gemisch dienten als Substrat.

Freiland

Im Unterschied zu den synthetisierten Ektomykorrhizen zeichneten sich die im Freiland beobachteten (Abb. 16) neben größeren Dimensionen durch einen teils dichteren hellgelben Mantel sowie zahlreiche, intensiv gelb gefärbte Rhizo-

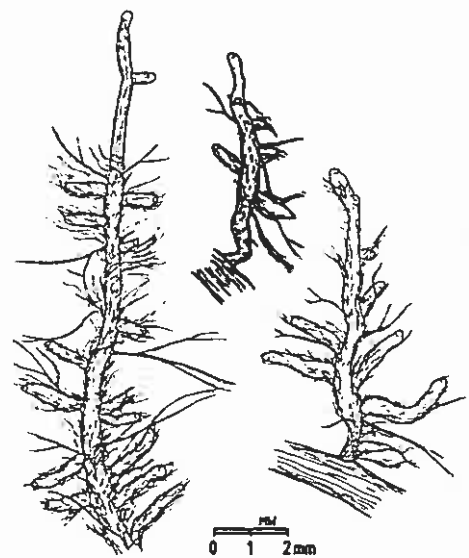


Abb. 16: *Amphinema byssoides*. Mykorrhizen (Freiland).

morphen aus. Die abziehenden Hyphen wiesen mit 3 - 4 μm teils einen größeren Durchmesser auf (Hyphen in den Rhizomorphen 3 - 5 μm im Durchmesser) und waren teilweise dickwandiger (bis 1 μm).

Vergleichbare Mykorrhizen in der Literatur

Weiss & Agerer (1988) beschreiben aus einer Norddeutschen Baumschule eine sehr ähnliche, als *Piceirhiza horti-pallida* bezeichnete Ektomykorrhiza. Neben weitgehender Übereinstimmung mit der oben beschriebenen Ektomykorrhiza von *Amphinema byssoides* finden sich als Unterschiede ein bei *P. horti-pallida* meist dünnerer Mantel sowie mit 4 - 6 μm dickere Hyphen in den Rhizomorphen.

Thomas & Jackson (1979) beschreiben an *Picea sitchensis* aus Baumschulen eine Ektomykorrhiza als Typ B1. Diese stimmt in den meisten angegebenen Charakteristika mit der hier beschriebenen Mykorrhiza von *Amphinema byssoides* überein.

Fassi & Vecchi (1962) beschreiben die Ektomykorrhiza von *Amphinema byssoides* an *Pinus strobus* aus einer Baumschule in Piedmont. Die dort beschriebenen Charakteristika stimmen mit den Beobachtungen zu *Amphinema byssoides* aus der Baumschule in Laufen überein. Abweichend fanden Fassi & Vecchi (1962) ein meist zweizellreihiges Hartigsches Netz.

In den Beschreibungen abweichende Werte für die Manteldicke (hier: (0)5 - 15(20) μm , Weiss & Agerer (1988): 0 - 10 μm , Thomas & Jackson (1979): 2 - 12 μm , Fassi & Vecchi (1962): 10 - 15 μm) sowie für den Durchmesser der Hyphen in den Rhizomorphen (hier: 3 - 5 μm , Weiss & Agerer (1988): 4 - 6 μm , Thomas & Jackson (1979): 4 μm) dürften in der Variabilität sowie unterschiedlichen Baumpartnern begründet liegen. Eine Auftrennung in unterschiedliche Arten scheint nicht gerechtfertigt. Der Name *Piceirhiza horti-pallida* ist daher durch *Amphinema byssoides* zu ersetzen.

CENOCOCCUM GEOPHILUM

Fr.

Erste ausführliche Beschreibung dieser Ektomykorrhiza: Gronbach (1988).

Beschreibung (Synthese)

Die Synthese der Mykorrhiza von *Cenococcum geophilum* wurde mit Fichtensämlingen und -stecklingen in Petrischalen (vergl. Abb. 4) und Torf als Substrat (Substrat 1) durchgeführt.

MORPHOLOGIE (Abb. 17, Abb. 94)

Mykorrhizasystem unverzweigt; gestreckt, teils leicht keulig; bis 2 mm lang und 0,2 - 0,4 mm dick; Oberfläche glänzend, warzig; Mykorrhiza schwarz, von zahlreichen starren oder leicht geschlängelten, schwarzen abziehenden Hyphen umgeben (Abb. 94);



Abb. 17: *Cenococcum geophilum*. Mykorrhizen (Umriss).

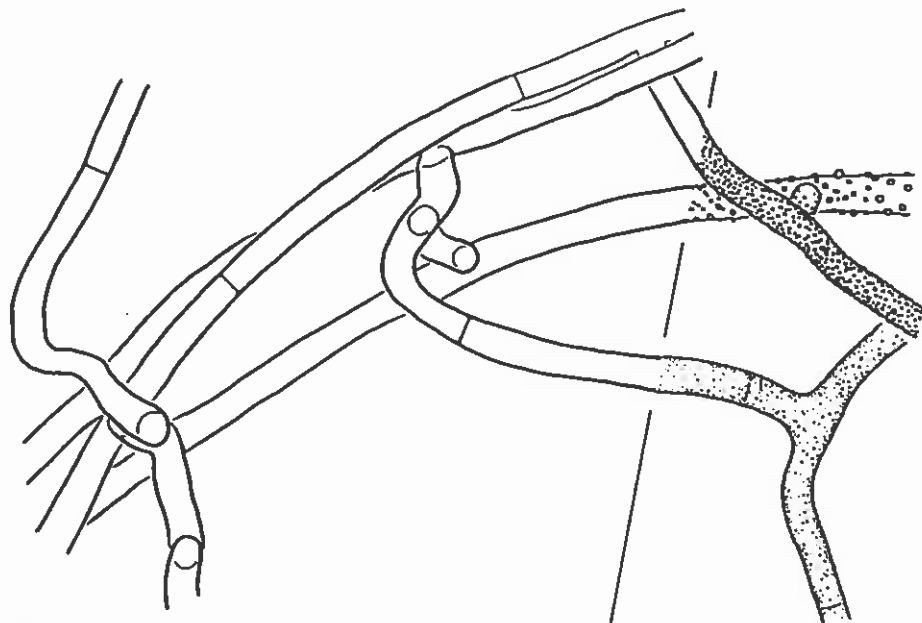


Abb. 18: *Cenococcum geophilum*. Abziehende Hyphen (* Zellwand ohne Warzen gezeichnet; Pfeile: Anastomosen).



ANATOMIE

Abziehende Hyphen (Abb. 18)

Gestreckt oder unregelmäßig gewunden; Durchmesser 3 - 5 μm ; Zelllänge 30 - 80 μm ; Zellwand teils bis 0,5 μm dick, warzig oder mit kugeligen Auflagerungen mit bis zu 1,5 μm Durchmesser; dunkelbraun; Septen einfach; stellenweise zahlreiche, teils septierte Anastomosen;

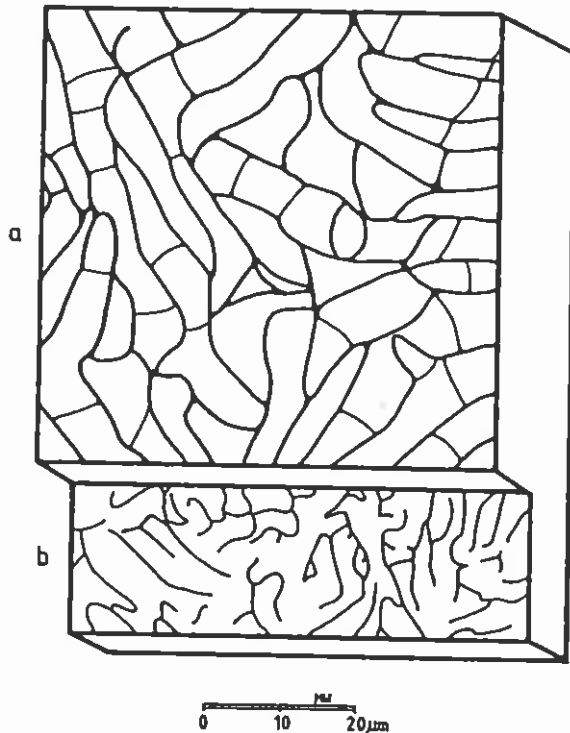


Abb. 19: *Cenococcum geophilum*. Mantelaufsicht in zwei Ebenen. a: Manteloberfläche. b: Mantelinnenfläche.

Mantel

Mantelaufsicht (Abb. 19 a)

Abziehende warzige Hyphen bei Übergang in Mantel teils glatt; Hyphen sternförmig von einem Punkt ausstrahlend; an diesen Punkten teils abziehende Hyphen ansitzend (Abb. 94 E); Abstand der sternförmigen Strukturen 45 - 100 μm ; plectenchymatisch und in älteren Partien durch verschmelzen der Wände pseudo-parenchymatisch (Abb. 19 a); Zellen eckig, gestreckt bis isodiametrisch, 5 - 20 μm lang und 3 - 8 μm im Durchmesser; Zellwand dunkelbraun, in älteren Partien schwarzbraun, 0,5 - 1 μm dick, Septen dünnwandiger;

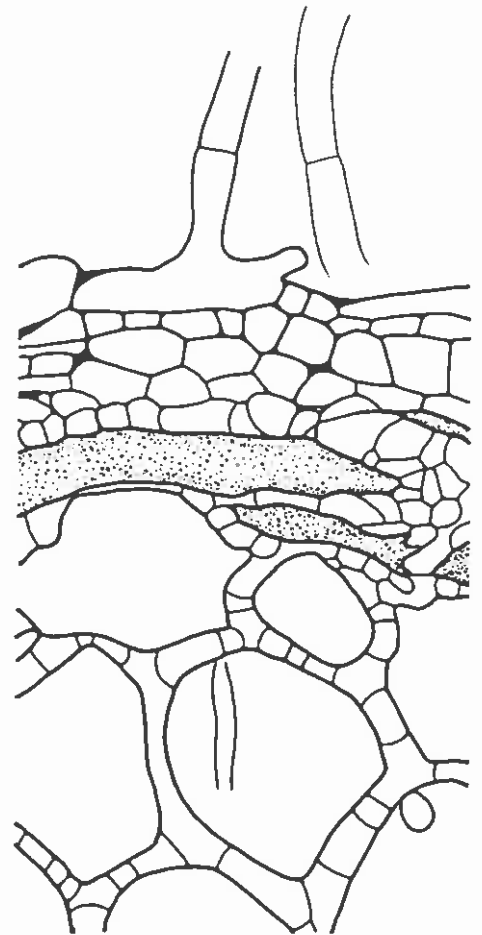


Abb. 20: *Cenococcum geophilum*. Querschnitt durch Mykorrhiza. Zellwände der äußeren Lagen dick, dunkelbraun, die der inneren Lagen dünn und hyalin. In Rindenzellen blasiges Haustorium und intrazelluläre Hyphe.

Tieferliegende Schichten (hier nicht dargestellt)

Von gleichem Aufbau wie äußere Schichten aber Zellwände dünner und heller;

Mantelinnenfläche (Abb. 19 b)

Ohne sternförmiges Muster; dicht plectenchymatische, palmettiähnliche Struktur; Zellwände dünn, farblos bis hyalin; Zelldurchmesser (1) 2 - 6 μm ;

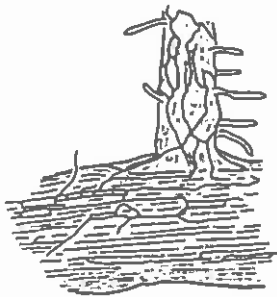
Querschnitt (Abb. 20)

Mantel 15 - 35 μm dick, pseudoparenchymatisch; äußere Schicht mit 2 - 4 Lagen 2 - 6 μm dicker Zellen; Zellwand dunkelbraun bis schwarz; innere Schicht farblos bis hyalin, dünnwandiger und kleinzelliger; 2 - 4 Lagen 2 - 5 μm dicker Zellen; Mantel älterer Mykorrhizen teils bis in die äußeren Teile des Hartigschen Netzes mit schwarzen Zellwänden;

Hartigisches Netz (Abb. 20)

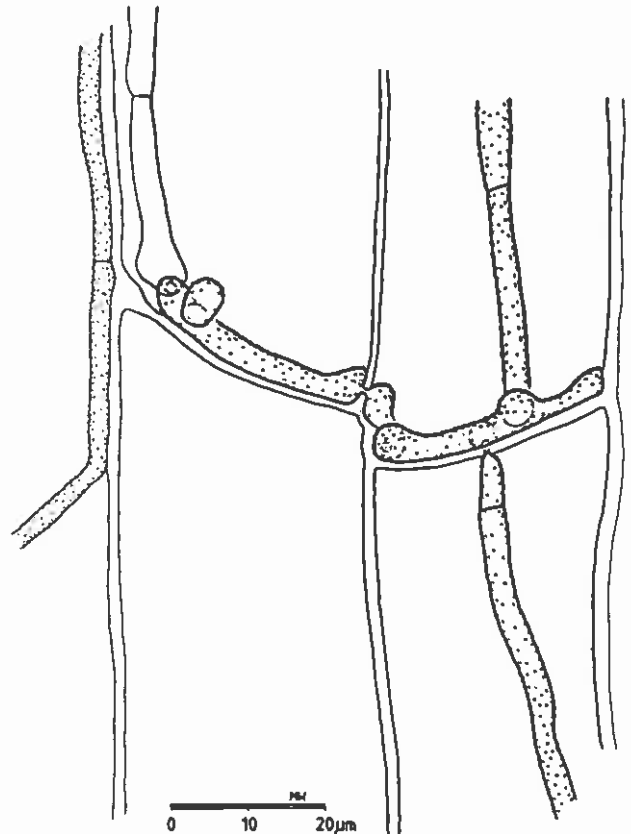
Teils bis Endodermis reichend; um Tanninzellen 1 - 2 Lagen 2 - 6 μm hoher Zellen; um Rindenzellen eine Lage 2 - 4 μm hoher Zellen; Loben der Palmetti 1 - 2 (4) μm breit; in Rindenzellen teils blasige Haustorien mit 1 - 5 μm Durchmesser, selten intrazellulären Hyphen (aufgrund der Präparation in Milchsäure konnte nicht beurteilt werden ob die Rindenzellen, welche intrazelluläre Infektionen aufwiesen, abgestorben waren);

Das zwischen den einzelnen Mykorrhizen entlang der Langwurzeln wachsende Hyphennetz war größtenteils intrazellulär in den äußeren Rindenzellen. (Abb. 21, 22)



0 0,5 1,0 mm

Abb. 21: *Cenococcum geophilum*. Langwurzel mit schwarzem Hyphennetz.



0 10 20 μm

Abb. 22: *Cenococcum geophilum*. Intrazelluläre Hyphen in Rindenzellen der Langwurzeln.

Untersuchte Belege:

- 1 Deutschland, Bayern, Ebersberger Forst nördl. Kirchseeon, Fichten- (Buchen) Bestand, an Buche, 23.8.87, leg. F. Hettich, in Herb. M. Weiss v.131. Mykorrhiza (Freiland). (Abb. 23)
- 2 Deutschland, Bayern, München, Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung, Expositions-kammern, Versuch 16A, in Herb. M. Weiss. Mykorrhiza (Synthese).

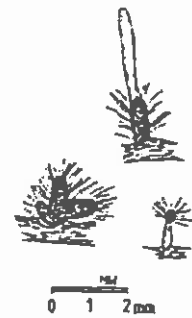


Abb. 23: *Cenococcum geophilum*. Mykorrhizen (Freiland).

Synthese der Mykorrhiza

Die Kultivierung der Mykorrhiza von *Cenococcum geophilum* wurde mit Fichtensämlingen und -stecklingen in Petrischalen und Torf als Substrat (Substrat 1) durchgeführt. Als Inokulum wurden mit dem Pilz mykorrhizierte Wurzeln von *Fagus sylvatica* verwendet (Beleg 1, Abb. 23). Dabei konnten in allen angesetzten Versuchen nach 30 Tagen erste Mykorrhizen beobachtet werden. In Versuchen mit mykorrhizierten Wurzeln eines bereits abgestorbenen Sämlings als Inokulum, konnten nach 43 Tagen Mykorrhizen beobachtet werden.

Die Mykorrhiza von *Cenococcum geophilum* in der Literatur

Eine ausführliche Beschreibung der Ektomykorrhiza von *Cenococcum geophilum* an Fichte sowie eine Diskussion der Literatur findet sich bei Gronbach (1988). Im Unterschied zu den hier in Synthese gebildeten Mykorrhizen waren die von Gronbach (l.c.) in einem natürlichen Waldbestand gefundenen Mykorrhizen länger (bis 10mm) und dicker (bis 0.6mm). Die Wände der Mantelhyphen waren in der Regel verschmolzen und dicker. Diese Unterschiede lassen sich vermutlich auf das geringere Alter der in Synthese gebildeten Mykorrhizen zurückführen. Außerdem beschreibt Gronbach (l.c.) dickere abziehende Hyphen (6 - 8µm). Die von der Autorin beschriebenen Sklerotien traten in Synthese nicht auf.

Fortin et al. (1980) untersuchten die Bildung von Mykorrhizen von *Cenococcum geophilum* an *Pinus strobus* in "growth pouches". Sie fanden wie in den oben dargestellten Untersuchungen eine Ausbreitung des Myzels entlang der Langwurzeln. Die Bildung erster Mykorrhizen konnte bereits nach 2 Wochen festgestellt werden.

DERMOCYBE CINNAMOMEA

(L. ex Fr.) Wünsche

Erstbeschreibung dieser Ektomykorrhiza: Agerer (1987)

Beschreibung (Synthese)

Für die Synthese der Mykorrhiza von *Dermocybe cinnamomea* wurden Fichtensämlinge in Petrischalen (vergl. Abb. 4) mit Torf (Substrat 1) oder verwittertem Holz (Substrat 2) als Substrat verwendet.

MORPHOLOGIE (Abb. 24, 25)

Mykorrhizen bis 5 mm lang und 0,25 - 0,4 mm dick; unverzweigt, unregelmäßig gewunden bis gestreckt; Mykorrhiza von dichten Fächern gelber bis grünlich gelber abziehender Hyphen und Rhizomorphen umhüllt; darunter faserige Oberfläche; Farbe der Mykorrhiza gelb bis grünlich gelb, ältere Partien gelbbraun bis braun (Farbe der Wurzel);

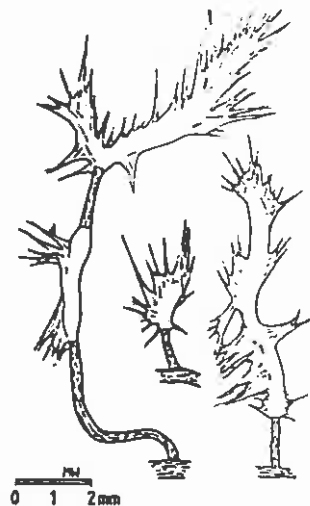


Abb. 24: *Dermocybe cinnamomea*. Mykorrhizen unterschiedlichen Alters (Umrisse).

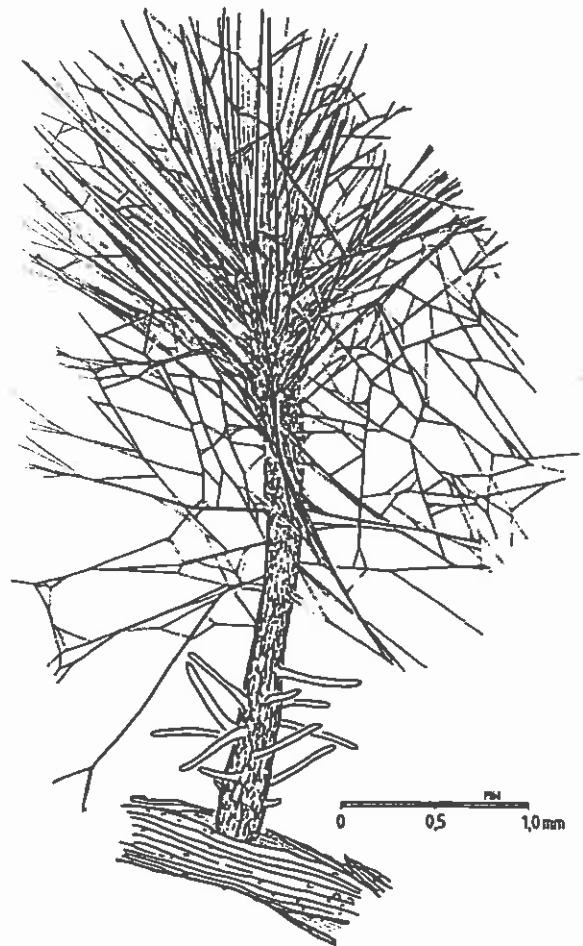


Abb. 25: *Dermocybe cinnamomea*. Habitus einer Mykorrhiza mit ins Substrat abziehenden Hyphen.

ANATOMIE

Abziehende Hyphen (Abb. 26)

Zellen 120 - 80 μm
lang und 3 - 4 μm dick;
Septen mit Schnallen,
teils doliporusartige
Strukturen schwach er-
kennbar; Zellwände
dünn, gelblich, glatt;

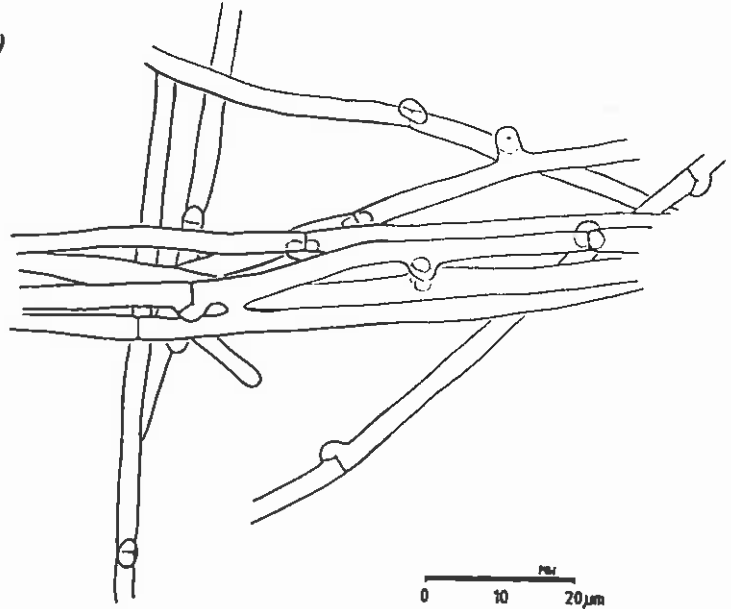
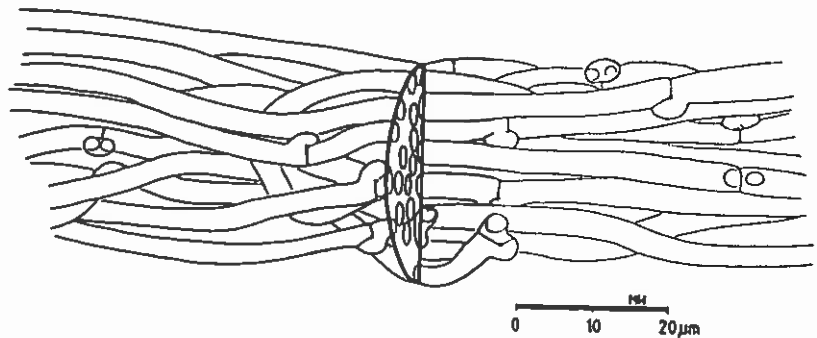


Abb. 26: *Dermocybe cinnamomea*. Abziehende Hyphen.

Rhizomorphen (Abb. 27)

Bis 100 μm im Durchmes-
ser; locker verflochte-
ne Stränge von (2) 3
- 5 μm dicken Hyphen;
Septen mit Schnallen,
teils doliporusartige
Strukturen schwach er-
kennbar; Zellwände
dünn, gelblich, glatt;
zahlreiche Anastomosen
in der Regel mit
Schnallen (Kontakt-
schnallen), selten ein-
fach;

Abb. 27: *Dermocybe cinnamomea*. Rhizomorphe in Aufsicht (links) und im optischen Schnitt (rechts).



Mantel

Hyphen teils mit doliporusähnlichen Strukturen; Zellwände glatt;

Mantelaufsicht (Abb. 28 a)

Über der Oberfläche meist plectenchymatischer Schleier abziehender Hyphen;

darunter (Abb. 28 b) dicht plectenchymatische Schicht mit einfachen Septen; Zellen 3 - 6 μm dick; Wände gelb, dicker als in den übrigen Mantellagen; in den Zellzwischenräumen oft gelbbraune Inkrustierungen;

Tieferliegende Schichten (Abb. 28 c)

Dicht plectenchymatische Lage unregelmäßig gebuchteter, gewundener Zellen mit 3 - 8 μm Durchmesser; Zellwand dünn, schwach gelblich;

Mantelinnenfläche (Abb. 28 d)

dicht plectenchymatische, gestreckte, oft parallele Hyphen mit 2 - 6 (8) μm Durchmesser; stellenweise Übergang zu palmettiartigen Strukturen;

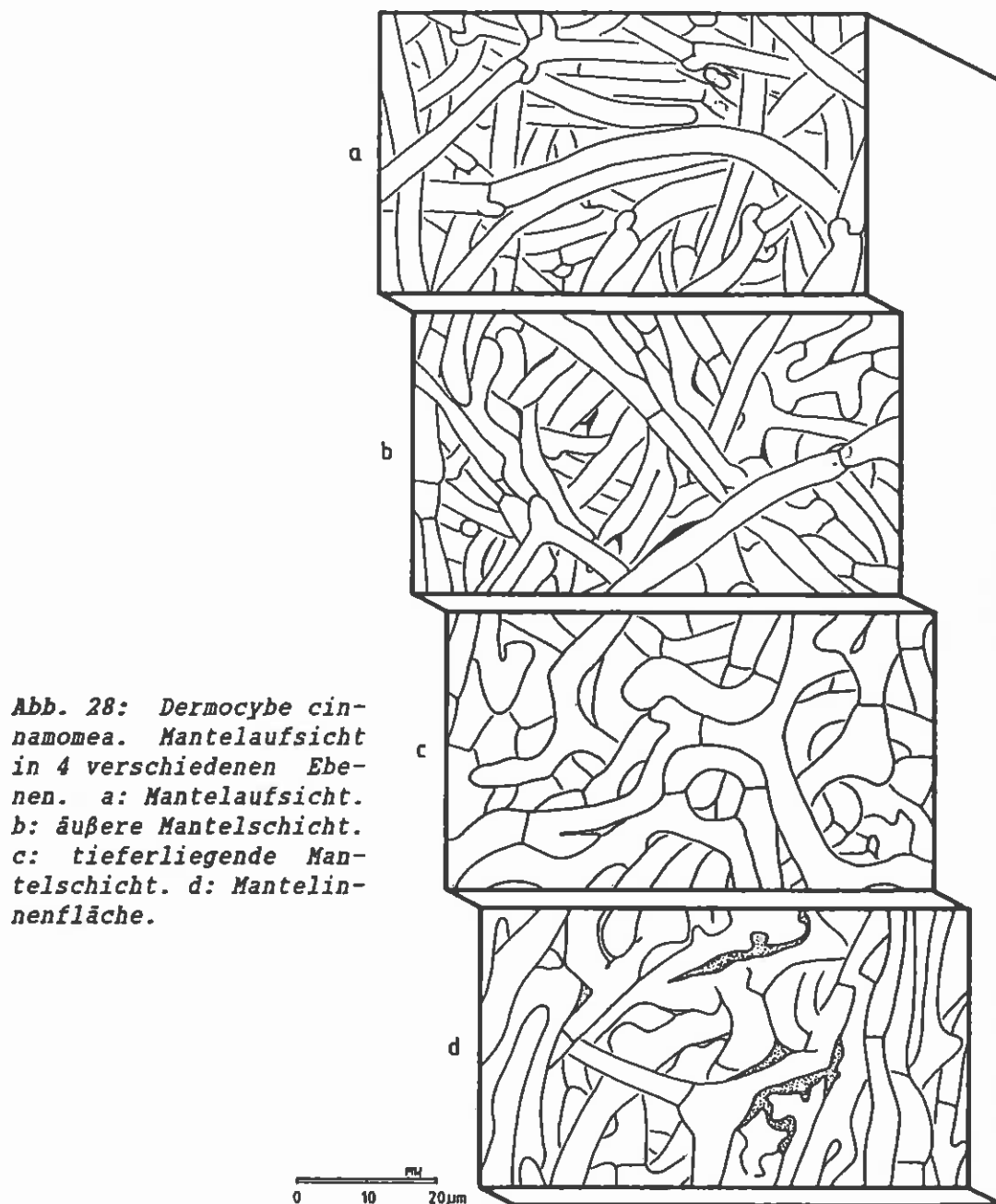


Abb. 28: *Dermocybe cinnamomea*. Mantelaufsicht in 4 verschiedenen Ebenen. a: Mantelaufsicht. b: äußere Mantelschicht. c: tieferliegende Mantelschicht. d: Mantelinnenfläche.

Längsschnitt (Abb. 29)

Mantel geschichtet, 15 - 25 µm dick; äußerste Schicht aus lockerem Schleier abziehender Hyphen; darunter dicht plectenchymatische Schicht mit relativ dickwandigen, gelben, 2 - 5 (7) µm dicken Zellen in 2 - 4 Lagen; in Zellzwischenräumen stellenweise gelbbraune Inkrustierungen; darunter 1 - 4 Lagen dicht plectenchymatischer, dünnwandiger und farbloser Zellen; Zelldurchmesser 2 - 5 µm;

Hartigsches Netz (Abb. 29)

Bis Endodermis reichend; um Tanninzellen 1 - 2 Lagen 2 - 6 µm dicker Zellen; um Rindenzellen eine Lagen 2 - 4 µm dicker Zellen; Loben der Palmetti 2 - 4 µm breit;

Untersuchter Beleg

Deutschland, Bayern, Kranzberger Forst, unter Fichte, 23.8.87, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss v. 130. Mykorrhiza (Freiland und Synthese)

Ontogenie

Für *Dermocybe cinnamomea* wurde auf eine ausführliche Darstellung der Ontogenie verzichtet, da sie sich in ihrem allgemeinen Verlauf nicht von der anderer plectenchymatischer Ektomykorrhizen wie *Amphinema byssoides* oder *Fagirhiza rosea* unterscheidet.

Die Bildung der Mykorrhizen von *Dermocybe cinnamomea* begann in den hier untersuchten Synthesen mit einem lockeren hellgelben Hyphengespinnst um die Wurzelspitze. Spätere Stadien zeigten einen zunehmend dichteren und dickeren plectenchymatischen Mantel. Der typische Aufbau des Mantels (vergl. Beschreibung) mit Inkrustationen in den äußeren Lagen konnte erst in älteren Stadien beobachtet werden. (Abb. 28, 29)

In einer Meßreihe konnte mit Torf als Substrat (Substrat 1) eine maximale Wachstumsgeschwindigkeit der Mykorrhiza von 33 µm/Tag festgestellt werden.

Synthese der Mykorrhiza

Zur Kultivierung der Mykorrhiza von *Dermocybe cinnamomea* wurden Fichtensämlinge in Petrischalen mit Torf (Substrat 1) oder verwittertem Holz (Substrat 2) als Substrat verwendet. Als Inokulum dienten von diesem Pilz mykorrhizierte Wurzeln von *Picea abies* (Abb. 31) aus einem natürlichen Waldbestand. Erste Mykorrhizen konnten dabei mit Torf als Substrat nach 30 Tagen und verwittertem Holz bereits nach 12 Tagen beobachtet werden. Die Inokulation war in allen angesetzten Versuchen erfolgreich.

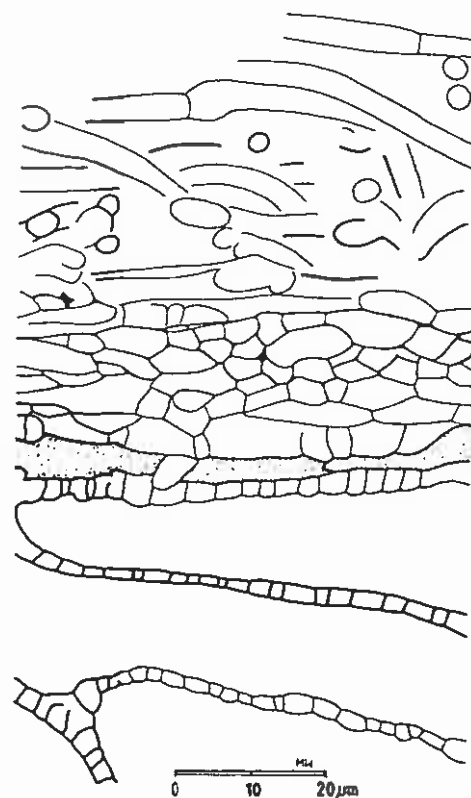


Abb. 29: *Dermocybe cinnamomea*. Längsschnitt durch Mykorrhiza.

Freiland

Die als Inokulum verwendeten, aus einem natürlichen Waldbestand stammenden Mykorrhizen (Abb. 31) gleichen in fast allen Charakteristika den in der Kultur gebildeten. Abweichend zu den in der Synthese plasmatisch höchstens schwach gelblichen Hyphen, zeigten die abziehenden Hyphen im Freiland teils eine deutliche plasmatische gelbbraune bis braune Färbung oder einen gelben, granulären Inhalt. Die im Freiland beobachteten Mykorrhizen waren außerdem länger und teils mehrfach verzweigt.

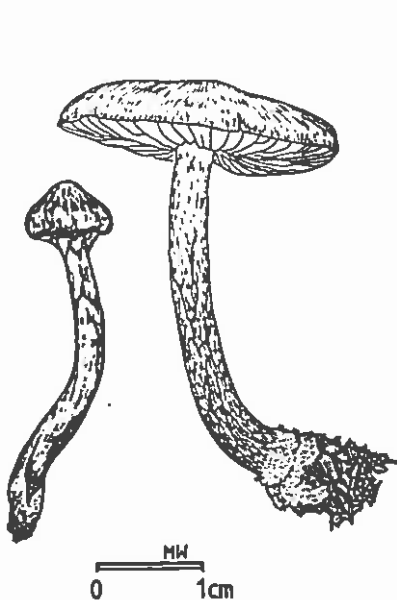


Abb. 30: *Dermocybe cinnamomea*. Fruchtkörper.

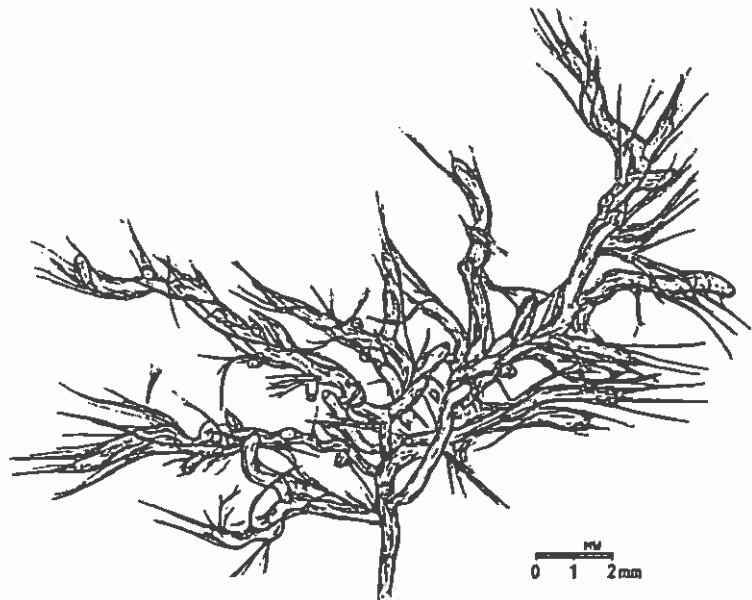


Abb. 31: *Dermocybe cinnamomea*. Mykorrhizasystem (Freiland).

Die Mykorrhiza von *Dermocybe cinnamomea* in der Literatur

Eine ausführliche Beschreibung der Ektomykorrhiza sowie eine Diskussion der Literatur zu *Dermocybe cinnamomea* findet sich bei Agerer (1987) und Gronbach (1988). Abweichend zu den hier aus Kultur beschriebenen Mykorrhizen waren die von Agerer (l.c.) und Gronbach (l.c.) in natürlichen Waldbeständen gefundenen Mykorrhizen länger (bis 15mm) und verzweigt. Diese Unterschiede sind vermutlich auf die Kulturbedingungen bzw. das geringere Alter der synthetisierten Mykorrhizen zurückzuführen. Die von Gronbach (l.c.) beschriebenen blasigen Einstülpungen (Haustorien) in den Rindenzellen konnten nicht beobachtet werden. Derartige Haustorien traten auch an den, in der vorliegenden Arbeit aus dem Freiland untersuchten Mykorrhizen von *Dermocybe cinnamomea* nicht auf. In allen übrigen Merkmalen entsprachen diese, in den vorliegenden Untersuchungen als Inokulum verwendeten Ektomykorrhizen den Beschreibungen von Agerer (l.c.) und Gronbach (l.c.).

"FAGIRHIZA ROSEA" ¹

Beschreibung dieser Ektomykorrhiza an *Fagus sylvatica*: Brand (in prep.)

Beschreibung (Synthese mit *Picea abies*)

Die Synthese der Mykorrhiza von *Fagirhiza rosea* mit Sämlingen von *Picea abies* wurde unsteril in Petrischalen (vergl. Abb. 4) mit Torf (Substrat 1) oder verrottetem Holz (Substrat 2) als Substrat durchgeführt.

MORPHOLOGIE (Abb. 32, Abb. 33)

Mykorrhizasystem bis 6 mm lang; monopodial, pyramidal verzweigt; unverzweigte Enden bis 4 mm lang; Durchmesser der Seitenenden 0,3 - 0,5 mm, Durchmesser der Achsen 0,4 - 0,5 mm; Form meist gerade, teils leicht gebogen;

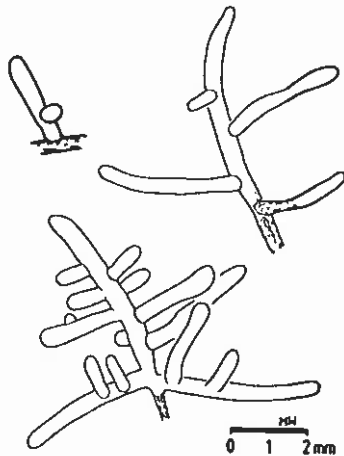


Abb. 32: *Fagirhiza rosea*. Verzweigungssysteme unterschiedlichen Alters (Umriss).

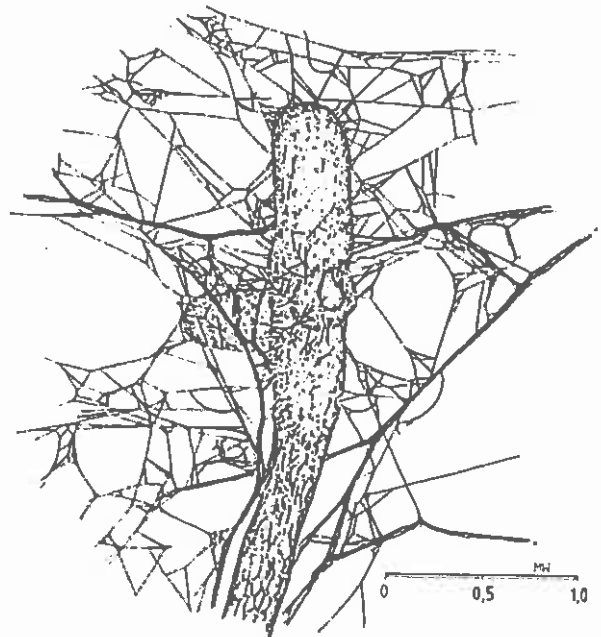


Abb. 33: *Fagirhiza rosea*. Habitus einer Mykorrhiza mit ins Substrat abziehenden Hyphen und Rhizomorphen. Eine Seitenwurzel den Mantel durchbrechend.

¹Die hier verwendete Namensgebung soll auf im Freiland gefundene Ektomykorrhizen beschränkt bleiben (R. Agerer, pers. Mitteil.). Da Mykorrhizen des für die Synthese verwendeten Pilzpartners im Freiland bislang nur für Buche bekannt sind, erfolgt die Benennung der Ektomykorrhiza nach der als Inokulum verwendeten Mykorrhiza an Buche.

Oberfläche dicht strähnig, ältere Partien netzig, weiß (durch Lufteinschluß silbrig) mit rotem Schimmer; ältere Mykorrhizen zunehmend mit roten Flecken, später ohne Lufteinschluß und braune Farbe der Rindenzellen durchscheinend; zahlreiche, abziehende, weiße Rhizomorphen. (Abb. 33)

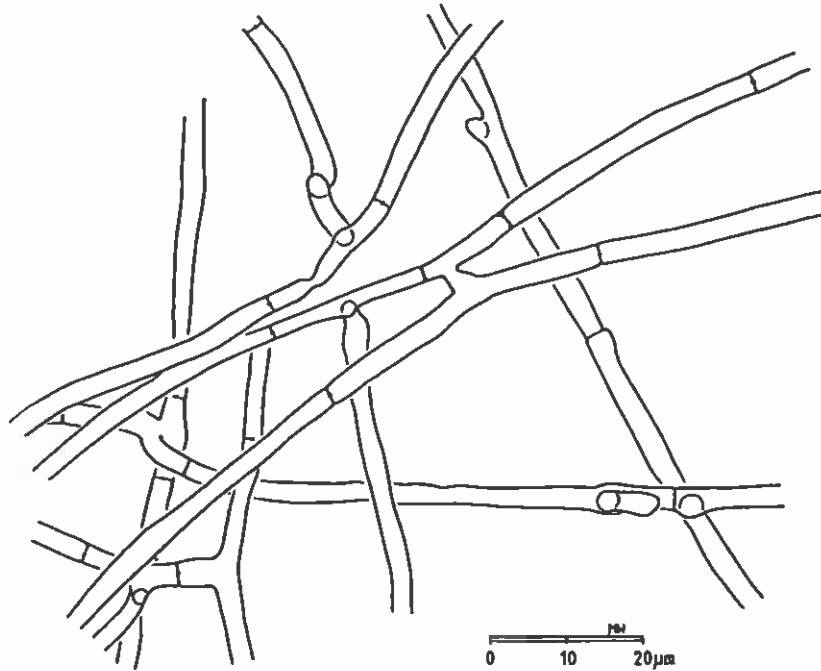


Abb. 34: *Fagirhiza rosea*. Abziehende Hyphen.

ANATOMIE

Abziehende Hyphen (Abb. 34)

Durchmesser 2,5 - 3 (4) µm; Zelllänge bis 90 µm, im Bereich von Anastomosen teils nur 10 µm lang; Wand glatt, dünner als die der Hyphen der Rhizomorphen; doliporusähnliche Strukturen deutlich, Septenwand teils randlich verdickt;

Rhizomorphen (Abb. 35)

Bis 55 µm dick, undifferenziert; Wände und Inhalt leicht gelblich; dicht verwobene Hyphen mit zahlreichen Anastomosen; Zellen 2,5 - 4 µm im Durchmesser und 20 - 120 µm lang, im Bereich von Anastomosen teils nur 8 µm lang; doliporusähnliche Strukturen deutlich; Septenwand oft randlich verdickt, bis 0,5 µm dick; Zellwand glatt, dünn, aber dicker als bei abziehenden Hyphen;

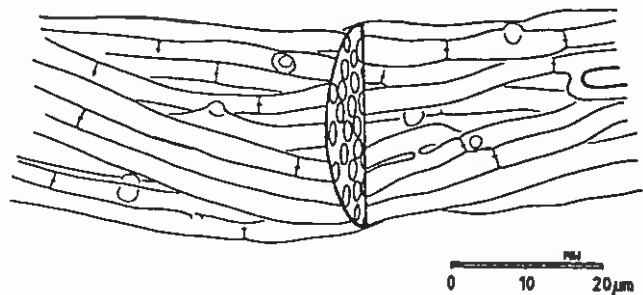


Abb. 35: *Fagirhiza rosea*. Rhizomorphe in Aufsicht (links) und im optischen Schnitt (rechts).

Mantel (Abb. 36)

doliporusähnliche Strukturen teils deutlich; Zellwände glatt, dünn, stellenweise bis in tiefere Lagen dickwandiger; (lösliche rötliche Inkrustationen nur im Frischpräparat zu beobachten)

Mantelaufsicht

(Abb. 36 a)

Plectenchymatisch, kontinuierlicher Übergang zu abziehenden Hyphen; Zellen 10 - 90 μm lang und 2,5 - 4 (5) μm im Durchmesser; Weiter innen liegende Schichten (Abb. 36 b) mit kreisförmigem Muster: sich kreuzende Stränge parallel verlaufender Hyphen umgeben Bereiche mit im Kreis orientierten Hyphen; "Kreise" mit einem Durchmesser von 30 - 40 μm (diese Struktur ist makroskopisch als netziges Muster erkennbar (Abb. 97));

Tieferliegende Schichten (Abb. 36 c)

Dichter plectenchymatisch als Mantelaufsicht; Zellen teils sternförmig und selten netzig verwachsen, teils unregelmäßig gebuchtet; Durchmesser der Hyphen 3 - 6 μm ; in älteren Stadien selten mit fast pseudoparenchymatischen Zellen (hier nicht dargestellt);

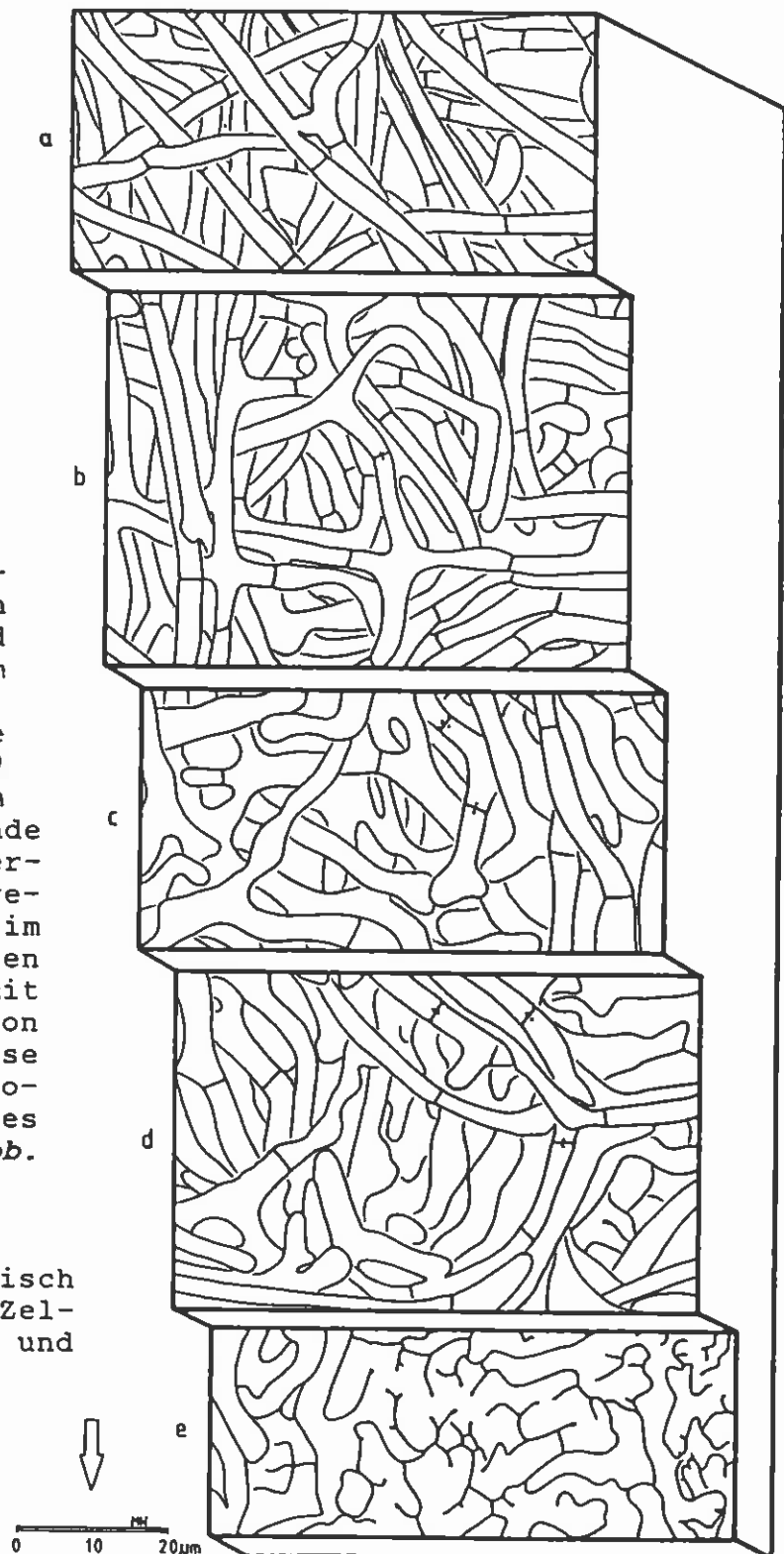


Abb. 36: *Fagirhiza rosea*. Mantelaufsicht in 5 Ebenen. a: Mantelaufsicht. b: äußere Mantelschicht. c: tieferliegende Mantelschicht. d: innere Mantelschicht. e: Mantelinnenfläche. (Pfeil gibt Richtung der Wurzelspitze an).

Mantelinnenfläche (Abb. 36 d,e)

Teils parallele, zu einem Netz geordnete Hyphenstränge (Abb. 36 d) (mit einem "Kreisdurchmesser" von 50 - 90 µm); teils Übergang zu palmettiähnlichen Strukturen (Abb. 36 e); Durchmesser der Hyphen 2 - 5 µm;

Längsschnitt (Abb. 97 As, Bs)

Mantel 15 - 30 µm dick; keine Schichtung erkennbar; locker plectenchymatisch, nach innen dichter werdend; den Tanninzellen aufliegende Hyphen teils großlumig (2 - 6 µm im Durchmesser); dickerwandige Hyphen der Rhizomorphen teilweise bis in tiefere Schichten des Mantels reichend;

Hartigsches Netz (Abb. 47 As)

Palmetti bis an die Endodermis reichend; um Tanninzellen 3 - 6 µm, um Rindenzellen 2,5 - 4 µm dick; Loben der Palmetti (1) 2 - 3 (5) µm breit;

Untersuchte Belege

- 1 Deutschland, Bayern, Landkreis Miesbach, "Im Buchet" bei Thalham, Buchenreinbestand auf Parabraunerde über Würmmoräne, 29. 6. 1987, an Buche, leg. F. Brand, F. B. M. 39, in Herb. F. Brand. Mykorrhiza (Freiland).
- 2 Deutschland, Bayern, Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München, Expositions-kammern, Langzeitversuch 10, Kammer I, an Fichte, Mykorrhiza (Synthese).

Synthese der Mykorrhiza

Die Synthese der Mykorrhiza von *Fagirhiza rosea* mit Sämlingen von *Picea abies* wurde unsteril in Petrischalen mit Torf (Substrat 1) oder verrottetem Holz (Substrat 2) als Substrat durchgeführt. Als Inokulum dienten von *Fagirhiza rosea* mykorrhizierte Wurzeln von *Fagus sylvatica* (Beleg 1). Die Inokulation war in allen angesetzten Syntheseversuchen erfolgreich.

Vergleichbare Mykorrhizen in der Literatur

Eine ausführliche Beschreibung der als Inokulationsmaterial verwendeten *Fagirhiza rosea* an Buche sowie eine ausführliche Diskussion der Literatur gibt Brand (in prep.) und vermutet *Amanita rubescens* als Pilzpartner. Uhl (1988) beschreibt an *Pinus sylvestris* eine sehr ähnliche, als *Pinirhiza rosea* bezeichnete Mykorrhiza und vermutet ebenfalls *Amanita rubescens* als Pilzpartner. *Pinirhiza rosea* wurde von Uhl (l.c.) mehrfach unter den Fruchtkörpern dieses Pilzes gefunden. Die von Uhl (l.c.) gegebene Beschreibung stimmt mit der oben angegebenen überein, bis auf die für *Pinus* charakteristische, dichotome Verzweigung.

LACCARIA AMETHYSTINA

(Bolt. ex Hooker) Murr

Erste ausführliche Beschreibung dieser Ektomykorrhiza: Brand & Agerer (1986)

Beschreibung (Synthese)

Die Synthese der Mykorrhiza von *Laccaria amethystina* an Fichte wurde in Petrischalen (vergl. Abb. 4) und Torf (Substrat 1) oder verwittertem Holz (Substrat 2) als Substrat durchgeführt.

MORPHOLOGIE (Abb. 37, 38)

Mykorrhizasystem monopodial, pyramidal, bis 8 mm lang; meist gerade bis leicht gebogen; Seitenenden bis 2 mm lang und 0,3 - 0,4 mm dick; Achsen 0,4 - 0,5 mm dick; Oberfläche fein faserig bis fein körnig rauh; teils von einem Schleier abziehender Hyphen und Rhizomorphen umgeben; abziehende Hyphen teils in Fächern, sich zu Rhizomorphen bündelnd; jung mit blaßem violettem Schimmer, später weiß; wachsende Spitzen kräftig blauviolett, ältere Partien hellbraun bis braun; (Abb. 38)

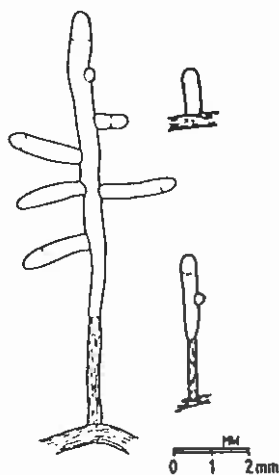


Abb. 37: *Laccaria amethystina*. Mykorrhizen unterschiedlichen Alters (Umrisse).

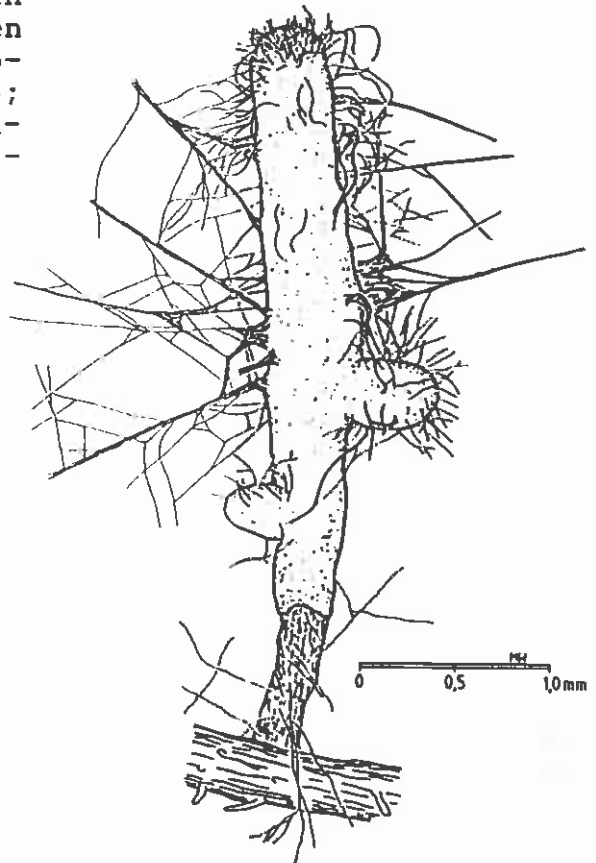


Abb. 38: *Laccaria amethystina*. Habitus einer Mykorrhiza mit ins Substrat abziehenden Hyphen und Rhizomorphen.

ANATOMIE

Abziehende Hyphen

(Abb. 39)

Durchmesser 2 - 4 μm ;
 Zelllänge bis 150 μm ;
 hyalin, dünnwandig;
 Septen teils verdickt,
 mit Schnallen;

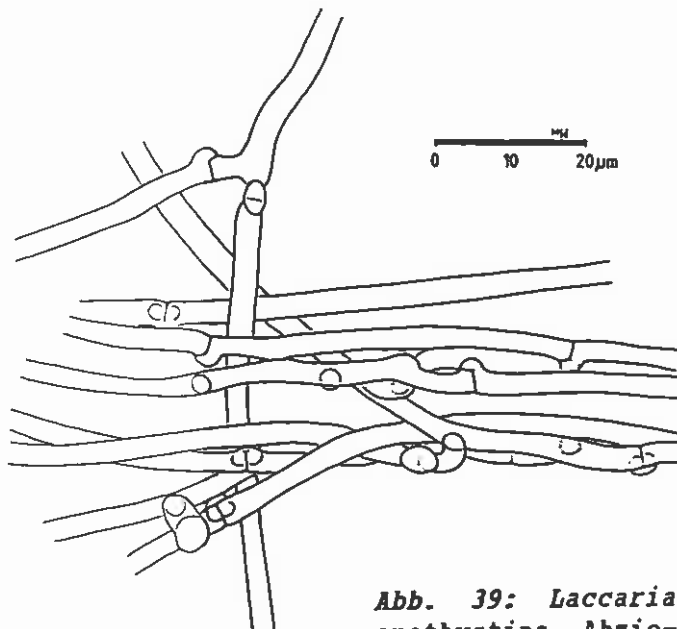


Abb. 39: *Laccaria amethystina*. Abziehende Hyphen.

Rhizomorphen (Abb. 40)

bis 100 μm dicke, lockere Bündel aus 3 - 4 μm dicken, dünnwandigen Hyphen; stellenweise dicht verzweigte Hyphen und zahlreiche einfache Anastomosen; Hyphen mit Schnallen;

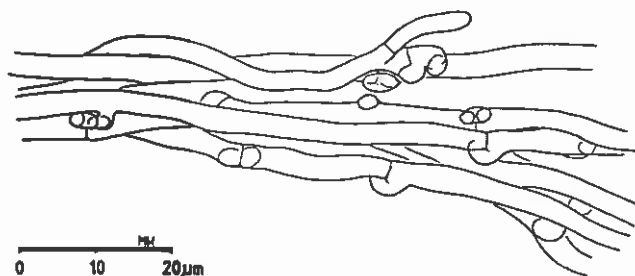


Abb. 40: *Laccaria amethystina*. Junge Rhizomorphe.

Mantel (Abb. 42)

Hyphen teils mit doli-porusartigen Strukturen; Zellwände glatt, dünn;

Mantelaufsicht

(Abb. 42 a)

über Oberfläche Schleier abziehender Hyphen; darunter Plectenchym mit oft mehrfach verzweigten und netzig verwachsenen, 2 - 4 (5) μm dicken Hyphen; Septen in der Regel einfach, selten Schnallen;

Tieferliegende Schichten

(Abb. 42 b, c)

dicht plectenchymatisch bis fast pseudo-parenchymatisch;

Hyphen dicht verzweigt und teils netzig verwachsen; Zelldurchmesser 2,5 - 15 μm ;

Mantelinnenfläche (Abb. 42 d)

dicht plectenchymatisch, teils parallele Hyphen mit 2 - 4 μm Durchmesser; Übergang zu palmettiartigen Strukturen;

Längsschnitt (Abb. 41)

Mantel 30 - 45 μm dick; unter lockerem Schleier abziehender Hyphen dichtere plectenchymatische Schicht 1 - 8 μm dicker Zellen;

Hartigches Netz (Abb. 41)

meist bis Endodermis reichend; um Tanninzellen 2 - 7 μm dicke Zellen in 1 - 3 Lagen; um Rindenzellen eine Lage 2 - 6 μm dicker Zellen; Loben der Palmetti 1 - 5 μm breit;

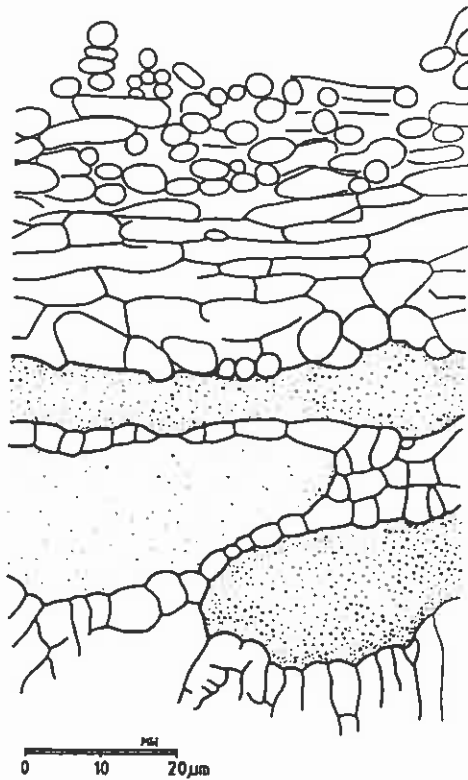


Abb. 41: *Laccaria amethystina*.
Längsschnitt durch Mykorrhiza.

Untersuchter Beleg

Deutschland, Bayern,
Ebersberger Forst
nördl. Kirchseeon,
unter *Picea abies*,
23.8.87, leg. F.
Hettich, in Herb.
M. Weiss 131.
Fruchtkörper und
Mykorrhiza (Freiland
und Synthese).

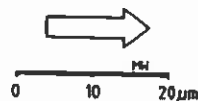


Abb. 42: *Laccaria amethystina*.
Mantelaufsicht in 4 Ebenen (a - d).

Synthese der Mykorrhiza

Die Synthese der Mykorrhiza von *Laccaria amethystina* wurde unsteril mit Fichtensämlingen und Fichtenstecklingen in Petrischalen (Abb. 4) und Torf (Substrat 1) oder verwittertem Holz (Substrat 2) als Substrat durchgeführt. Als Inokulum wurden Bruchstücke von Fruchtkörpern verwendet. Dabei konnten teilweise bereits nach 12 Tagen erste Mykorrhizen beobachtet werden, teils war dies erst nach 2 Monaten möglich. Der Erfolg der Inokulation erreichte auf Substrat 2 etwa 70% infizierte Pflanzen.

Freiland

Die in einem natürlichen Fichtenbestand gefundenen Mykorrhizen von *Laccaria amethystina* (Beleg 1, Abb. 44) gleichen in fast allen Charakteristika den in Synthese gebildeten. Die im Freiland beobachteten Mykorrhizen waren größer und wiesen teils einen dickeren Mantel ($30 - 55\mu\text{m}$) auf als die aus der Synthese beschriebenen.

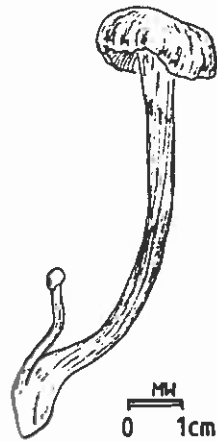


Abb. 43: *Laccaria amethystina*. Fruchtkörper.

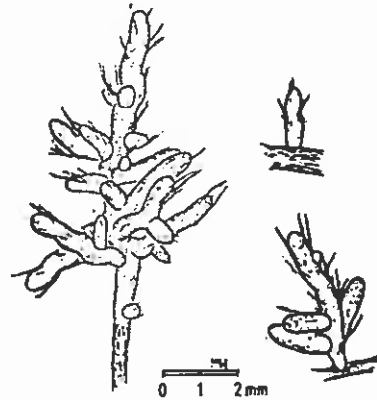


Abb. 44: *Laccaria amethystina*. Mykorrhizen (Freiland).

Die Mykorrhiza von *Laccaria amethystina* in der Literatur

Die Mykorrhiza des hier untersuchten Pilzes wird erstmals von Meyer (1963) an Buche anhand von Rhizomorphenverbindungen zum Fruchtkörper identifiziert. Die von Meyer (l.c.) angegebenen Charakteristika stimmen im wesentlichen mit den oben gemachten Beobachtungen überein. Abweichende Werte wie ein $30 - 70\ \mu\text{m}$ dicker Mantel und ein meist nur in den äußeren beiden Zellschichten der Rinde ausgebildetes Hartigsches Netz sind vermutlich auf den anderen Baumpartner (Buche) zurückzuführen. Eine ausführliche Beschreibung sowie eine Diskussion der Literatur geben Brand & Agerer (1986) für die Mykorrhiza von *Laccaria amethystina* an *Fagus sylvatica*. Die dort gemachten Angaben stimmen in der Regel mit den hier gemachten Beobachtungen überein. Vermutlich auf den Baumpartner zurückzuführende Abweichungen finden sich, entsprechend zu Meyer (1963), in der von Brand & Agerer (l.c.) festgestellten geringeren Eindringtiefe des Hartigschen Netzes (1 - 2 (3) Rindenzellschichten). Die Rindenzellen zeigten in den Untersuchungen von Brand & Agerer (l.c.) die für Buche charakteristische radial gestreckte Form. Brand & Agerer (l.c.) beschreiben auch Synthesen der Mykorrhiza von *Laccaria amethystina* an *Fagus sylvatica*. Ähnliche Abweichungen wie sie auch hier für *Picea abies* festgestellt werden konnten, finden die Autoren in der Größe der synthetisierten Mykorrhizen im Vergleich zu solchen aus einem natürlichen Waldbestand.

LACCARIA BICOLOR

(R. Mre.) Orton

Beschreibung (Synthese)

Die Synthese der Mykorrhiza von *Laccaria bicolor* an Fichte wurde in Petrischalen (vergl. Abb 4) und einem Torf-Perlite (10:1) Gemisch als Substrat durchgeführt.

MORPHOLOGIE (Abb. 45, 101)

Mykorrhizasystem monopodial verzweigt, pyramidal, bis 6 mm lang; Seitenenden bis 1,5 mm lang und 0,3 - 0,5 mm dick, gerade, teils zum Ende hin leicht konisch verjüngt; Achsen 0,5 - 0,7 mm dick; Oberfläche glatt, fein faserig; junge wachsende Spitzen intensiv blauviolett, ältere Partien hellbraun, später braun werdend; um Mykorrhiza teils Schleier oder Fächer abziehender Hyphen, teils zu Rhizomorphen gebündelt; diese jung mit blassem violetten Schimmer, später weißlich bis hellgrau;

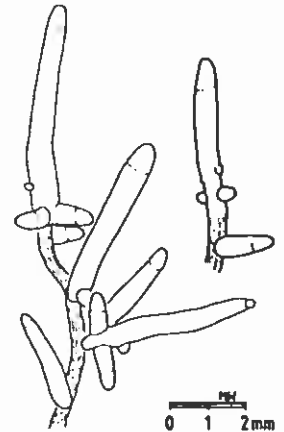


Abb. 45: *Laccaria bicolor*. Mykorrhizen (Umrisse).

ANATOMIE

Abziehende Hyphen (Abb. 46)
dünnwandig, glatt mit 2 - 3 (4) μm Durchmesser; mit Schnallen, selten stellenweise einfache Septen; nach Verzweigung in der Regel Schnallenbildung; Anastomosieren einfach; abziehende Hyphen teils zu dicht gebündelten Strängen (Rhizomorphen) zusammengefaßt (hier nicht dargestellt);

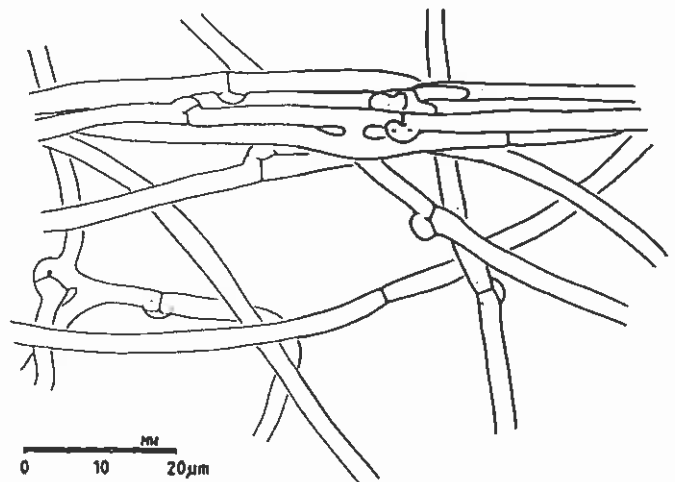


Abb. 46: *Laccaria bicolor*. Abziehende Hyphen.

Mantel (Abb. 47)

Hyphen teils mit doli-porusartigen Strukturen; Hyphen glatt- und dünnwandig;

Mantelaufsicht (Abb. 47 a, b)

Auf Oberfläche Schleier abziehender Hyphen; darunter dicht plectenchymatische, 3 - 5 (8) μm dicke, teils dicht verzweigte Hyphen; diese teils netzig verwachsen; stellenweise blasige Elemente mit bis zu 16 μm Durchmesser; Septen einfach erscheinend, in äußeren Lagen teils Schnallen;

Tieferliegende Schichten (Abb. 47 c, d)

Dicht plectenchymatisch, stellenweise fast pseudoparenchymatisch; Septen einfach erscheinend; unregelmäßig gebuchtete, teils blasige, gestreckte bis gekrümmte, teils netzig verwachsene Zellelemente von 3 - 20 μm Durchmesser; stellenweise großzellige pseudoparenchymatische Strukturen (vergl. *Laccaria amethystina* (Abb. 42 c));

Mantelinnenfläche

(Abb. 47 e)

Teils parallele Hyphen von 2 - 6 μm Durchmesser, teils Übergang zu palmettiartigen Strukturen; nur einfache Septen erkennbar;

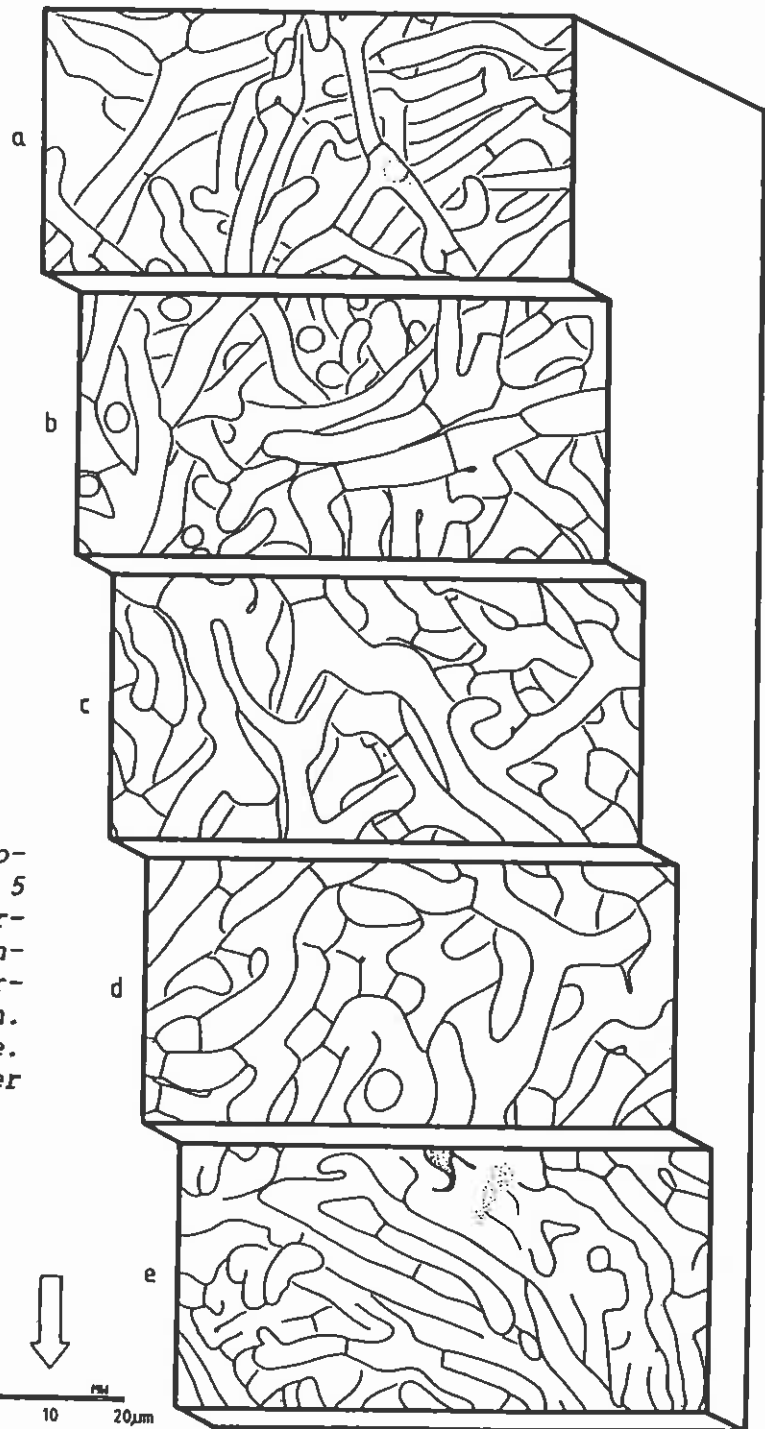


Abb. 47: *Laccaria bicolor*. Mantelaufsicht in 5 Ebenen. a: Manteloberfläche. b: äußere Mantelschicht. c, d: tieferliegende Mantelschichten. e: Mantelinnenfläche. (Pfeil gibt Richtung der Wurzelspitze an).

Längsschnitt (Abb. 100 As, 101 As)

Mantel 25 - 40 μm dick; keine Schichtung erkennbar; nach innen dichter plectenchymatische Hyphen mit 2 - 7 (10) μm Zelldurchmesser;

Hartigisches Netz (Abb. 101 As)

meist bis Endodermis reichend; um Tanninzellen 1 - 3 lagig, Zellen 2 - 7 μm dick; um Rindenzellen eine Lage 2 - 5 μm dicker Zellen; Loben der Palmetti 1 - 6 μm breit;

Untersuchter Beleg

Deutschland, Bayern, Wolferstetter Forst bei Freutsmoos, unter Fichte, 24. 10. 87, leg. F. Hettich, in Herb. M. Weiss 158. Fruchtkörper und Mykorrhiza (Synthese).

Isolation

Die Isolation von *Laccaria bicolor* erfolgte von Fruchtkörpern (Abb. 48) auf MMN-Agar. Zur Gewinnung von Inokulationsmaterial wurden die Isolate in Flüssigkultur (MMN) vermehrt.

Flüssigkultur (Abb. 49)

wattige, submerse Kolonien, grau mit violetter Schimmer; Hyphen ungleichmäßig dick, gerade bis wellig gekrümmt; Durchmesser 2 - 3(4) μm , Zelllänge bis 250 μm ; Septen mit Schnallen, nach Verzweigung oft Schnallenbildung;

Synthese der Mykorrhiza

Die Synthese der Mykorrhiza von *Laccaria bicolor* wurde unsteril mit Fichtensämlingen in Petrischalen und einem Torf-Perlite (10:1) Gemisch als Substrat durchgeführt. Als Inokulationsmaterial wurde Myzel aus Flüssigkultur ver-

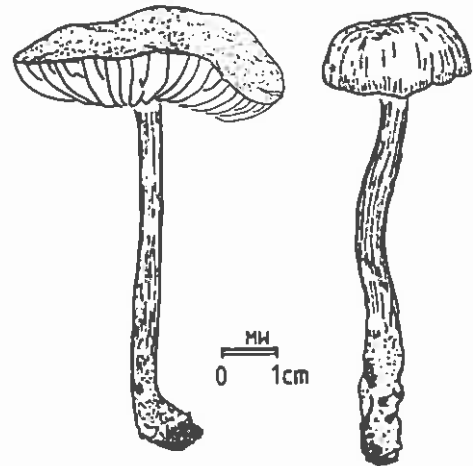


Abb. 48: *Laccaria bicolor*. Fruchtkörper.

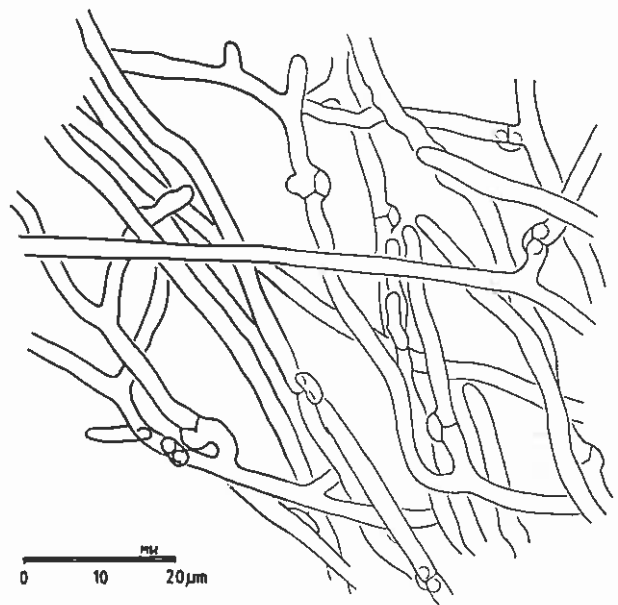


Abb. 49: *Laccaria bicolor*. Myzel aus Flüssigkultur.

wendet. In diesem System hatten sich bereits nach 10 Tagen die ersten Mykorrhizen gebildet. Die Inokulation war in allen angesetzten Versuchen erfolgreich.

Die Mykorrhiza von Laccaria bicolor in der Literatur

Godbout & Fortin (1985) beschreiben eine Synthese von Laccaria bicolor mit Populus tremuloides. Die wenigen dort gemachten Angaben zur Charakterisierung der Mykorrhiza stimmen mit den hier beobachteten Merkmalen überein.

Eine Unterscheidung der Mykorrhiza von Laccaria bicolor von der nahestehenden Art L. amethystina (Singer 1986) scheint nach den hier gemachten Beobachtungen mit Hilfe von morphologischen und anatomischen Charakteristika nicht möglich. Die in Abb. 42 c (Laccaria amethystina) dargestellten pseudoparenchymatischen Strukturen in den tieferen Mantellagen konnte bei beiden Arten bevorzugt an älteren Mykorrhizen beobachtet werden.

LACTARIUS MITISSIMUS

Fr., Milder M.

Beschreibung (Synthese)

Die Synthese der Mykorrhiza von *Lactarius mitissimus* an Fichte erfolgte in Petrischalen (vergl. Abb. 4) und einem Torf - Perlite (10:1) Gemisch als Substrat.

MORPHOLOGIE (Abb. 50, 54)

Mykorrhizasystem monopodial, fast pyramidal; bis 8 mm lang; Achsen teils gerade, meist leicht gebogen oder geschlängelt, 0,4 - 0,6 mm dick; Seitenenden bis 3 mm lang und 0,35 - 0,5 mm dick; Oberfläche junger Spitzen dicht kurzstachelig (Abb. 54), ältere Partien glatt, matt bis fein körnig; Farbe orangebraun, Spitzen heller, ältere Bereiche zunehmend dunkler orangebraun;

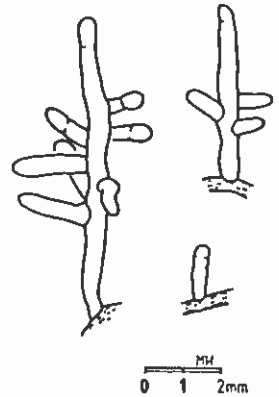


Abb. 50: *Lactarius mitissimus*. Mykorrhizen (Umriss).

ANATOMIEAbziehende Hyphen (Abb. 51)

Durchmesser 2 - 3 μm ;
Zellwand dünn, glatt,
farblos bis orangebraun;
Septen einfach;

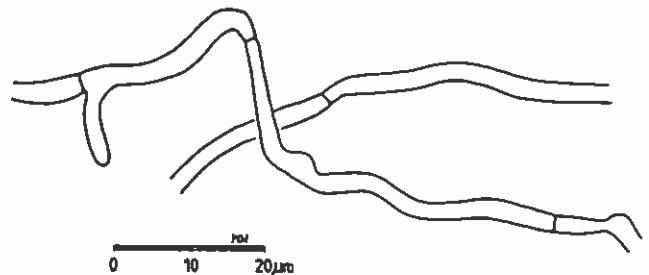


Abb. 51: *Lactarius mitissimus*. Abziehende Hyphen.

Mantel (Abb. 52, Abb. 54)

Septen einfach; selten
doliporusähnliche
Strukturen erkennbar;

Mantelaufsicht

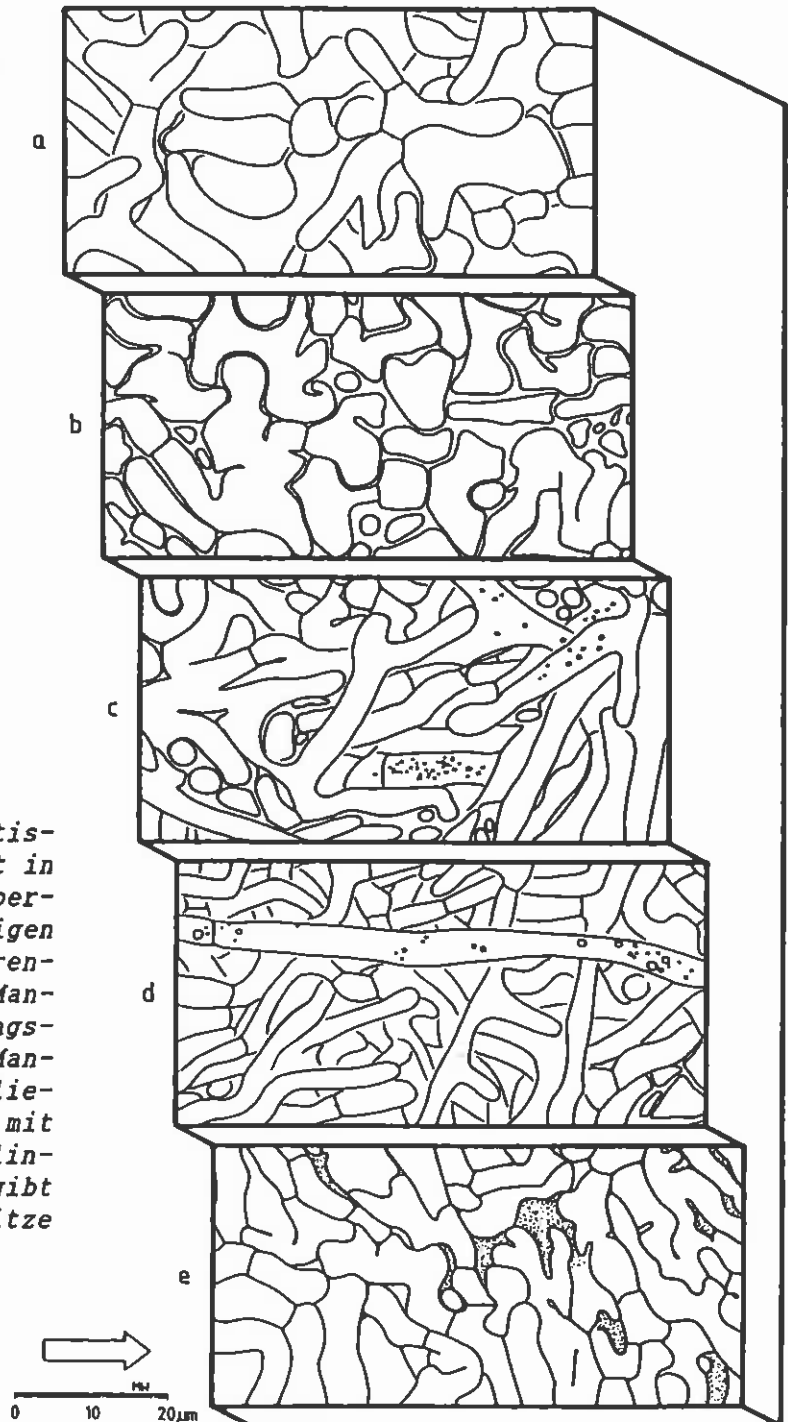
(Abb. 52 a, 54 Ba)

Oberfläche mit netzig verwachsenen teils sternförmig verzweigten dünnwandigen Hyphen; von diesen im vorderen, jüngeren Bereich der Mykorrhiza kurze (6 - 30 μm), dünnwandige, 2 - 5 μm dicke Hyphen (Cystiden) abziehend; diese makroskopisch als feine Stacheln sichtbar (Abb. 54); darunter (Abb. 52 b, 54 Bb) pseudoparenchymatische Schicht isodiametrischer bis fast epidermoider, unregelmäßig gebuchteter teils gestreckter Zellen; Zelldurchmesser 3 - 7 μm , auf 20 x 20 μm im Mittel 13 Zellen (inclusive angeschnittener Zellen); Zellwand bis 2 μm dick, in tieferen Lagen dünner werdend, gelblich orange; kontinuierlicher Übergang zu darunterliegenden plectenchymatischen Schichten teils mit Lactiferen (Abb. 52 c);

Tieferliegende Schichten (Abb. 52 d, 54 Bc)

Plectenchymatische Schicht aus 3 - 5 μm breiten, teils unregelmäßig verzweigten Hyphen; Zellwände dünn, schwach gelblich; Lactiferen (Abb. 53) verzweigt, 5 - 10 μm im Durchmesser; meist dünnwandig, teils Zellwand bis 0.5 μm dick; Septen der Lactiferen teils mit doliporusähnlichen Strukturen; Septenabstand 15 - 100 μm , teils Lactiferen unseptiert;

Abb. 52: *Lactarius mitissimus*. Mantelaufsicht in 5 Ebenen. a: Manteloberfläche mit dünnwandigen Zellnetz. b: pseudoparenchymatische äußere Mantelschicht. c: Übergangsschicht zu tieferen Mantellagen. d: tieferliegende Mantelschicht mit Lactiferen. e: Mantelinnenfläche. (Pfeil gibt Richtung der Wurzelspitze an).



Mantelinnenfläche (Abb. 52 e, 54 Bd)

Dicht plectenchymatische Schicht dünnwandiger oft unregelmäßig gewundener, teils über weitere Strecken paralleler Hyphen mit Übergang zu palmettiähnlichen Strukturen; Zelldurchmesser 2 - 6 μm ;

Längsschnitt (Abb. 54 Bs)

Mantel 30 - 50 μm dick, geschichtet; auf Oberfläche vor allem in jüngeren Bereichen 1 - 2 lagiges Netz dünnwandiger Hyphen mit davon abziehenden kurzen Hyphen; Zelldurchmesser radial 1 - 4 μm ; darunter 3 - 5 Lagen großlumiger Zellen (radial 3 - 9 (12) μm , longitudinal 4 - 15 (20) μm); Zellwände bis 1 (2) μm dick, orangegelb; innere Schicht 5 - 10 Lagen plectenchymatischer Hyphen; radial 1-3 μm im Durchmesser, farblos, dünnwandig; eingestreute Lactiferen radial 8 - 4 μm im Durchmesser;

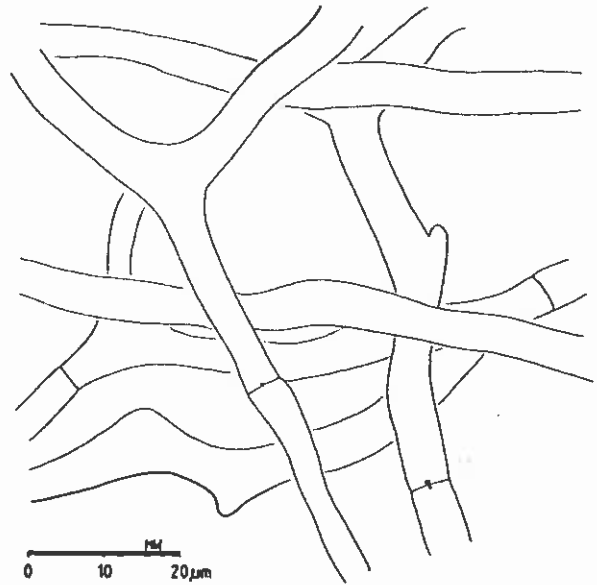


Abb. 53: *Lactarius mitissimus*. Lactiferen (ohne Inhalt dargestellt).

Hartigsches Netz (Abb. 54 Bs)

Bis Endodermis reichend; um Tanninzellen 1 - 3 lagig und Zellen 2 - 7 μm dick; um Rindenzellen eine Lage 2 - 5 μm dicker Zellen; Loben der Palmetti 1,5 - 5 μm breit; in älteren Partien in den Rindenzellen stellenweise vom Hartigschen Netz ausgehende blasenförmige Haustorien mit 1 - 7 μm Durchmesser (hier nicht dargestellt);

In basalen Bereichen der Mykorrhiza war der Mantel dicht plectenchymatisch. Es fanden sich weder eine pseudoparenchymatische Lage noch Lactiferen. Die Schichtung des Mantels war hier nur undeutlich oder fehlte ganz. (Abb. 54 A)

Untersuchter Beleg

Deutschland, Bayern, Landkreis Freising, Kranzberger Forst bei Oberberghausen, unter *Picea abies*, 14. 11. 1988, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss 164. Fruchtkörper und Mykorrhiza (Freiland und Synthese).

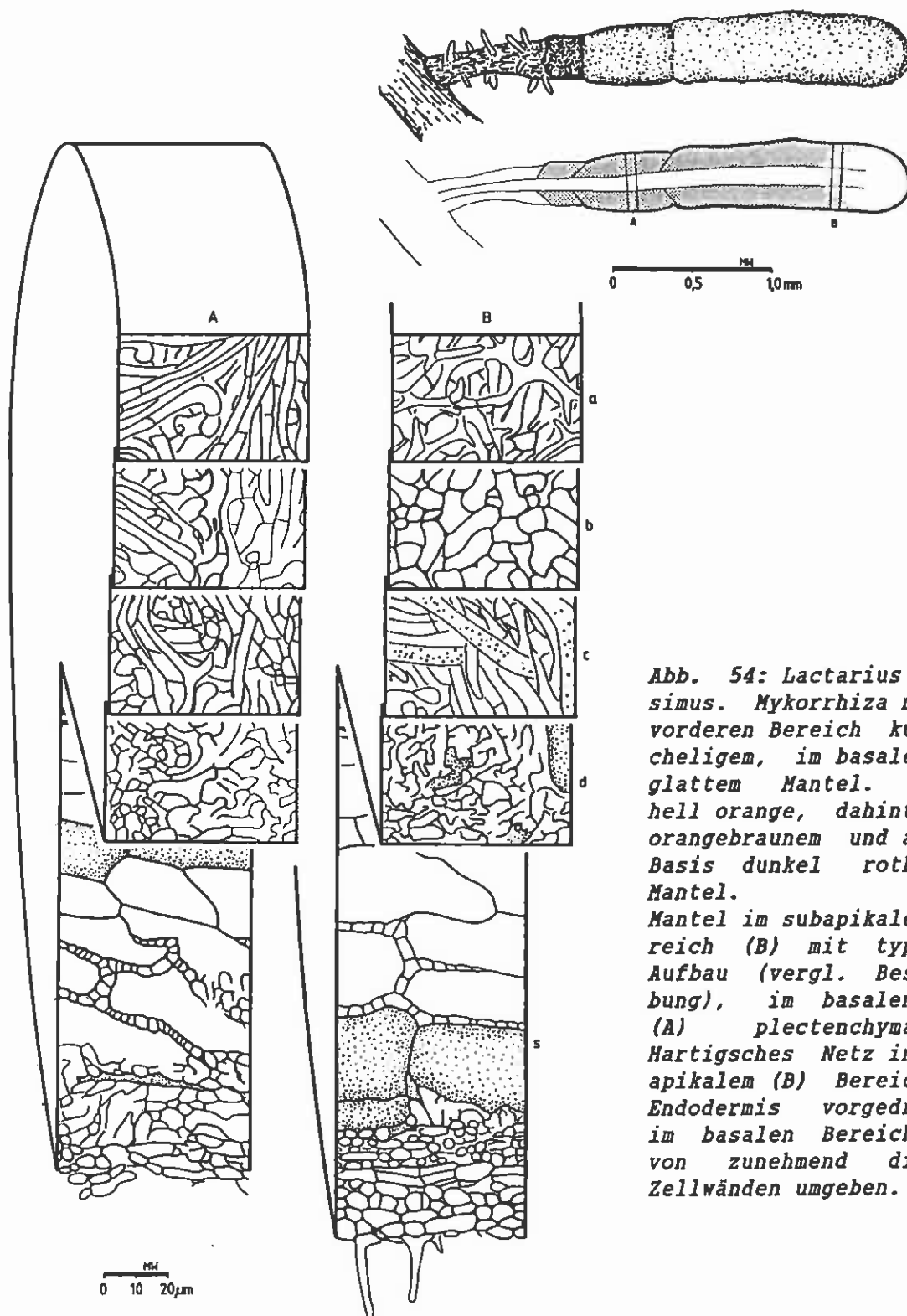


Abb. 54: *Lactarius mitissimus*. Mykorrhiza mit im vorderen Bereich kurzstacheligem, im basalen Teil glattem Mantel. Spitze hell orange, dahinter mit orangebraunem und an der Basis dunkel rotbraunem Mantel.

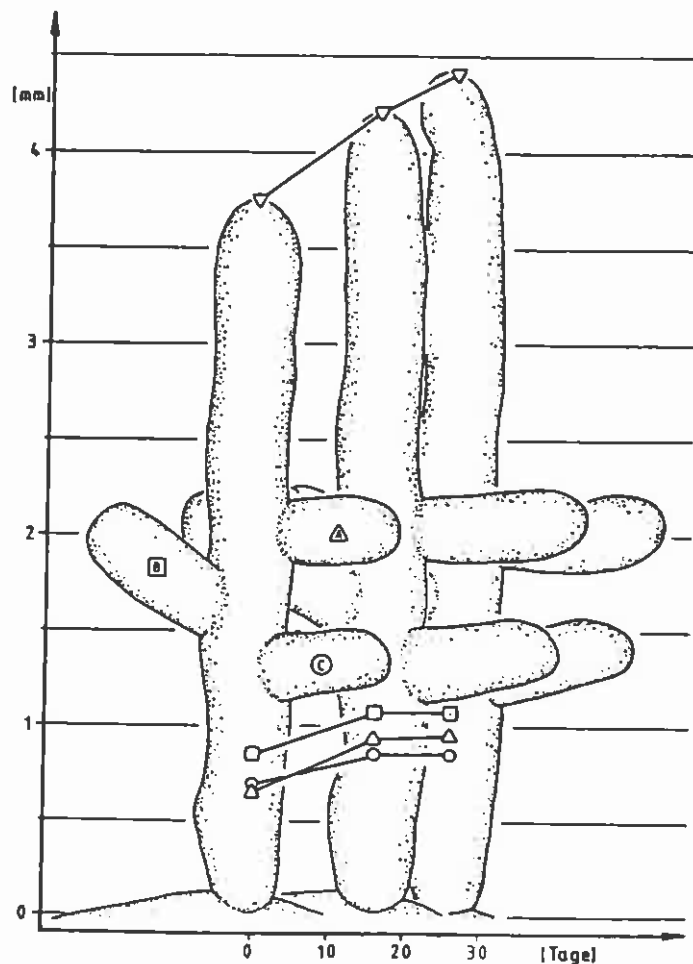
Mantel im subapikalen Bereich (B) mit typischem Aufbau (vergl. Beschreibung), im basalen Teil (A) plectenchymatisch. Hartigsches Netz in subapikalem (B) Bereich bis Endodermis vorgedrungen, im basalen Bereich (A) von zunehmend dickeren Zellwänden umgeben.

Synthese der Mykorrhiza

Die Synthese der Mykorrhiza von *Lactarius mitissimus* erfolgte unsteril mit Stecklingen und Sämlingen von *Picea abies* in Petrischalen und einem Torf-Perlite (10 : 1) Gemisch als Substrat. Als Inokulum wurden mit dem Pilz mykorrhizierte Wurzeln von *Picea abies* aus einem natürlichen Fichtenbestand verwendet. 10 Tage nach Einbringen des Inokulums konnten aus diesem auswachsende, dicke, weiß bis schwach orange gefärbte Rhizomorphen beobachtet werden. Nach 25 Tagen hatten sich erste Mykorrhizen gebildet und nach insgesamt 40 Tagen waren in allen angesetzten Systemen Mykorrhizen vorhanden.

In mehreren Meßreihen (teils dargestellt in Abb. 55) konnte für das Wachstum der Mykorrhiza ein maximaler Wert von 46 $\mu\text{m}/\text{Tag}$ (Hauptachse) bzw. 18 $\mu\text{m}/\text{Tag}$ (Seitenenden) beobachtet werden. Die Seitenenden stellten in diesen Untersuchungen ihr Wachstum früher als die Achse der Mykorrhiza ein.

Abb. 55: *Lactarius mitissimus*. Wachstum einer Mykorrhiza. Hauptachse: verkehrtes Dreieck; Seitenenden: A - C (Dreieck, Quadrat und Kreis). (Zu Vergleichszwecken wurde der gleiche Abbildungsmaßstab wie in Abb. 54 gewählt).



Freiland

Die in einem natürlichen Fichtenbestand gefundenen Mykorrhizen von *Lactarius mitissimus* (Abb. 57) gleichen weitgehend der oben aus einer Kultur beschriebenen Mykorrhiza. Die Mykorrhizasysteme im Freiland waren jedoch größer und es traten in der Kultur nicht beobachtete, bis zu 45 µm dicke Rhizomorphen aus dicht verwobenen Einzelhyphen auf. Die äußeren Hyphen waren 2 - 3 µm dick und einfach septiert. Ihre Wände waren glatt, bis 1 µm dick und orangebraun.

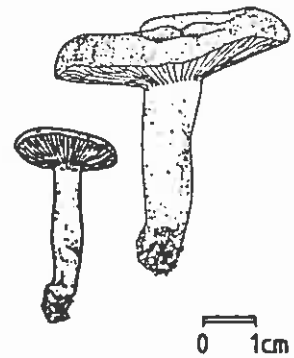


Abb. 56: *Lactarius mitissimus*. Fruchtkörper.

Mykorrhizen verwandter Artenvon *Lactarius mitissimus*in der Literatur

Beschreibungen sowie eine Diskussion der Literatur anderer Mykorrhizen der Gattung *Lactarius* Sektion Russulares finden sich bei Gronbach (1988) (*L. decipiens*, *L. theiogalus*), Brand & Agerer (1986) (*L. subdulcis*) und Alexander (1981) (*L. rufus*).

Die nächstverwandten Arten an *Picea abies*, *Lactarius decipiens* und *L. theiogalus*, stimmen in ihren Charakteristika (Gronbach 1988) im wesentlichen mit der oben ausgeführten Beschreibung überein. Eine eindeutige Abgrenzung dieser beiden Arten von *L. mitissimus* scheint nach morphologischen und anatomischen Merkmalen nicht möglich zu sein. Gronbach (l.c.) verwendet zur Unterscheidung von *L. decipiens* und *L. theiogalus* die fehlende oder vorhandene Septierung der Lactiferen. Dieses Merkmal war bei *L. mitissimus* uneinheitlich ausgeprägt. Rhizomorphen, wie sie an Mykorrhizen im Freiland von Brand & Agerer (l.c.) und Gronbach (l.c.) beschrieben werden, traten in der Kultur nicht auf.

Die aus den als Inokulum verwendeten Mykorrhizen von *Lactarius mitissimus* auswachsenden Rhizomorphen konnten entsprechend an *L. subdulcis* und *L. rubrocinctus* (F. Brand, pers. Mitt.) beobachtet werden. In Reinkultur traten ähnliche Bildungen an *Lactarius rufus* (Oort 1981), *L. subdulcis* (F. Brand, pers. Mitt.) und an *L. deterrimus* (R. Agerer, pers. Mitt.) auf.

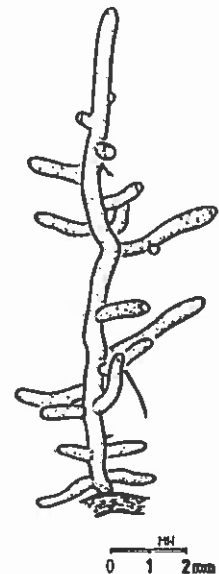


Abb. 57: *Lactarius mitissimus*. Habitus einer Mykorrhiza (Freiland).

PICEIRHIZA CHORDATA

Erstbeschreibung dieser Ektomykorrhiza: Gronbach (1988)

Beschreibung (Freiland)

Die Ektomykorrhiza *Piceirhiza chordata* wurde an 4jährigen Fichtenstecklingen eines Belastungsexperiments gefunden. Die Stecklinge waren in Substrat aus dem Bayerischen Wald verpflanzt worden (Bv - Horizont einer sauren Braunerde aus Granit).

MORPHOLOGIE (Abb. 58)

Mykorrhizasystem unregelmäßig monopodial verzweigt, unregelmäßig gewunden, bis 7 mm lang; Seitenenden bis 3 mm lang und 0,3 - 0,5 mm dick; Achsen 0,3 - 0,5 mm dick; Oberfläche glatt, teils glänzend; Rindenzellen meist durchscheinend; stellenweise Flaum abziehender Hyphen; Farbe braun, an den Spitzen teils farblos bis hyalin; ältere Bereiche teils dunkelbraun;

ANATOMIEAbziehende Hyphen (Abb. 59)

Meist mit dicken (bis 2 (3) μm) Wänden (teils doppelte Wandstrukturen) und 7 - 14 μm im Durchmesser; teils dünnwandig, vor allem an Enden, und 4 - 13 μm im Durchmesser; Septen einfach, selten mit doliporusähnlichen Strukturen; teils dünnwandige intrahyphale Hyphen; Zellwand meist glatt, teils unregelmäßig rau; gelblich;

Abb. 58: *Piceirhiza chordata*. Habitus einer Mykorrhiza.

Mantel (Abb. 60)Mantelaufsicht (Abb. 60 a)

Oberfläche stellenweise von dickwandigen abziehenden Hyphen bedeckt; (Abb. 59 B); darunterliegende Zellen dickwandig (bis 2 (3) μm) mit teils doppelten Wandstrukturen; pseudoparenchymatisch mit meist unregelmäßig gebuchteten bis fast epidermoiden Zellen; selten mit gestreckten bis fast plectenchymatischen Zellen; Zelldurchmesser 8 - 25 μm , auf 20 x 20 μm im Mittel 5 Zellen (inclusive angeschnittener Zellen); Zellwände gelblich; Septen in der Regel mit doliporusähnlichen Strukturen;

Tieferliegende Schichten (Abb. 60 b, c)

Gleiche Zellformen wie in äußerer Mantelschicht aber Zellen nach innen zunehmend kleiner (5 - 15 μm Durchmesser) und dünnwandiger (1 (2) μm); auf 20 x 20 μm im Mittel 6 (Abb. 60 b) - 7 (Abb. 60 c) Zellen (inclusive angeschnittener Zellen);

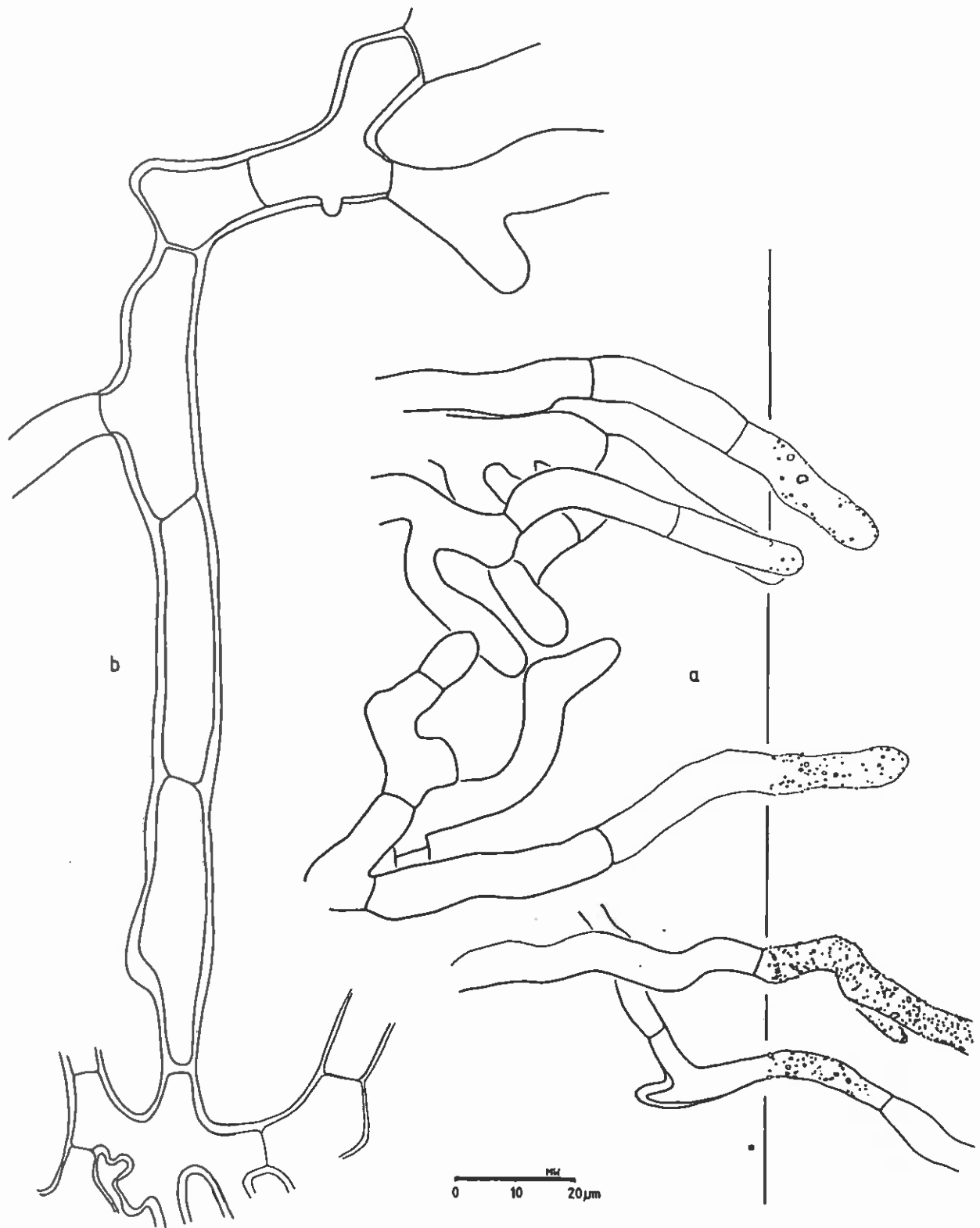


Abb. 59: *Piceirhiza chordata*. Abziehende Hyphen. a. Dünnwandige Hyphen an der Spitze der Mykorrhiza. b. Dickwandige Hyphen aus älterem Teil der Mykorrhiza. (* Ohne Zellwandauflagerungen gezeichnet).

Mantelinnenfläche (Abb. 60 d)

Gleiche Zellformen wie darüber liegende Zellen aber Zellwand nur bis $0,5\ \mu\text{m}$ dick;

Längsschnitt (Abb. 61)

Mantel (10) $20 - 30\ \mu\text{m}$ dick, mit 3 - 5 Lagen pseudoparenchymatischer Zellen; Zellen radial 3 - 8 (12) μm , longitudinal 5 - 30 μm ;

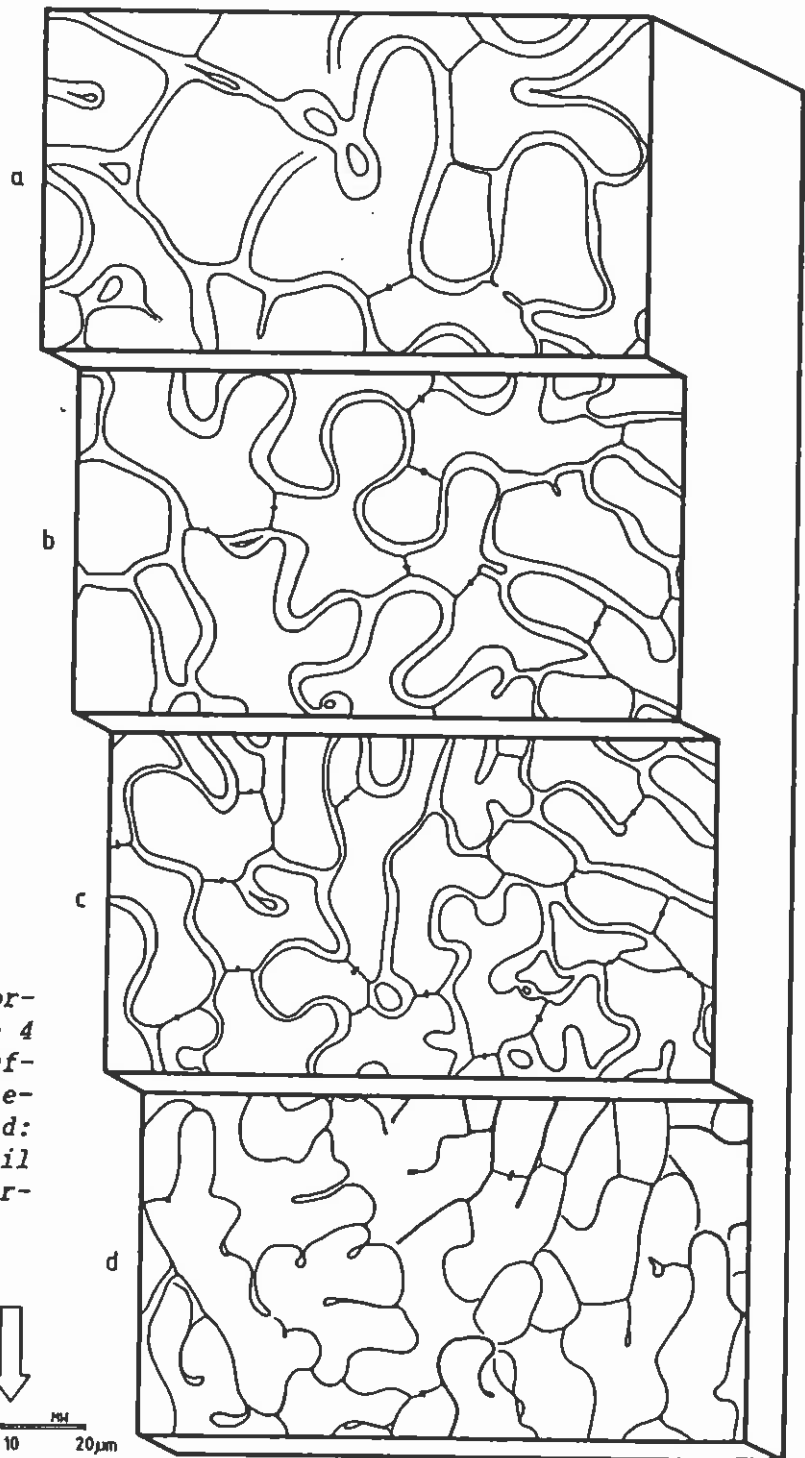


Abb. 60: *Piceirhiza chordata*. Mantelaufsicht in 4 Ebenen. a: Mantelaufsicht. b, c: tieferliegende Mantelschichten. d: Mantelinnenfläche. (Pfeil gibt Richtung der Wurzelspitze an).

Hartigisches Netz (Abb. 61)

Bis Endodermis reichend; um Tanninzellen mit 1 - 2 (3) Lagen 3 - 15 μm dicker Zellen; um Rindenzellen einlagig und 2 - 5 μm dick; Loben 2 - 6 μm breit;

Untersuchte Belege

- 1 Deutschland, Bayern, Bayerischer Wald, Ludwigsreut. Fichtenbestand auf Podsol-Braunerde aus periglazialen Granit-Hangschuttdecken, Bv-Horizont. 19. 12. 1985, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss. Mykorrhiza.
- 2 Deutschland, Bayern, Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München, Langzeitversuch 10, Pflanze 97, in Herb. M. Weiss. Mykorrhiza.

Piceirhiza chordata**in der Literatur**

Eine ausführliche Beschreibung von *Piceirhiza chordata* gibt Gronbach (1988). Die dort beschriebene Mykorrhiza stimmt in allen wichtigen Details mit der hier dargestellten überein. Gronbach (l.c.) fand lediglich größere Mykorrhizasysteme (bis 32 mm Länge). Im Gegensatz zu den von Gronbach (l.c.) an Bäumen eines älteren Bestandes gefundenen Mykorrhizen stammten die hier untersuchten Mykorrhizen von 4jährigen Fichtenstecklingen aus einer Baumschule (Staatliche Samenklänge und Pflanzgarten Laufen) welche in Boden aus dem Bayerischen Wald (vergl. Beleg 1) verpflanzt worden waren.

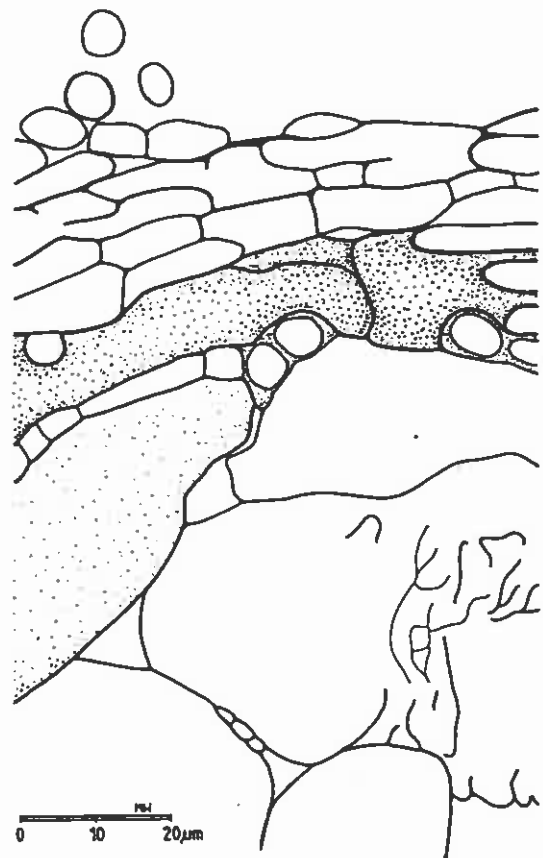


Abb. 61: *Piceirhiza chordata*.
Längsschnitt durch Mykorrhiza.

PICEIRHIZA NIGRA

Erstbeschreibung dieser Ektomykorrhiza: Gronbach (1988)

Beschreibung (Synthese)

Die Synthese der Mykorrhiza *Piceirhiza nigra* an Fichte wurde in Petrischalen (vergl. Abb. 4) und Torf (Substrat 1) als Substrat durchgeführt.

MORPHOLOGIE (Abb. 62, 63)

Mykorrhizensystem bis 6 mm lang; unregelmäßig monopodial pinnat oder pyramidal verzweigt; unverzweigte Enden gerade, teils leicht gekrümmt, bis 2 mm lang, teils etwas keulig und 0,3 - 0,5 mm im Durchmesser; Durchmesser der Achsen 0,4 - 0,5 mm; Oberfläche glänzend, körnig rauh; jüngere Partien braun; ältere Teile der Mykorrhiza schwarzbraun; Mykorrhiza von lockerem Gespinnst abziehender Hyphen umgeben;

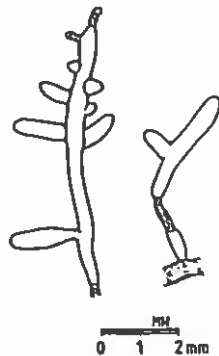


Abb. 62: *Piceirhiza nigra*. Mykorrhizen (Umrisse).

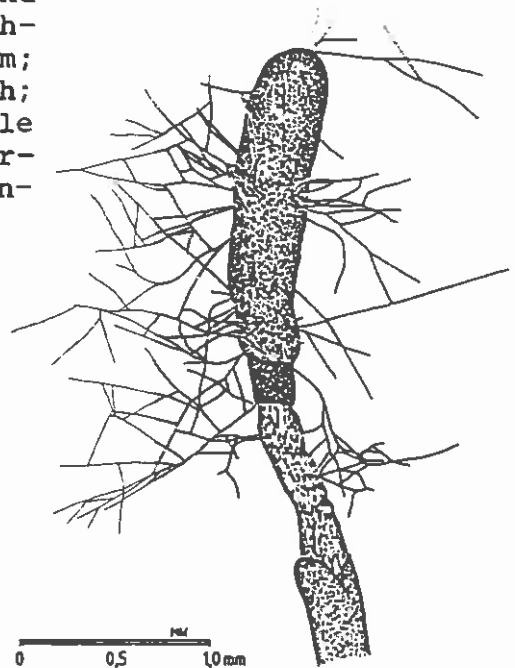


Abb. 63: *Piceirhiza nigra*. Habitus einer Mykorrhiza mit ins Substrat abziehendem Myzel.

ANATOMIE

Abziehende Hyphen (Abb. 64)

Durchmesser 3 - 6 μm ; Zelllänge 80 - 160 μm ; einfache, dünnwandige Septen und Schnallen mit bis zu 1 μm dicker Septenwand; Zellwand glatt, selten unregelmäßig rauh oder mit grobscholligen schwarzen Auflagerungen; junge Hyphen mit farbloser, dünner Zellwand, ältere mit bis zu 2 μm dicker, brauner bis dunkelbrauner Wand; abzweigende Hyphe meist steil abziehend;

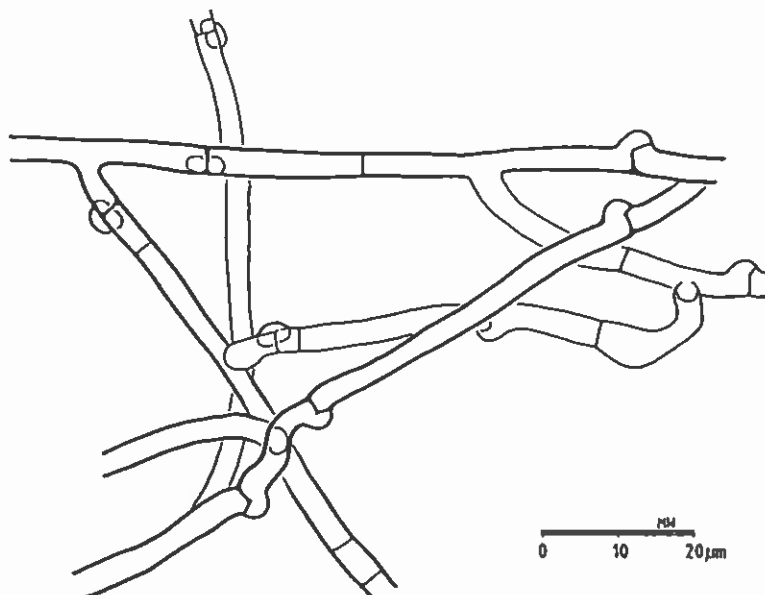


Abb. 64: *Piceirhiza nigra*. Abziehende Hyphen.

Mantel (Abb. 65)

Mantelaufsicht (Abb. 65 a)

Auf Oberfläche Gruppen von rundlichen bis ovalen Zellen (Durchmesser 10 - 15 µm), im Mittel 8 Zellen in 20 x 20 µm (inclusive angeschnittener Zellen), Zellwand 1 (2) µm dick; abziehende Hyphen aus diesen Zellen oder aus angulären Zellen des Mantels entspringend;

äußere Mantelschicht pseudoparenchymatisch aus gestreckten bis isodiametrischen Zellen von (5) 10 - 15 µm Durchmesser; Zellwand dunkelbraun 0,5 - 1 (2) µm dick;

Tieferliegende Schichten (Abb. 65 b, c)

Gleicher Aufbau wie äußere Schichten aber Zellwände dünner und heller;

Übergang (Abb. 65 c) zu darunterliegendem Plectenchym mit gestreckten Zellelementen;

Mantelinnenfläche (Abb. 65 d)

Dicht plectenchymatisch aus in weiten Bereichen parallelverlaufenden dünnwandigen, 2 - 5 µm breiten Hyphen (oft parallel zur Längsrichtung der Wurzel); Septen meist einfach, selten mit Schnallen; stellenweise anguläre Zellen mit 2 - 6 µm Durchmesser (Abb. 104 Be) ;

Längsschnitt (Abb. 104 Bs)

Mantel 50 - 80 µm dick; geschichtet; äußere Schicht mit bis 1 µm dicken dunkelbraunen Zellwänden; äußerste 1 - 2 Lagen mit rundlichen 10 - 15 (20) µm breiten Zellen; nach innen 4 - 7 Lagen gestreckter, kleinerer und flacherer Zellen (radial 3 - 10 µm, longitudinal 8 - 15 (20) µm); innere Schicht 3 - 6 Lagen dünnwandiger Zellen; plectenchymatisch mit 1 - 4 µm Durchmesser; Zellwände hyalin; stellenweise anguläre Zellen mit 2 - 6 µm Durchmesser;

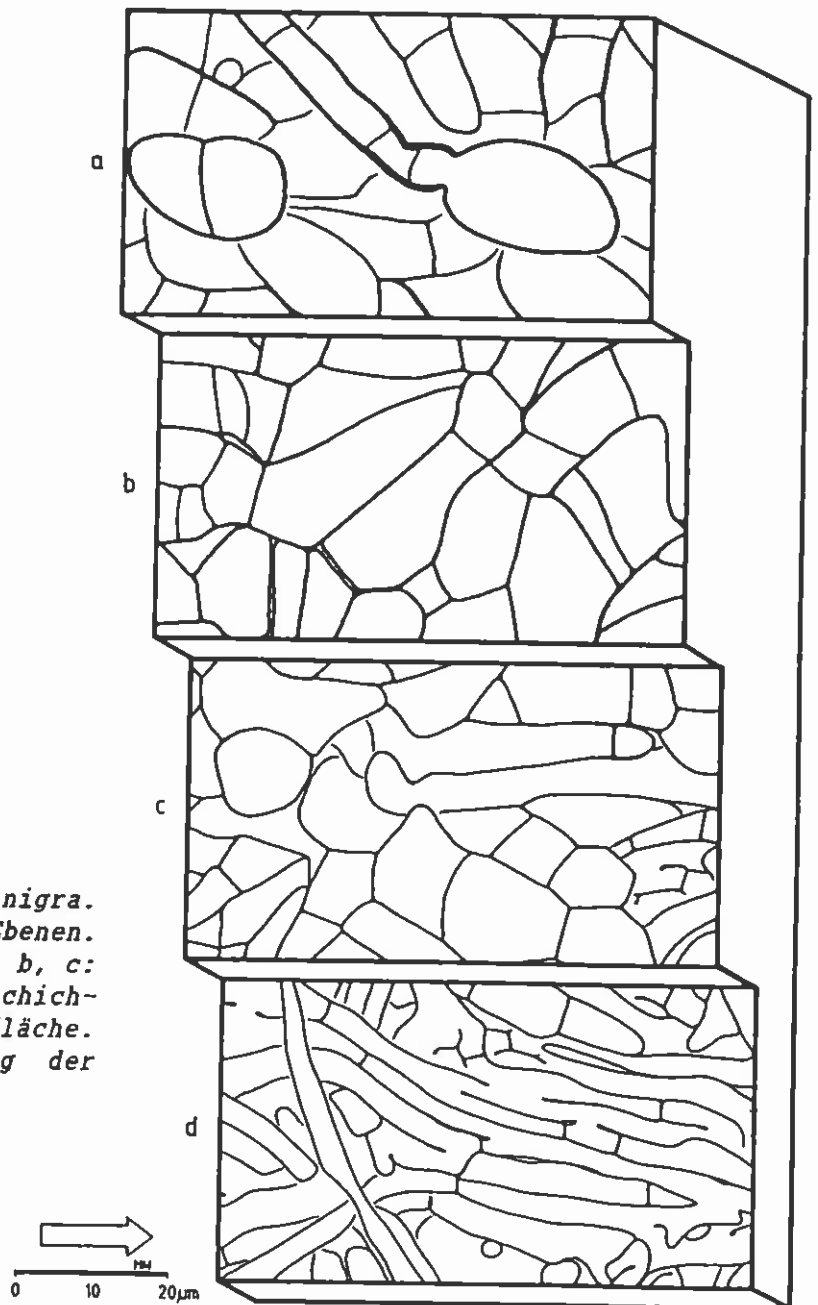
Hartigches Netz (Abb.104 B)

Bis Endodermis reichend; um Tanninzellen 2 - 6 μm dick, 1 - 2 lagig; um Rindenzellen 1,5 - 3 (4) μm dick; Loben der Palmetti 1 - 3 (4) μm breit;

Untersuchter Beleg

Deutschland, Bayern, Kranzberger Forst, unter *Picea abies*, 23.8.87, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss v. 130. Mykorrhiza (Freiland und Synthese).

Abb. 65: *Piceirhiza nigra*. Mantelaufsicht in 4 Ebenen. a: Manteloberfläche. b, c: tieferliegende Mantelschichten. d: Mantelinnenfläche. (Pfeil zeigt Richtung der Wurzelspitze an).



Synthese der Mykorrhiza

Die Synthese der Mykorrhiza *Piceirhiza nigra* wurde unsteril mit Fichtensämlingen in Petrischalen und Torf als Substrat durchgeführt. Als Inokulum wurden mit dem Pilz mykorrhizierte Wurzeln von *Picea abies* aus dem Freiland verwendet. Nach einem Monat konnten in allen angesetzten Systemen Mykorrhizen gefunden werden.

Freiland

Die als Inokulum verwendete Mykorrhiza (Abb. 66) aus einem natürlichen Fichtenbestand stimmt in ihren Charakteristika im wesentlichen mit der oben aus Kultur beschriebenen Mykorrhiza überein. Im Freiland waren die Mykorrhizasysteme in der Regel größer und dicker (Achsen teils bis 1.1 mm). Der Mantel war an der Achse mit bis zu 160 μm stellenweise doppelt so dick und zeigte an seiner Oberfläche teils ein deutlicheres und regelmäßiger ausgeprägtes Muster der inselartigen Gruppen kugelliger Zellen.

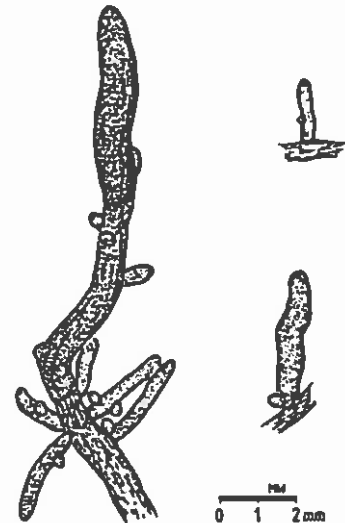


Abb. 66: *Piceirhiza nigra*. Habitus von Mykorrhizen (Freiland).

Piceirhiza nigra in der Literatur

Eine ausführliche Beschreibung von *Piceirhiza nigra* sowie eine Diskussion der zugehörigen Literatur gibt Gronbach (1988). Die von der Autorin aus natürlichen Waldbeständen beschriebene Mykorrhiza erreichte größere Abmessungen (bis 16 mm Länge sowie bis 0,6 mm Dicke). Weiter beschreibt Gronbach (l.c.) dickwandigere (bis 2,5 μm) abziehende Hyphen. Die genannten Unterschiede lassen sich mit dem geringeren Alter der Mykorrhizen in der Kultur erklären. Als weitere Abweichungen findet Gronbach (l.c.) selten Cystiden auf der Manteloberfläche sowie intrazelluläre Hyphen in den Rindenzellen. Die letztgenannten Merkmale konnten auch an Mykorrhizen aus einem natürlichen Fichtenbestand nicht festgestellt werden, welche in den vorliegenden Untersuchungen als Inokulum verwendet worden waren. Als weitere Abweichungen zu den in der vorliegenden Arbeit aus dem Freiland untersuchten Mykorrhizen fand sich bei Gronbach (l.c.) eine geringere Manteldicke von maximal 70 μm sowie ein geringerer maximaler Durchmesser der Mykorrhizen (bis 0,6 mm). In den übrigen Merkmalen stimmen die Beschreibungen gut überein.

PICEIRHIZA SPINIFERABeschreibung (Freiland)

Die Ektomykorrhiza *Piceirhiza spinifera* wurde an Fichten in einer Baumschule sowie an 4 jährigen Fichtenstecklingen eines Belastungsexperiments gefunden. Die Stecklinge des Belastungsexperiments waren in Substrat aus den Bayerischen Kalkalpen verpflanzt worden (A und C Horizont einer Rendzina aus Hauptdolomit).

MORPHOLOGIE (Abb. 67)

Mykorrhizasystem monopodial, fast pyramidal verzweigt, bis 3 mm lang; Seitenenden 0,3 - 0,4 mm dick und bis 1,5 mm lang; Achsen 0,35 - 0,4 mm dick; Oberfläche matt, glatt, stellenweise dicht kurzstachelig; Farbe orangebraun, Spitzen sehr hell bis fast weiß, ältere Bereiche dunkelbraun;

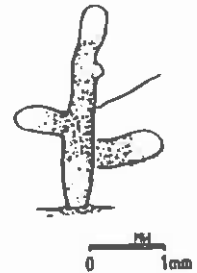


Abb. 67: *Piceirhiza spinifera*. Habitus einer Mykorrhiza.

ANATOMIE**Abziehende Hyphen** (Abb. 68)

Selten an Spitze der Ektomykorrhiza beobachtet; Durchmesser 3,5 - 5,5 μm , Zellwand dünn, glatt; Septen einfach;

Mantel (Abb. 69)**Cystiden** (Abb. 69 a)

Auf äußerster Mantelschicht stellenweise (70) 80 - 110 μm lange Cystiden aufsitzend; Durchmesser an der Basis 2,5 - 4 μm , an der Spitze 1,5 - 2 μm ; Wand gelblich, glatt; Zellwand basal 0,5 - 1 μm dick, zur Spitze hin dünner (an der Spitze maximal bis 0,5 μm dick); meist mit einem basalem, selten mit bis zu drei einfachen dünnen Septen; teils ohne Septum;

Mantelaufsicht (Abb. 69 a)

Auf Oberfläche stellenweise dünnwandige, unregelmäßig dicke (2,5 - 9 μm), mehrfach verzweigte und netzig verwachsene Zellen; auf diesem Zellnetz Cystiden aufsitzend;

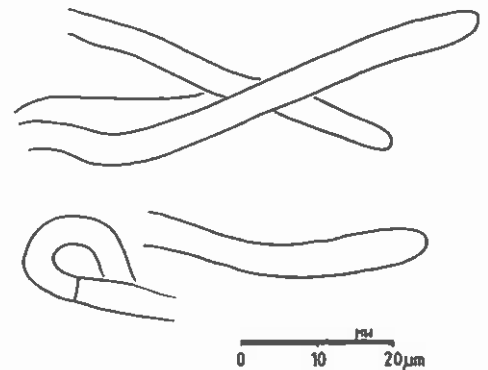


Abb. 68: *Piceirhiza spinifera*. Abziehende Hyphen.

Tieferliegende Schichten (Abb. 69 b)

Pseudoparenchymatische, isodiametrische bis unregelmäßig gebuchtete Zellen; Zelldurchmesser 5 - 13 μm und 10 Zellen auf 20 x 20 μm (inclusive angeschnittener Zellen); Zellwand gelblich; dickwandig (bis 1.5 (3) μm) mit teils doppelten Wandstrukturen;

Mantelinnenfläche (Abb. 69 c)

Dichte, dünnwandige palmettiartige Strukturen mit 3 - 7 μm Breite;

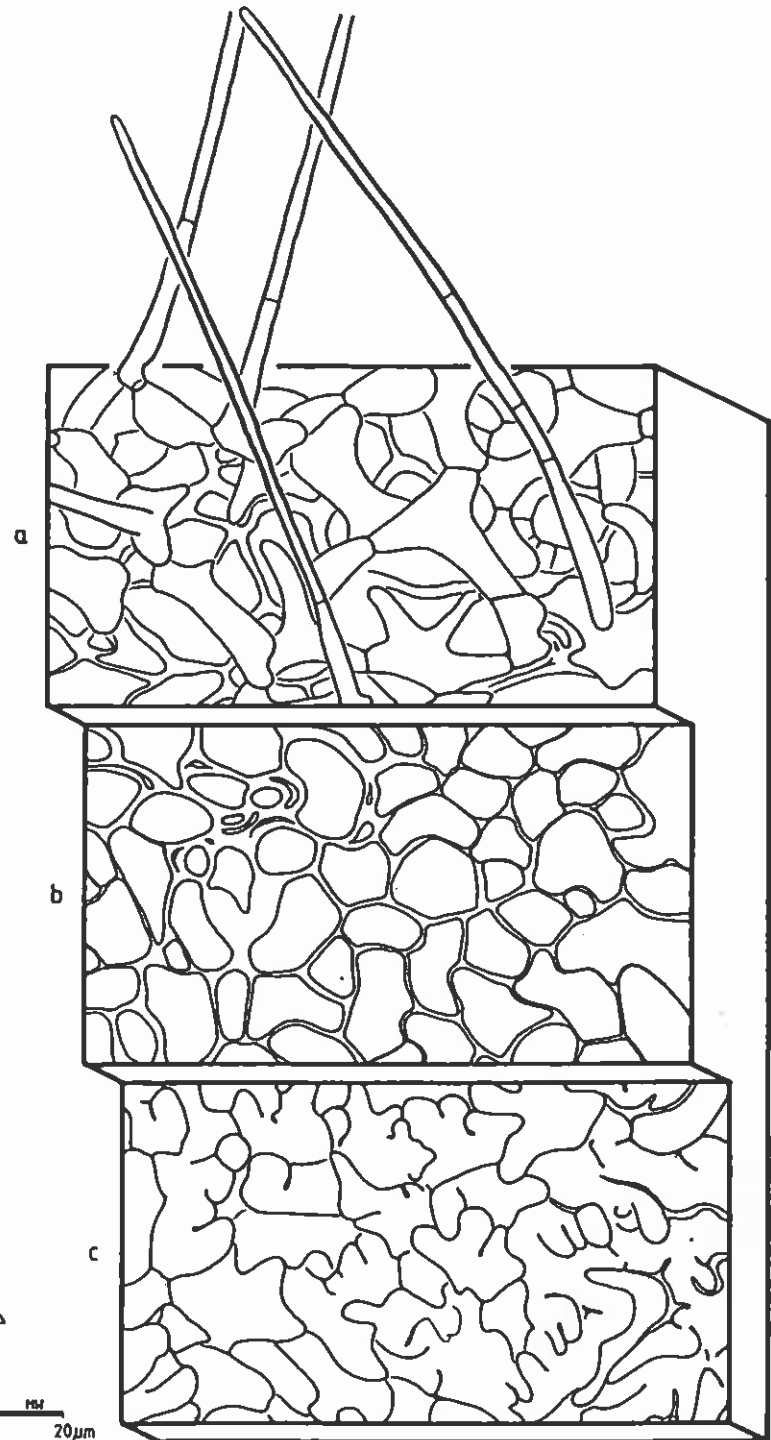


Abb. 69: *Piceirhiza spinifera*. Mantelaufsicht in 3 Ebenen. a: Manteloberfläche mit Cystiden und dünnwandigem Zellnetz. b: tieferliegende Mantelschichten. c: Mantelinnenfläche. (Pfeil zeigt Richtung der Wurzelspitze an).

Längsschnitt (Abb. 70)

Mantel 15 - 20 μm dick, 3 - 5 Zellagen; oberflächlich stellenweise Netz aus 1 - 2 μm dicken, dünnwandigen Zellen; darunter 1 - 2 Lagen 2 - 5 μm dicker Zellen mit bis zu 1 μm dicken gelblichen Zellwänden; tieferliegende Schichten farblos bis hyalin und dünnwandiger;

Hartigches Netz (Abb. 70)

Meist bis Endodermis reichend; um Tanninzellen 2 - 7 μm dicke Zellen in 1 - 3 Lagen; um Rindenzellen eine Lage 2 - 4 μm dicker Zellen; Loben der Palmetti 1,5 - 6 μm breit;

Untersuchte Belege**Referenzbeleg**

Deutschland, Bayern, staatliche Samenklinge und Pflanzgarten Laufen, 24. 9. 87, unter 4jährigen Fichten, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss. Mykorrhiza (Freiland).

Weiterer Beleg

Deutschland, Bayern, Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München, Langzeitversuch 10, Pflanzen 131 und 134, in Herb. M. Weiss. Mykorrhiza.

Vergleichbare Mykorrhizen in der Literatur

Eine der oben dargestellten Charakterisierung ähnliche Mykorrhiza beschreibt Fontana (1961) an *Populus* als Typ Ia (nach Dominik 1969). Diese weicht durch die kürzeren Cystiden (75 μm) sowie die gelbliche Färbung der Mykorrhiza von *P. spinifera* ab. Die von Chu-Chou & Grace (1983) an *Pinus radiata* beschriebene Mykorrhiza von *Tuber spec.* gleicht in den wenigen angegebenen Charakteristika *P. spinifera* abgesehen von dem etwas dickeren Mantel (19 - 36 μm) und der gelblich braunen Färbung der Mykorrhiza.

Voiry (1981) beschreibt für *Tuber albidum* eine Mykorrhiza an Buche die durch die Länge der Cystiden (40 μm), das puzzleähnliche Muster des Mantels sowie die gelblich graue Färbung deutlich von *P. spinifera* abweicht. Scannerini & Palenzona (1967) beschrieben die Mykorrhiza von *Tuber albidum* an *Pinus strobus* aus

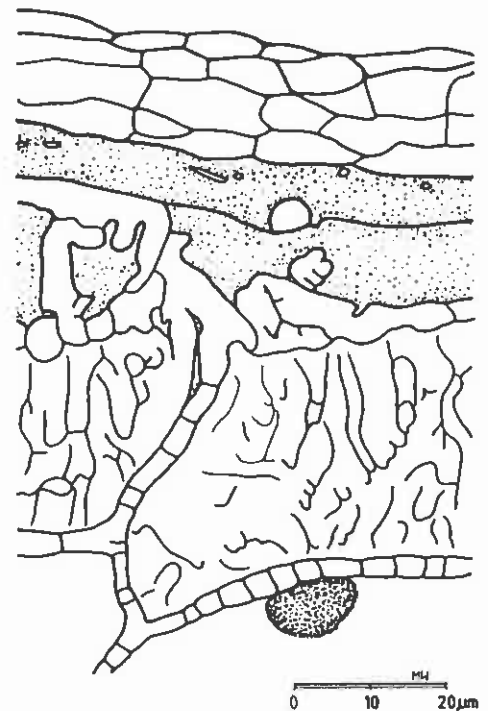


Abb. 70: *Piceirhiza spinifera*. Längsschnitt durch Mykorrhiza.

einer Baumschule in Piedmont. Sie finden abweichend zu Voiry (1981) längere Cystiden (75 - 80 μm) sowie einen dickeren Mantel (30 - 40 μm).

Die von *Tuber brumale* (Palenzona 1969, Palenzona et al. 1972) beschriebene Mykorrhiza unterscheidet sich von *P. spinifera* in den wenigen beschriebenen Merkmalen durch die größere Manteldicke und die längeren Cystiden (100 - 150 μm).

Eine ähnliche Mykorrhiza an *Picea abies*, gebildet von *Tuber puberulum* wird von Blaschke (1987) beschrieben. Von der hier untersuchten Ektomykorrhiza weicht diese durch einen dickeren Mantel sowie ein "puzzleartiges" Muster im mittleren Mantelbereich ab.

Brand & Agerer (1988) beschreiben aus der gleichen Baumschule, in welcher *Piceirhiza spinifera* gefunden wurde, eine in einigen Charakteristika sehr ähnliche Mykorrhiza an Buche als *Fagirhiza cystidiophora*. Diese Mykorrhiza weicht durch ein epidermoides Muster der Mantelzellen, einen dickeren Mantel ((15) 20 - 30 μm) sowie eine gelbbraune Färbung von *Piceirhiza spinifera* ab. Als Mykorrhizapilz vermuten Brand & Agerer (l.c.) einen Pilz aus der Gattung *Tuber*.

Ein Pilzpartner aus der Gattung *Tuber* wäre nach den Literaturdaten auch für *Piceirhiza spinifera* denkbar. Von *P. spinifera* stand für die Untersuchungen nur relativ wenig und zudem schlecht entwickeltes Material zur Verfügung. Es kann daher nicht ausgeschlossen werden, daß es sich hier lediglich um junge Stadien der Mykorrhiza des gleichen Pilzes handelt, wie er als *Fagirhiza cystidiophora* an *Fagus sylvatica* (Brand & Agerer 1988) beschrieben wurde. Hierauf deuten auch stellenweise gefundene Übergänge zwischen den Zellmustern des Mantels der beiden Arten. Für eine Klärung dieser Problematik sind weitergehende Untersuchungen unumgänglich.

PISOLITHUS TINCTORIUS

(Mich. ex Pers.) Coker & Couch

Beschreibung (Synthese)

Die Synthese der Mykorrhiza von *Pisolithus tinctorius* an Fichte wurde in Petrischalen (vergl. Abb. 4) und verrottetem Holz (Substrat 2) oder einem Torf-Perlite (10 : 1) Gemisch als Substrat durchgeführt.

MORPHOLOGIE (Abb. 71, Abb. 72)

Mykorrhizasystem unregelmäßig monopodial verzweigt, bis 6 mm lang; Achsen 0,3 - 0,5 mm dick; Seitenenden 0,25 - 0,4 mm dick und bis 3 mm lang; Achse und Seitenenden teils unregelmäßig gewunden teils gerade; Oberfläche netzig; junge Bereiche weißbraun bis hellbeige; ältere Partien mit braunen Flecken und dunkler Aderung aus Bündeln brauner Hyphen; alte Mykorrhizen zunehmend mit schwarzen Flecken und Adern; Mykorrhizen meist von lockerem Gespinnst anfangs hellbrauner, später schwarzer abziehender Hyphen und Rhizomorphen umgeben;

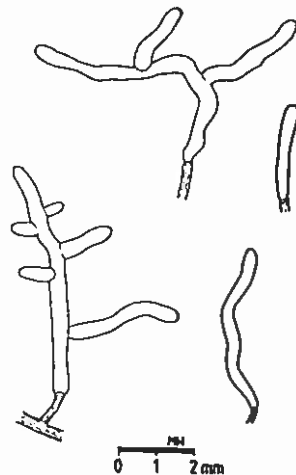


Abb. 71: *Pisolithus tinctorius*. Mykorrhizen unterschiedlichen Alters (Umrisse).

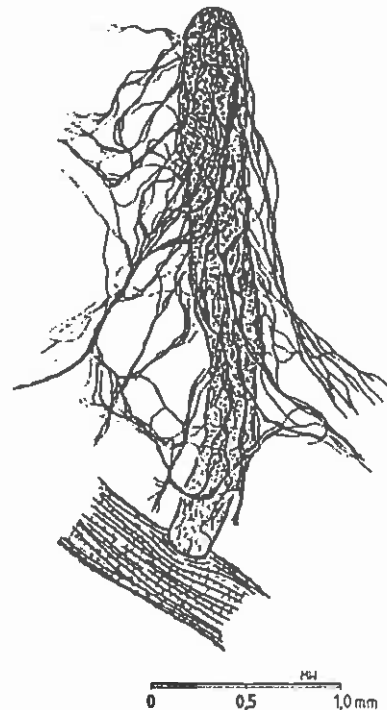


Abb. 72: *Pisolithus tinctorius*. Habitus einer Mykorrhiza mit abziehenden Hyphen und Rhizomorphen. Hellbrauner Mantel durch dunkle Hyphen schwarz geadert.

ANATOMIE

Abziehende Hyphen

(Abb. 73)

Farblos bis plasmatisch braun, 2,5 - 5 μm dick; Einzelzellen 30 - 150 μm lang; alle Septen mit Schnallen; Zellwand dünn, farblos bis braun, glatt oder mit kristallinen Auflagerungen; Anastomosen einfach;

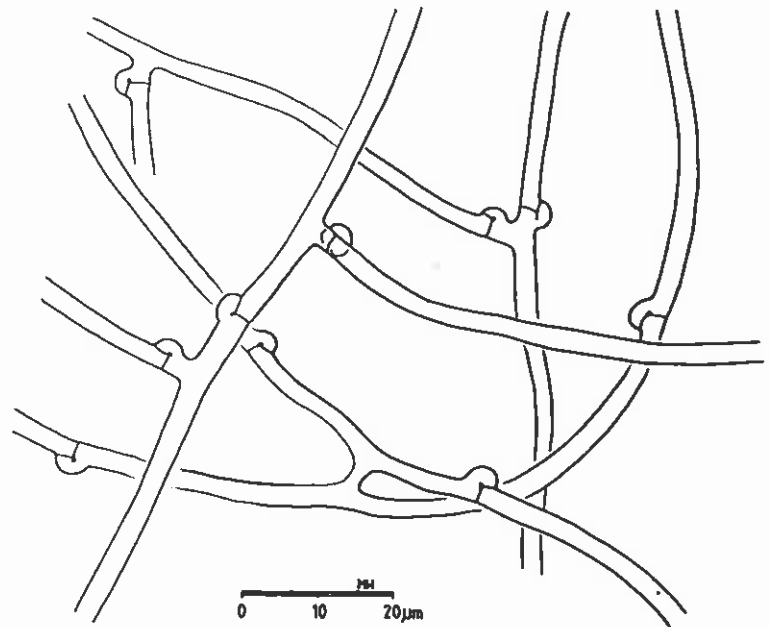


Abb. 73: *Pisolithus tinctorius*. Abziehende Hyphen. (Ohne Auflagerungen dargestellt).

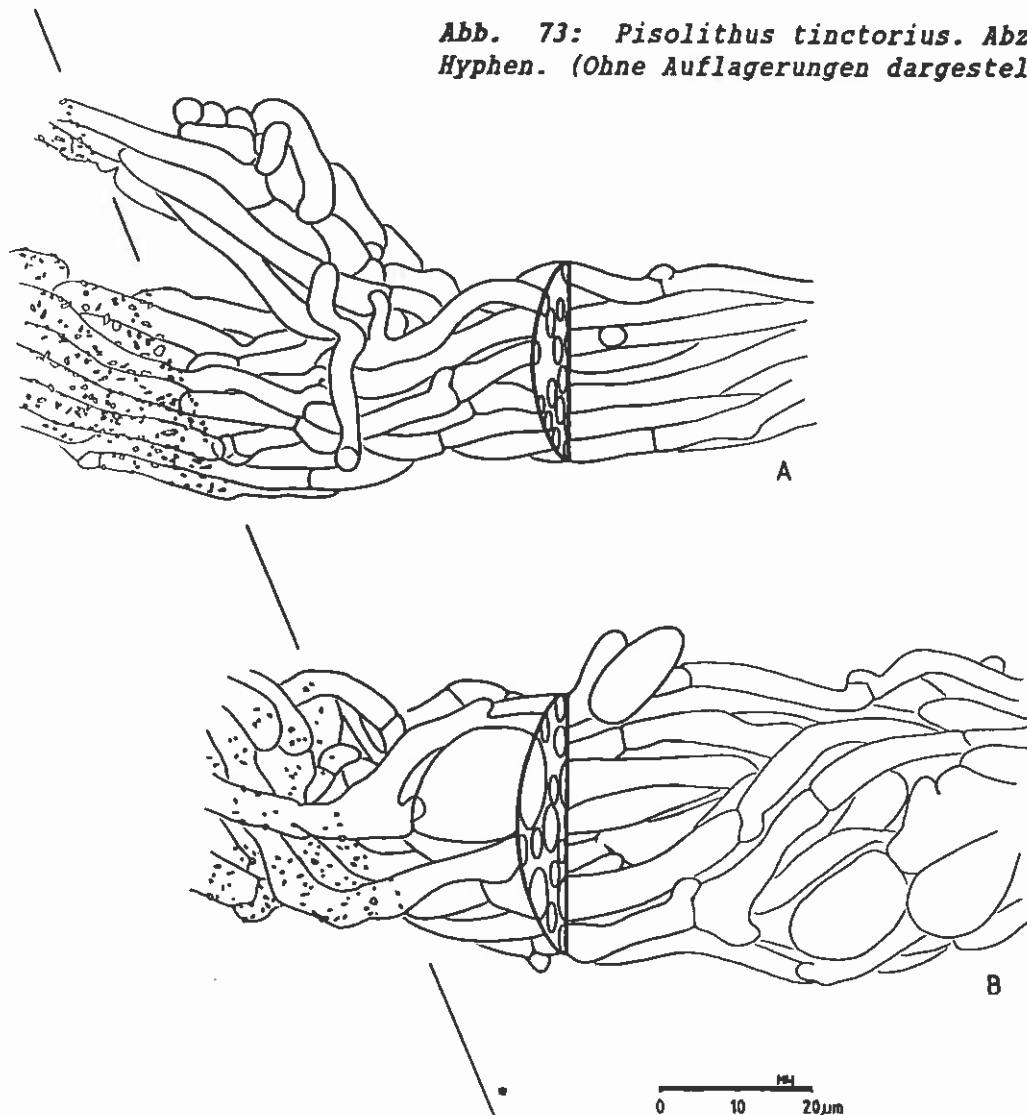


Abb. 74: *Pisolithus tinctorius*. Rhizomorphen in Aufsicht (links) und im optischen Schnitt (rechts). A. Verzweigung. B. Hyphen mit blasig aufgetriebenen Zellelementen. (* Ohne Zellwandauf lagerungen gezeichnet).

Rhizomorphen (Abb. 74)

Bündel eng verflochtener Hyphen mit 40 - 60 μm Durchmesser; Einzelhyphen farblos bis plasmatisch braun; 4 - 6 μm dick; teils aufgeblasene Zellelemente mit bis zu 15 μm Durchmesser (Abb. 74 B); Septen mit Schnallen; an der Ausrichtung der Schnallen läßt sich die gegenläufige Richtung der Hyphen erkennen (vergl. Agerer 1988); Zellwand farblos bis gelbbraun, bis 1 μm dick, meist mit kristallinen Auflagerungen;

Der Bildungsmodus der Rhizomorphen und ihrer Verzweigungen entspricht den von Agerer (1988) für *Paxillus involutus* dargestellten Verhältnissen.

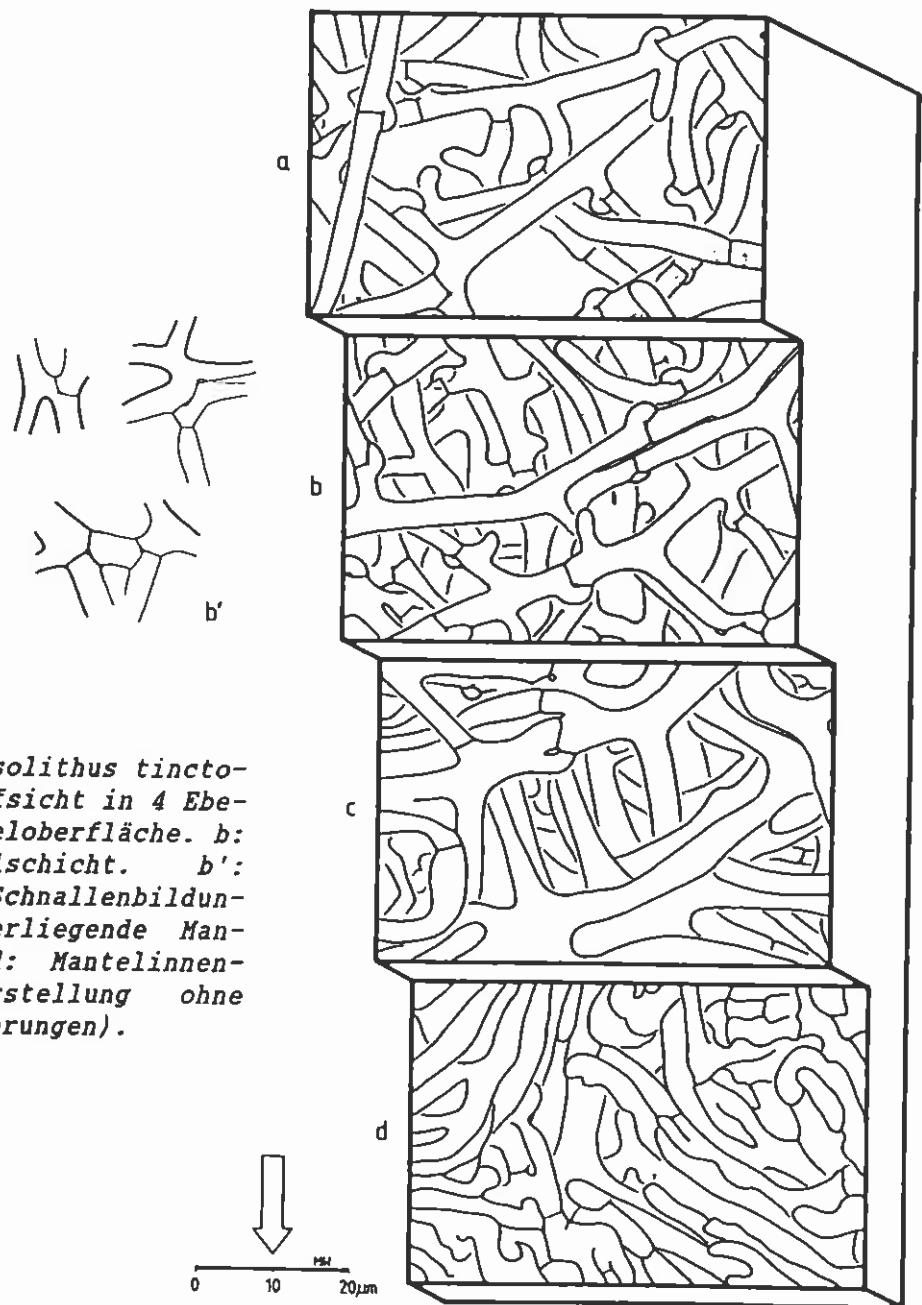


Abb. 75: *Pisolithus tinctorius*. Mantelaufsicht in 4 Ebenen. a: Manteloberfläche. b: äußere Mantelschicht. b': abweichende Schnallenbildungen. c: tieferliegende Mantelschicht. d: Mantelinnenfläche. (Darstellung ohne Zellwandauflagerungen).

Mantel (Abb. 75)

Hyphen teils mit abweichenden Schnallenbildungen
(Abb. 75 b');
Mantelaufsicht (Abb. 75 a)

Auf Manteloberfläche Schleier abziehender Hyphen mit teils braunem, granulären Inhalt, teils mit kristallinen Auflagerungen;

darunter (Abb. 75 b) dicht plectenchymatische Schicht dünnwandiger, teils mehrfach verzweigter und netzig verwachsener Hyphen; teils mit kristallinen Auflagerungen; Septen mit Schnallen; Zelldurchmesser 3 - 6 µm;

Tieferliegende Schichten (Abb. 75 c)

Plectenchymatisch mit teils parallelen Hyphen von 3 - 8 µm Durchmesser; Hyphen meist mit Schnallen, selten mit einfach erscheinenden Septen;

Mantelinnenfläche (Abb. 75 d)

Teils plectenchymatische, 3 - 4 µm breite, gestreckte Zellen, teils palmettiartige Strukturen; stellenweise kleinzellig, mit rundlichen 2 - 5 µm breiten Zellen; Septen meist einfach erscheinend, teils Schnallen;

Längsschnitt (Abb. 107 As)

Mantel dicht plectenchymatisch, 30 - 40 µm dick; Zellen 2 - 6 (7) µm dick; Zellen farblos bis leicht plasmatisch hellbraun; Zellwand farblos bis schwach bräunlich, dünn; stellenweise Gruppen dickwandigerer Hyphen mit brauner Zellwand; abziehende Hyphen und äußerste Mantellagen mit teils plasmatisch braunen bis dunkelbraunen Zellen oder Zellen mit braunem granulärem Inhalt;

Hartigsches Netz (Abb. 107 As)

meist bis Endodermis reichend; um Tanninzellen 1 - 4 Lagen 2 - 6 µm dicker Zellen; um Rindenzellen 1 - 2 (3) Lagen 2 - 6 µm dicker Zellen; Lobenbreite der Palmetti 1 - 5 µm;

Untersuchter Beleg

Deutschland, Bayern, Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München, Expositionskammern, Versuch 16A, in Herb. M. Weiss. Mykorrhiza (Synthese).

Synthese der Mykorrhiza

Die Synthese der Mykorrhiza von *Pisolithus tinctorius* wurde unsteril mit Fichtensämlingen in Petrischalen (vergl. Abb. 4) und verrottetem Holz (Substrat 2) oder einem Torf-Perlite (10 : 1) Gemisch als Substrat durchgeführt. Als Inokulum diente Myzel aus Flüssigkultur. Nach einem Monat konnten in allen angesetzten Syntheseversuchen Mykorrhizen gefunden werden.

Verwendete Kultur

Stamm 293 aus der Kulturensammlung von Herrn R. Römmelt.

Kulturbeschreibung

Braune Kolonien mit reichlichem wattigen Luftmyzel; in älteren Stadien von dunkelbraunen bis schwarzen Rhizomorphen durchzogen;

Luftmyzel (Abb. 76, Abb. 77)

Entsprechend Substratmyzel aber Hyphen dunkler, dickwandiger und mit größeren, braunen, kristallinen Auflagerungen; Zellwand gelbbraun, Hyphen farblos bis plasmatisch braun oder mit braunem granulären Inhalt; teils abweichende Schnallenbildungen (Abb. 77) sowie mehrfache Schnallenbildung am Ende von Hyphenzellen; Hyphen teils dicht zu Rhizomorphen gebündelt;

Substratmyzel (Abb. 76)

Dünnwandig, Hyphen teils ungleich dick, Durchmesser 2.5 - 6 (8) μm , Zelllänge 50 - 130 μm ; teils blasig aufgetriebene Hyphenabschnitte mit bis zu 10 μm Durchmesser; diese oft am Zellende vor der Schnalle; Zellwände meist mit kristallinen Auflagerungen; Hyphen farblos bis leicht plasmatisch braun; im Substrat feinkristalline braune Kristallgruppen;

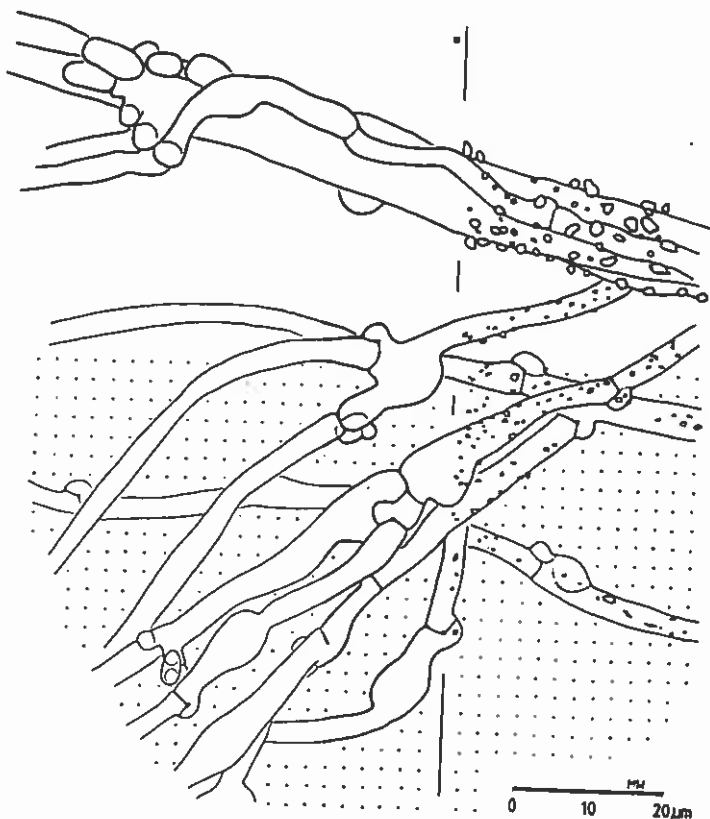


Abb. 76: *Pisolithus tinctorius*. Schnitt durch eine Kultur von *Pisolithus tinctorius* auf MMN-Agar mit Luftmyzel (mit junger Rhizomorphe) und Substratmyzel in Agar (Rasterung). (* Ohne Zellwandauflagerungen dargestellt).

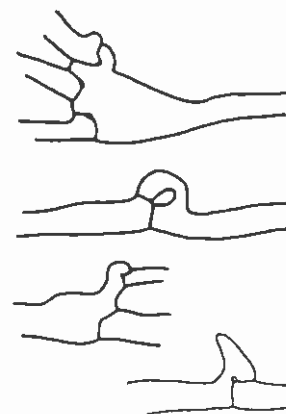


Abb. 77: *Pisolithus tinctorius*. Abweichende Schnallenbildungen (Luftmyzel). (Ohne Zellwandauflagerungen dargestellt).

Die Mykorrhiza von Pisolithus tinctorius in der Literatur

Die wenigen bei Rose et al. (1981) gemachten Angaben über Färbung und Aufbau des Mantels der Mykorrhiza von *Pisolithus tinctorius* an *Eucalyptus nova-anglica* stimmen mit den hier gemachten Beobachtungen überein.

Reiter (1988) beschreibt eine Synthese von *Pisolithus tinctorius* mit *Picea abies* in einem aseptischen System (Kottke et al. 1987). Sie findet abweichend von den oben dargestellten Charakteristika einen dickeren Mantel (40 - 50 μm), ein mehrlagiges Hartigsches Netz sowie intrazelluläre Infektionen in den Rindenzellen und teilweise auch im Zentralzylinder. Reiter (l.c.) führt die genannten Unterschiede auf das, abweichend zu Kottke et al. (l.c.) erhöhte Kohlenhydratangebot in dem für die Synthese verwendeten System zurück (vergl. auch Duddridge & Read 1984 c).

Metzler & Oberwinkler (1987) beschreiben eine Synthese von *Pisolithus tinctorius* an *Pinus sylvestris* auf einem kohlenhydrathaltigen Medium. Sie finden ebenfalls eine, vermutlich auf das hohe Kohlenhydratangebot zurückzuführende, größere Dicke des Mantels von 20 - 100 μm sowie aufgeblasene Hyphen im Mantel von bis zu 15 μm Durchmesser.

THELEPHORA TERRESTRIS

Pers. ex Fr.

Erste ausführliche Beschreibung dieser Ektomykorrhiza: Agerer & Weiss (1988).

Beschreibung (Synthese)

Die Synthese der Mykorrhiza von *Thelephora terrestris* an Fichte wurde in Petrischalen (vergl. Abb. 4) und Torf (Substrat 1) oder verrottetem Holz (Substrat 2) als Substrat durchgeführt.

MORPHOLOGIE (Abb. 78, Abb. 79)

Mykorrhizasystem bis 13 mm lang, monopodial, pinnat bis pyramidal verzweigt; Achsen meist gerade, teils leicht gebogen, 0,3 - 0,7 mm dick; Seitenenden bis 2 mm lang und 0,3 - 0,45 mm dick; Oberfläche junger Partien meist langstachelig, selten glatt; ältere Teile zunehmend glatt mit teils fein netziger Oberfläche; Farbe weiß, ältere Bereiche beige; teils zahlreiche, von der Mykorrhiza abziehende, teils lang stachelige Rhizomorphen; Rhizomorphen teils vernetzt, jung weiß, später braun bis dunkelbraun;

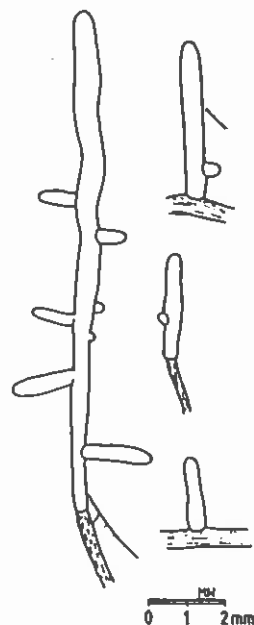


Abb. 78: *Thelephora terrestris*. Mykorrhizen unterschiedlichen Alters (Umrisse).

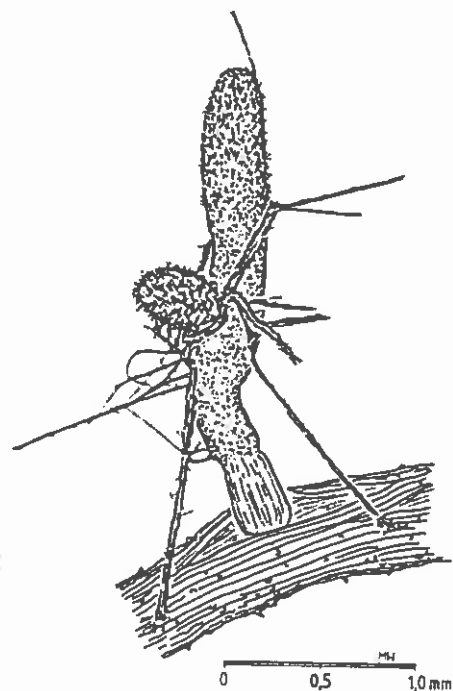


Abb. 79: *Thelephora terrestris*. Habitus einer Mykorrhiza mit abziehenden Rhizomorphen.

ANATOMIE

Abziehende Hyphen

(Abb. 80)

Durchmesser 3 - 7 μm ; mit Schnallen und teils mit einfachen Septen; Zellwand meist glatt, teils mit unregelmäßigen Auflagerungen, farblos bis braun und bis 1 μm dick; selten dünnwandige intrahyphale Hyphen;

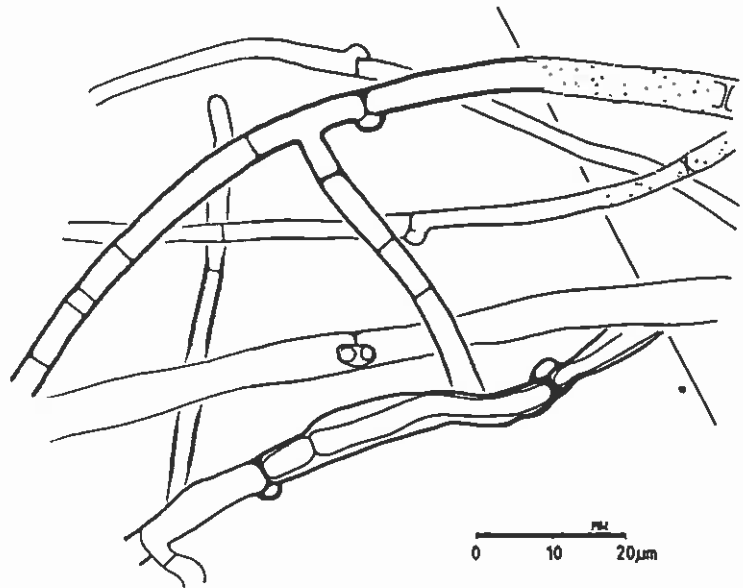


Abb. 80: *Thelephora terrestris*. Abziehende Hyphen. (* Ohne Zellwandauflagerungen dargestellt).

Rhizomorphen (Abb. 81)

Bis 120 μm im Durchmesser; Hyphen 3 - 5 μm dick, mit Schnallen und einfachen, dünnen Septen; äußere Hyphen teils dickwandig (bis 1 (1,5) μm) und dünner (bis 4 μm); Zellwände farblos bis braun;

Mantel (Abb. 83)

Cystiden (Abb. 82)

Oberfläche mit 40 - 150 μm langen 2,5 - 3,5 μm dicken Cystiden; teils mit zahlreichen einfachen, dünnen Septen; Cystiden an Basis mit Schnalle; Zellwand vor basaler Schnalle dünn (Mantelhyphe), nach Schnalle bis 1 μm dick;

Mantelaufsicht (Abb. 83 a, b)

Unter lockerer plectenchymatischer Schicht mehrfach verzweigte, dicht netzig verwachsene Hyphen; Zelldurchmesser 3 - 4 (5) μm ; Zellwand dünn, glatt;

Tieferliegende Schichten (Abb. 83 c)

Plectenchymatische Schicht unregelmäßig gebuchteter, gewundener Hyphen; Zelldurchmesser 3 - 7 (10) μm ;

Mantelinnenfläche (Abb. 83 d, e)

Plectenchymatische Schicht 2 - 5 μm breiter, teils paralleler Hyphen; darunter Übergang zu palmettiähnlicher Struktur;

Längsschnitt (Abb. 111 Bs)

Mantel 30 - 40 μm dick; keine Schichtung erkennbar, plectenchymatisch; Zelldurchmesser 2 - 7 (8) μm ; auf Oberfläche dickwandige Cystiden;

Hartigisches Netz (Abb. 111 As, Bs)

Bis Endodermis reichend; um Tanninzellen 1 - 3 lagig, Zellen 2 - 8 μm dick; um Rindenzellen eine Lage 2 - 4 μm dicker Zellen; Loben der Palmetti 1 - 4 μm breit;

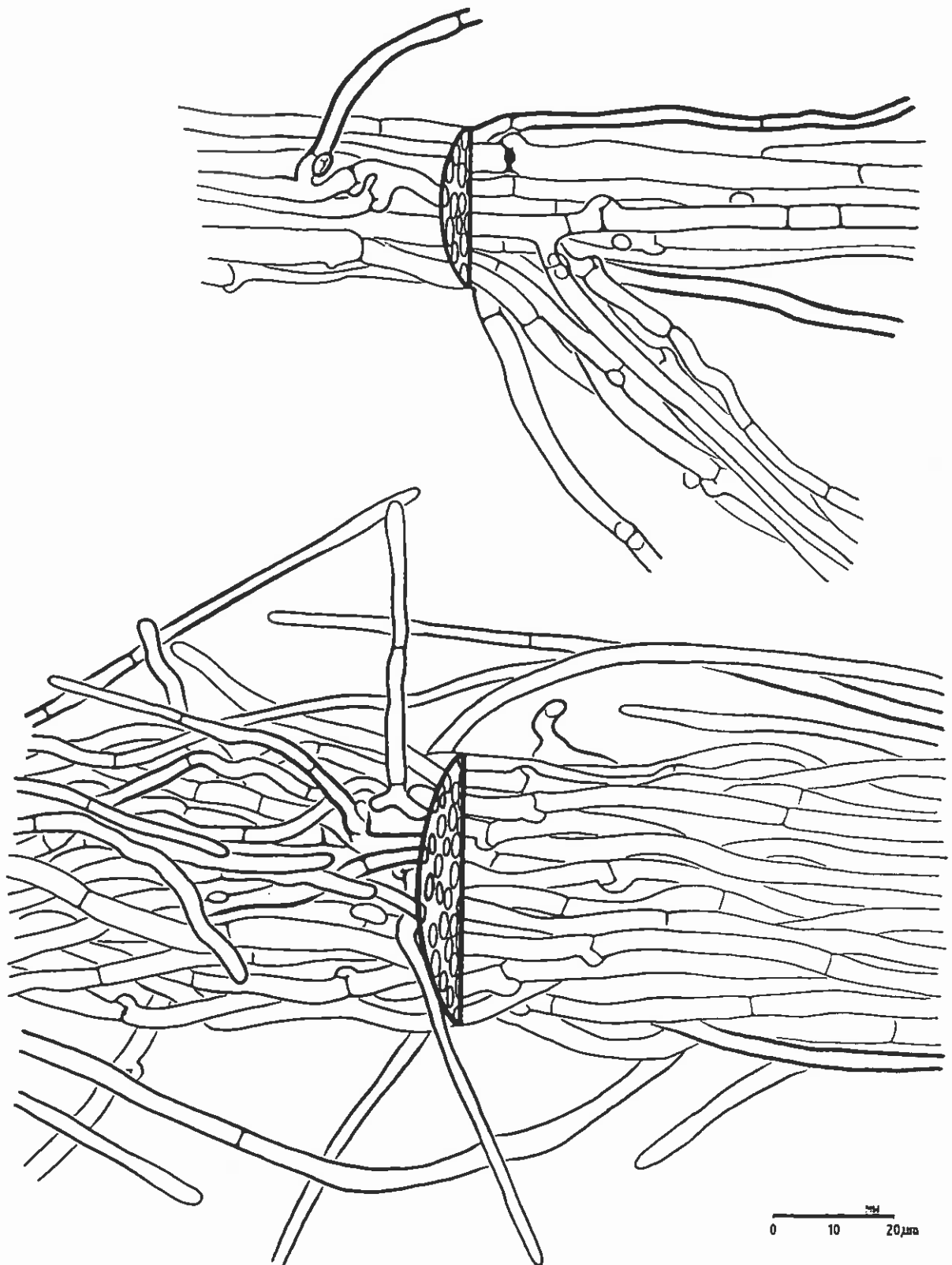


Abb. 81: *Thelephora terrestris*. Rhizomorphen in Aufsicht (links) und im optischen Schnitt (rechts).

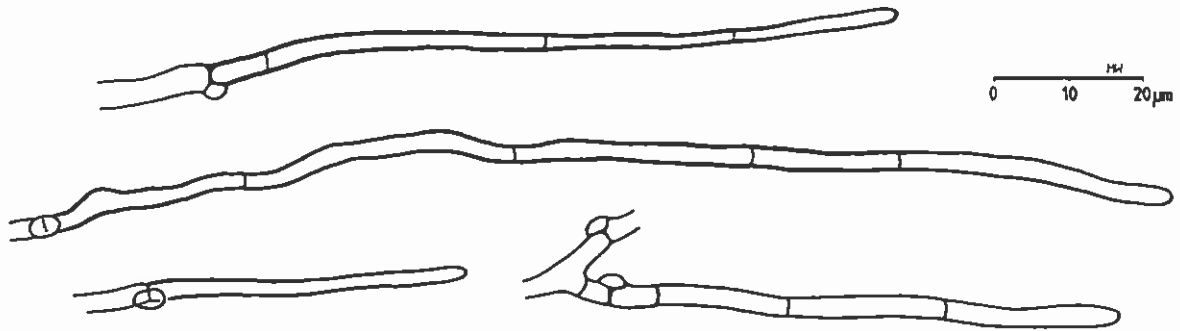
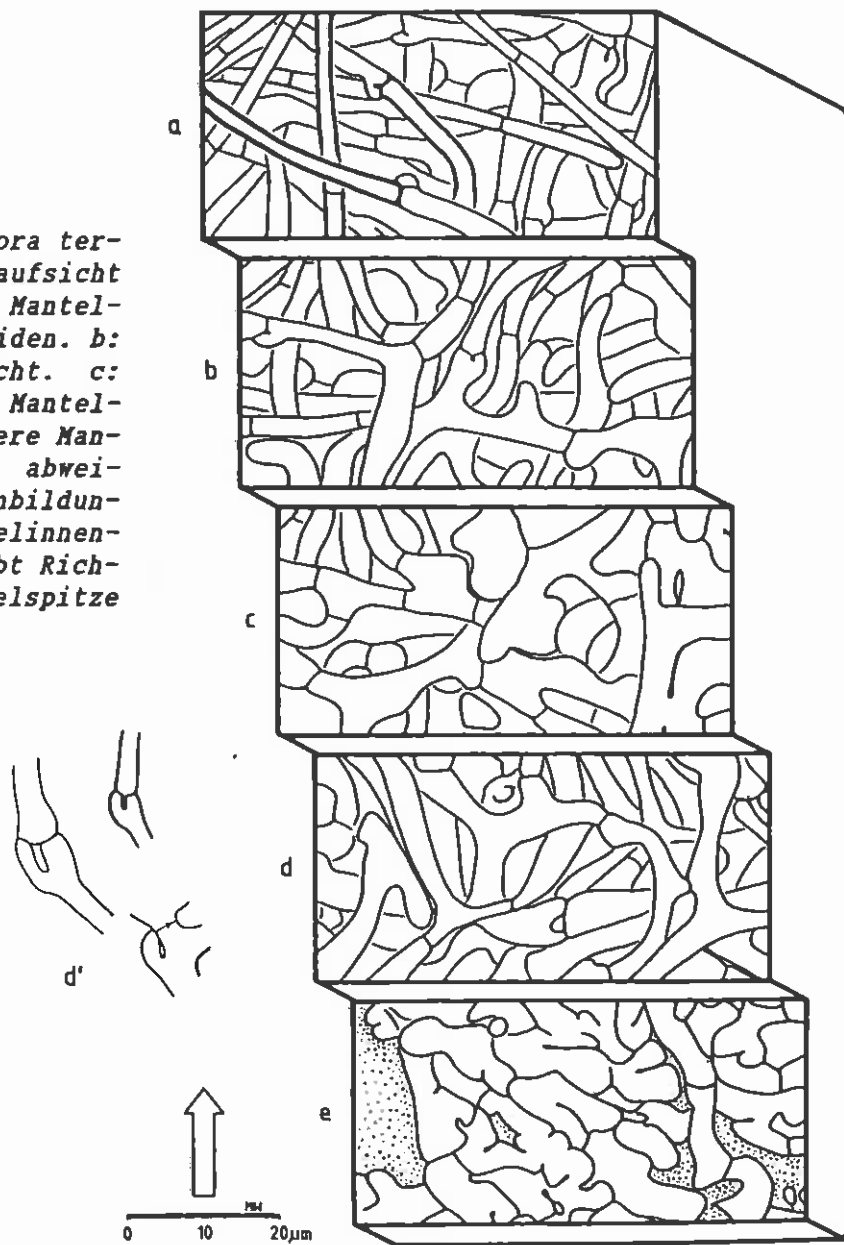


Abb. 82: *Thelephora terrestris*. Cystiden von Manteloberfläche.

Abb. 83: *Thelephora terrestris*. Mantelaufsicht in 5 Ebenen. a: Mantelaufsicht mit Cystiden. b: äußere Mantelschicht. c: tieferliegende Mantelschicht. d: innere Mantelschicht. d': abweichende Schnallenbildungen. c: Mantelinnenfläche. (Pfeil gibt Richtung der Wurzelspitze an).



Untersuchte Belege

- 1 Deutschland, Bayern, Landkreis Aichach, zwischen Odelzhausen und Mering, im Höglwald, unter *Picea abies*, 23. 6. 1987, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss 127. Fruchtkörper und Mykorrhiza (Freiland und Synthese).
- 2 Deutschland, Bayern, Landkreis Aichach, zwischen Odelzhausen und Mering, im Höglwald, unter *Picea abies*, 3. 8. 1987, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss 128. Fruchtkörper und Mykorrhiza (Freiland und Synthese).
- 3 Deutschland, Bayern, Staatliche Samenklinge und Pflanzgarten 8229 Laufen, unter 4jährigen Fichten, 24. 9. 1987, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss 139. Fruchtkörper und Mykorrhiza (Freiland und Synthese).

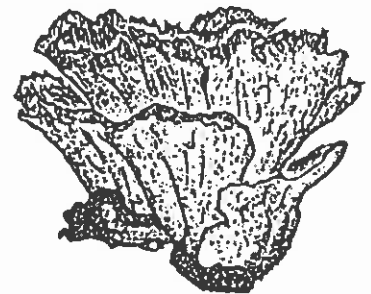


Abb. 84: *Thelephora terrestris*. Fruchtkörper.

Synthese der Mykorrhiza

Die Synthese der Mykorrhiza von *Thelephora terrestris* wurde unsteril mit Fichtensämlingen in Petrischalen und Torf (Substrat 1) oder verrottetem Holz (Substrat 2) als Substrat durchgeführt. Als Inokulum dienten Fruchtkörperbruchstücke (Belege 1 - 3). Nach 13 Tagen konnten aus diesen auswachsende Hyphen beobachtet werden und nach einem Monat wurden erste Mykorrhizen gefunden.

Die Mykorrhiza von *Thelephora terrestris*in der Literatur

Eine ausführliche Beschreibung der Mykorrhiza von *Thelephora terrestris* an *Picea abies* aus einem natürlichen Waldbestand geben Agerer & Weiss (1988). Die dort beschriebene Mykorrhiza stimmt in allen wesentlichen Details mit den hier gemachten Beobachtungen überein. Auftretende Unterschiede werden ausführlich bei Agerer & Weiss (1988) diskutiert. Sie liegen vermutlich in den Bedingungen der Kultur sowie in unterschiedlichen Präparationstechniken begründet.

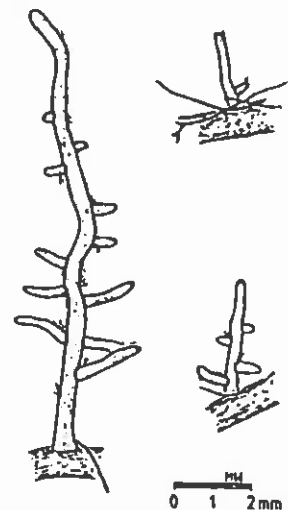


Abb. 85: *Thelephora terrestris*. Habitus von Mykorrhizen (Freiland).

AMANITA MUSCARIA

(L. ex Fr.) Hooker

Synthese der Mykorrhiza

Die aus einem Fruchtkörper von *Amanita muscaria* (Abb. 86) isolierte Kultur (auf MMN-Agar) wurde zur Gewinnung von Inokulationsmaterial auf einem Torf-Perlite-Vermiculit (8 : 1 : 1) Gemisch mit MMN-Medium kultiviert. Die Synthese der Mykorrhiza erfolgte in senkrecht gestellten Petrischalen (vergl. Abb. 4) mit einem sterilisierten Torf-Laub (1 : 1) Gemisch als Substrat. Als Pflanzen wurden etwa zwei Monate alte, steril angezogene Fichtensämlinge verwendet. Nach Inokulation mit Myzel aus der Kultur (s.o.) konnten nach 16 Tagen erste Mykorrhizen beobachtet werden. Nach weiteren 12 Tagen zeigten 45% der Pflanzen erste Mykorrhizen. In allen Platten traten nach 10 bis 20 Tagen Fremdinfectionen auf, welche jedoch keinen erkennbaren Einfluß auf den Erfolg der Mykorrhizierung hatten.

Eine weitere Bearbeitung dieses Pilzes war nicht möglich, da die Synthesen durch den Ausfall eines Klimaschranks verloren gingen.

Untersuchter Beleg

Deutschland, Bayern, Landkreis München, Forstenrieder Park, unter *Picea abies*, 28.8.84, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss 80.

Die Mykorrhiza von *Amanita muscaria* in der Literatur

Uhl (1988) gibt eine ausführliche Beschreibung sowie eine Diskussion der Literatur für die Mykorrhiza von *Amanita muscaria* an *Pinus sylvestris*.

Kottke & Oberwinkler (1986) synthetisierten die Mykorrhiza von *Amanita muscaria* an *Picea abies* und beobachteten gut entwickelte Mykorrhizen nach 4 Monaten. Die Autoren finden zwischen in Synthese gebildeten und im Freiland gefundenen Mykorrhizen eine weitgehende Übereinstimmung.

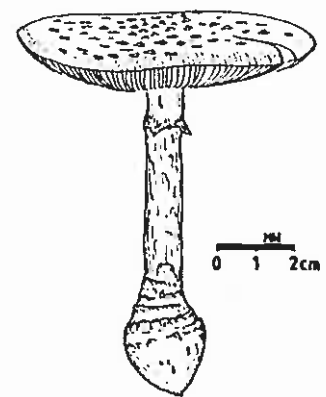


Abb. 86: *Amanita muscaria*. Fruchtkörper.

XEROCOMUS BADIUS

(Fr.) Kühn. ex Gilb.

Die wesentlichen morphologischen Charakteristika der Mykorrhiza von *Xerocomus badius* an *Picea abies* aus einem natürlichen Waldbestand sind in Abb. 2 (auf Seite 4) dargestellt.

Synthese der Mykorrhiza

Die Synthese der Mykorrhiza von *Xerocomus badius* wurde unsteril mit Fichtensämlingen in Petrischalen und einem Torf-Perlite (10 : 1) Gemisch als Substrat durchgeführt. Als Inokulum wurden mit diesem Pilz mykorrhizierte Wurzeln von *Picea abies* verwendet. 10 Tage nach Zugabe des Inokulums wurde aus diesem auswachsendes wattiges Myzel beobachtet und nach insgesamt 25 Tagen konnten erste Mykorrhizen gefunden werden. Der Erfolg der Infektion war dabei mit etwa 20% aller angesetzten Syntheseversuche relativ gering.

Eine weitere Bearbeitung dieses Pilzes war nicht möglich, da die Synthesen durch den Ausfall eines Klimaschranks verloren gingen.

Untersuchter Beleg

Deutschland, Bayern, Landkreis Freising, Kranzberger Forst, Fichtenbestand, 8. 11. 1987, leg. M. Weiss, in Herb. M. Weiss 162. Fruchtkörper und Mykorrhiza (Freiland und Synthese).

Die Mykorrhiza von *Xerocomus badius* in der Literatur

Eine ausführliche Beschreibung der Mykorrhiza von *Xerocomus badius* an *Picea abies* aus einem natürlichen Waldbestand sowie eine Diskussion der Literatur gibt Gronbach (1988).

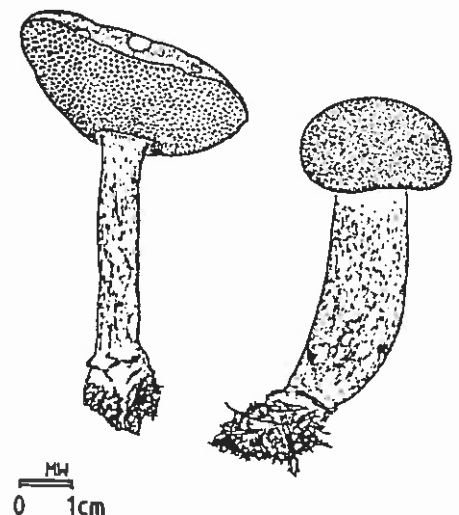


Abb. 87: *Xerocomus badius*. Fruchtkörper.

TEIL II: ONTOGENIE AUSGEWÄHLTER ARTEN

Von den in Teil I beschriebenen Ektomykorrhizaarten war die Untersuchung der Ontogenie nur an einem Teil der in Synthese gebildeten Ektomykorrhizen möglich. Für *Laccaria amethystina* und *Lactarius mitissimus* konnte die Ontogenie nicht untersucht werden, da bei beiden Arten jüngere Entwicklungsstadien fehlten.

AMPHINEMA BYSSOIDES

Die Entwicklung der Mykorrhizen von *Amphinema byssoides* begann in den hier untersuchten Synthesen mit einem lockeren Hyphengeflecht um die Wurzelspitze und einer leichten Verdickung des infizierten subapikalen Bereichs der Kurzwurzel (Abb. 88). Die der Wurzel aufliegenden Hyphen zeigten Schnallen und waren glattwandig.

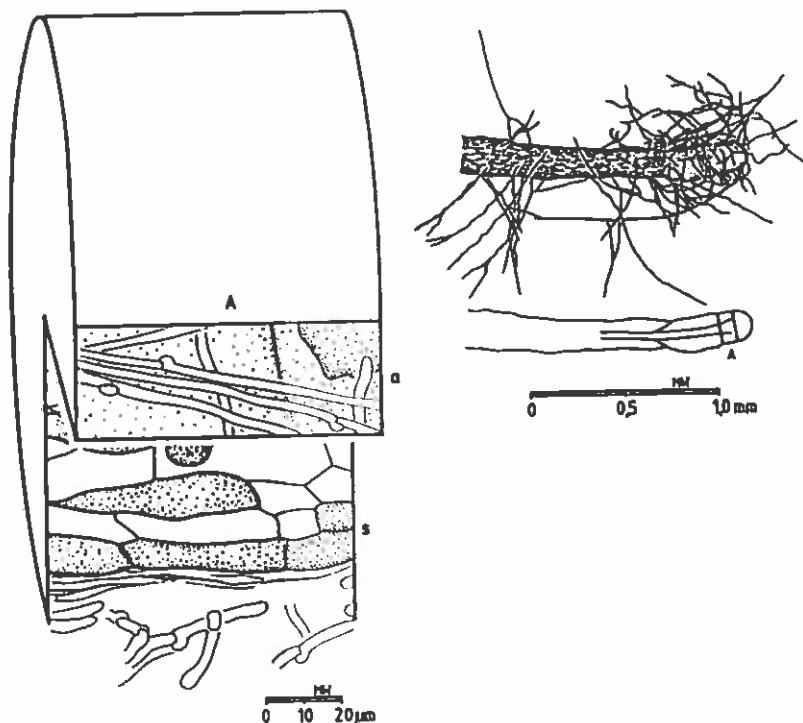


Abb. 88: *Amphinema byssoides*. Initialstadium einer Mykorrhizabildung. Lockeres Hyphengepinst um Kurzwurzelspitze. Infizierter Bereich der Kurzwurzel leicht verdickt. Hyphengepinst und Wurzelspitze farblos. Den Rindenzellen aufliegende Hyphen mit Schnallen (Aa). Rinde ohne Hartigsches Netz (As). In Rinde eine metacutinisierete Schicht, diese mit Einschnürung der Kurzwurzel verbunden.

In nachfolgenden Stadien (Abb. 89, 90) drang das Hartigsche Netz in die Rinde ein, verbunden mit einer deutlichen Verdickung der Kurzwurzel im infizierten Bereich sowie einer Braunfärbung der Wurzelrinde. Diese Verfärbung ist vermutlich auf Tannineinlagerungen in den Rindenzellen zurückzuführen. Es bildete sich ein zunehmend dichter und dann hellgelber, plectenchymatischer Mantel. Die Hyphen des Mantels waren dabei glattwandig und hatten einfache Septen. Um den Mantel bildete sich eine wattige Hülle gekräuselter Hyphen.

In mehreren Meßreihen konnte mit verrottetem Holz als Substrat (Substrat 2) für mykorrhizierte Kurzwurzeln eine maximale Wachstumsgeschwindigkeit von 50 $\mu\text{m}/\text{Tag}$ festgestellt werden.

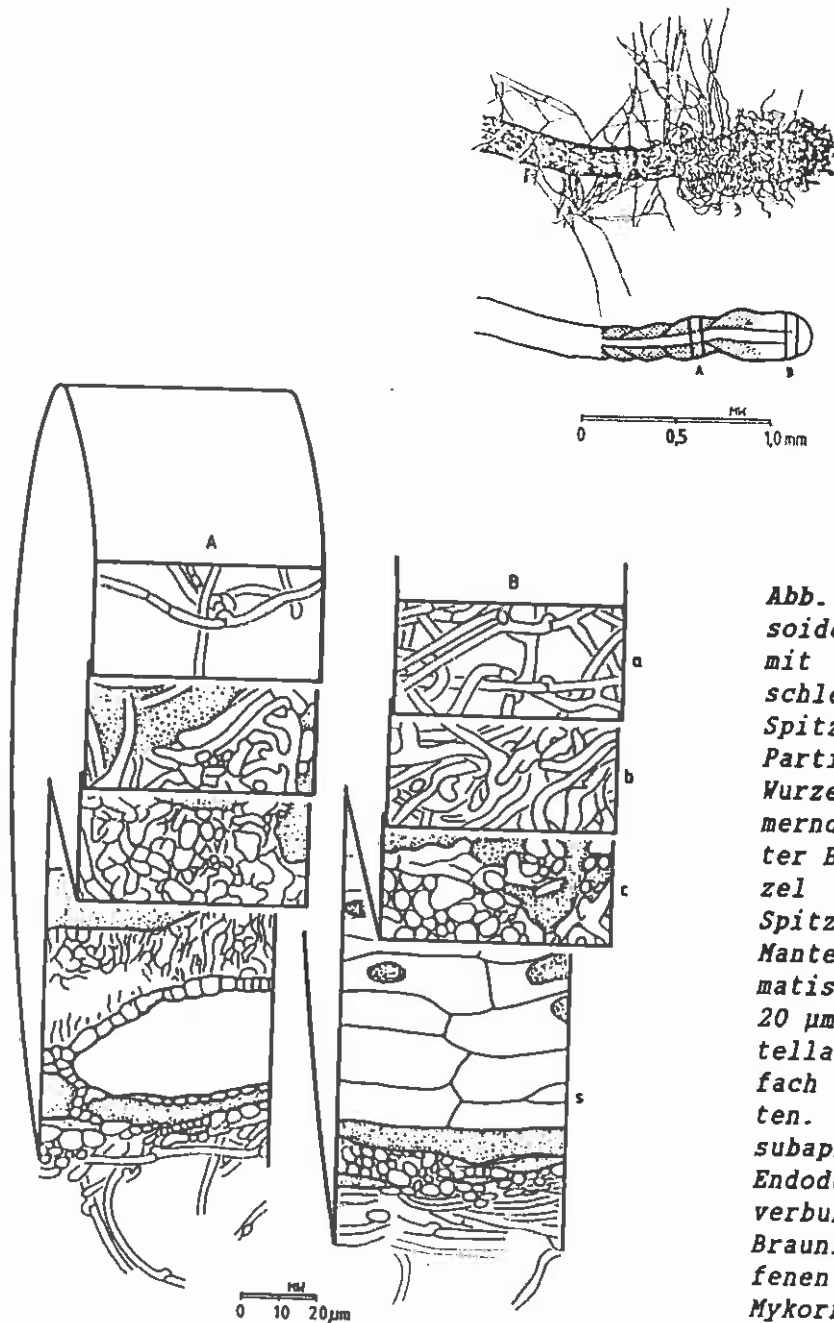


Abb. 89: *Amphinema byssoides*. Junge Mykorrhiza mit wolligem Hyphenschleier um Wurzelspitze. Spitze weiß, in basaler Partie braune Färbung der Wurzelrinde durchschimmernd. Von Pilz infizierter Bereich der Kurzwurzel (besonders an Spitze) verdickt. Mantel locker plectenchymatisch, stellenweise bis 20 μm dick. Tiefere Mantellagen (Bb) mit einfach erscheinenden Septen. Hartigsches Netz in subapikalem Teil bis zur Endodermis vorgedrungen, verbunden mit einer Braunfärbung der betroffenen Wurzelpartie. Mykorrhiza mit zahlreichen metacutinierten Schichten, diese mit Einschnürung der Mykorrhiza verbunden.

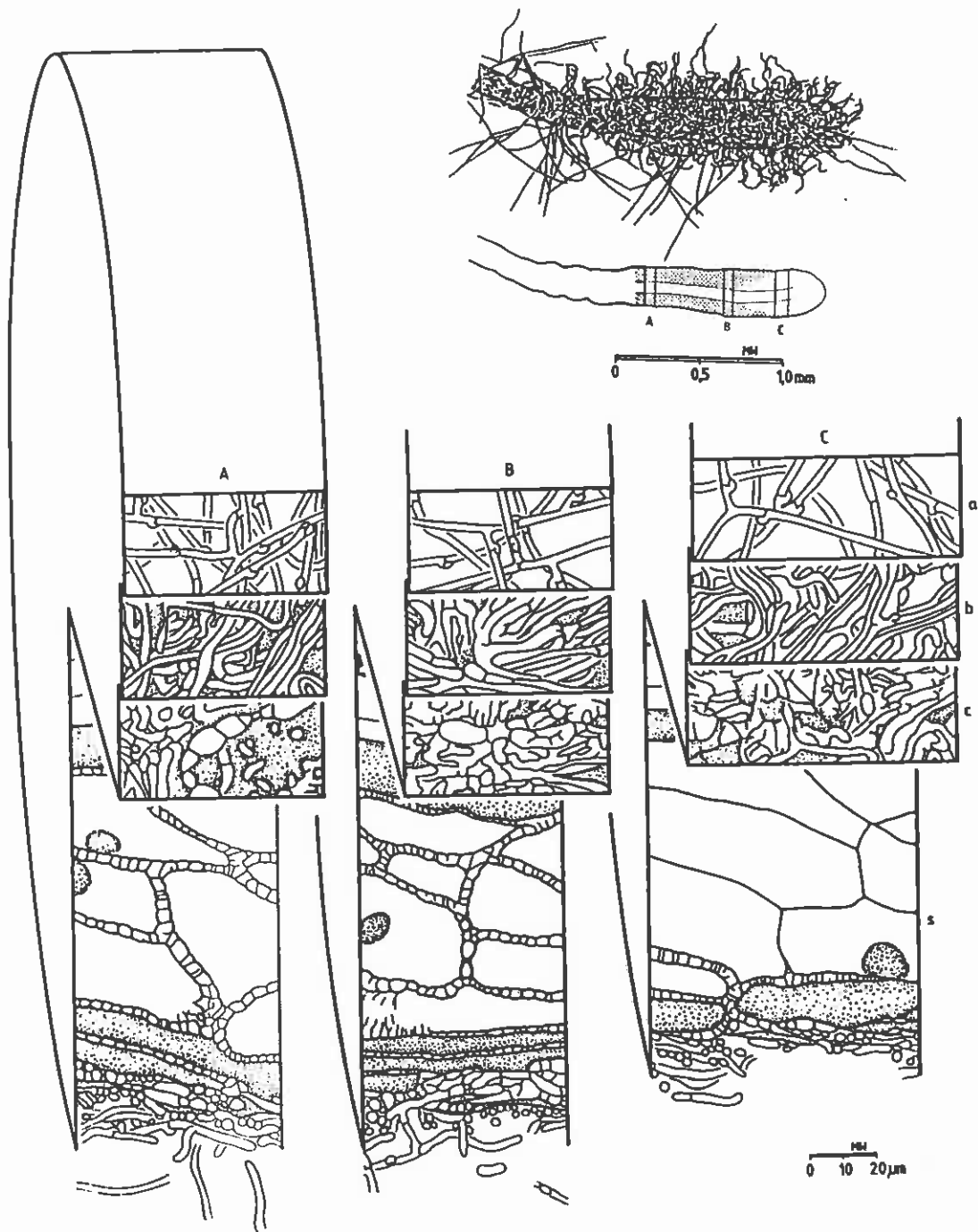


Abb. 90: *Amphinema byssoides*. Mykorrhiza mit dicht wattigem Hyphenschleier. Spitze weiß, in basalem Teil braune Färbung der Rinde durchschimmernd. Infizierter Bereich der Kurzwurzel gegenüber nicht infiziertem verdickt.

Mantel mit typischem Aufbau (vergl. Beschreibung), locker plectenchymatisch, stellenweise bis 20 µm dick (Bs). Tiefere Mantellagen mit einfach erscheinenden Septen (Ab, Bb, Cb). Hartigsches Netz in subapikalem Teil bis zur Endodermis vorgedrungen (Bs), verbunden mit einer Braunfärbung der betroffenen Wurzelpartie.

CENOCOCCUM GEOPHILUM

Die Entwicklung der Mykorrhiza von *Cenococcum geophilum* begann in den hier untersuchten Synthesen mit einem Netz schwarzer Hyphen um den subapikalen Bereich einer Kurzwurzel (Abb. 91). Dabei waren direkt den Rindenzellen aufliegende oder zwischen diese eingedrungene Hyphen glattwandig (Abb. 91 Ab), im Gegensatz zu den warzigen Hyphen des Substratmyzels (Abb. 91 Aa). In späteren Stadien (Abb. 92, Abb 93) war auch die Spitze der Kurzwurzel von einem zunehmend dichteren Hyphengeflecht umgeben, und die infizierten Teile der Wurzel waren leicht verdickt. Im subapikalen Bereich zeigten die inneren Teile des plectenchymatischen Mantels stellenweise eine kleinzellige palmettiartige Struktur (Abb. 92 Bc, 93 Cc).

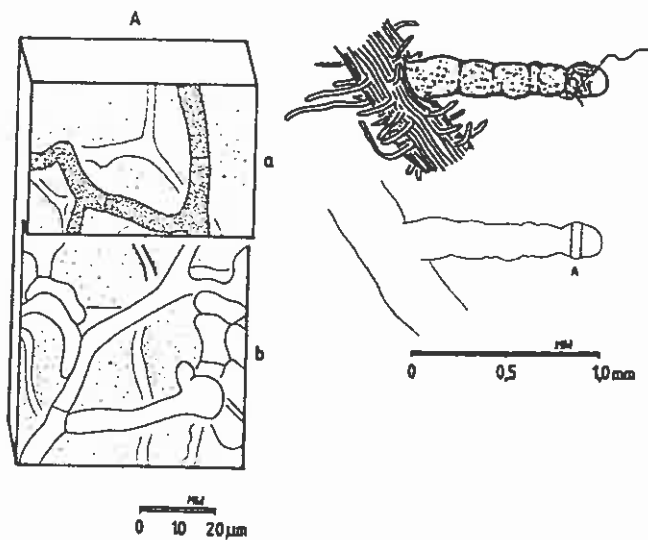


Abb. 91: *Cenococcum geophilum*. Initialstadium einer Mykorrhizabildung. Kurzwurzel subapikal von schwarzem Hyphennetz umspunnen. Oberflächlich in Rinde eindringende Hyphen mit glatten, braunen bis farblosen Wänden (Ab).

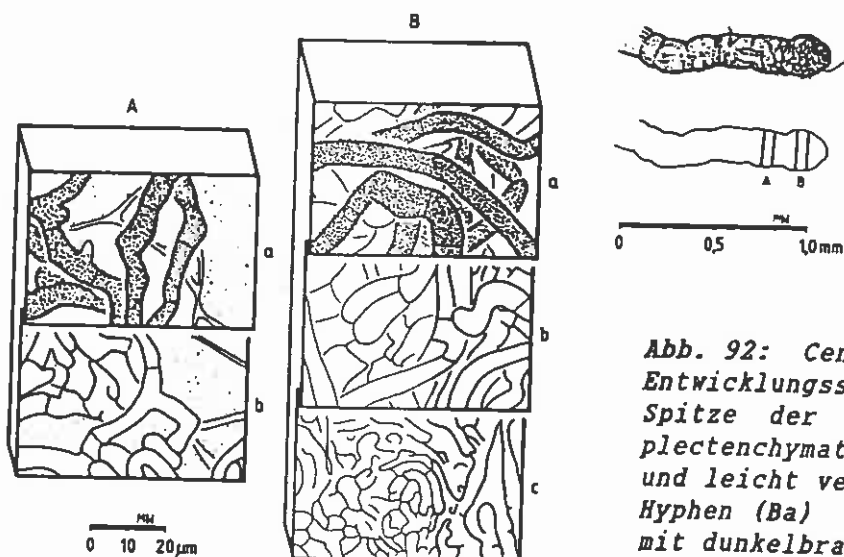


Abb. 92: *Cenococcum geophilum*. Junges Entwicklungsstadium einer Mykorrhiza. Spitze der Kurzwurzel von dichtem plectenchymatischen Mantel eingehüllt und leicht verdickt. Unter abziehenden Hyphen (Ba) glattwandige Hyphen (Bb) mit dunkelbraunen Zellwänden. Darunter (Bc) stellenweise Übergang zu palmettiartigen Strukturen mit hyalinen, dünnwandigen Zellen.

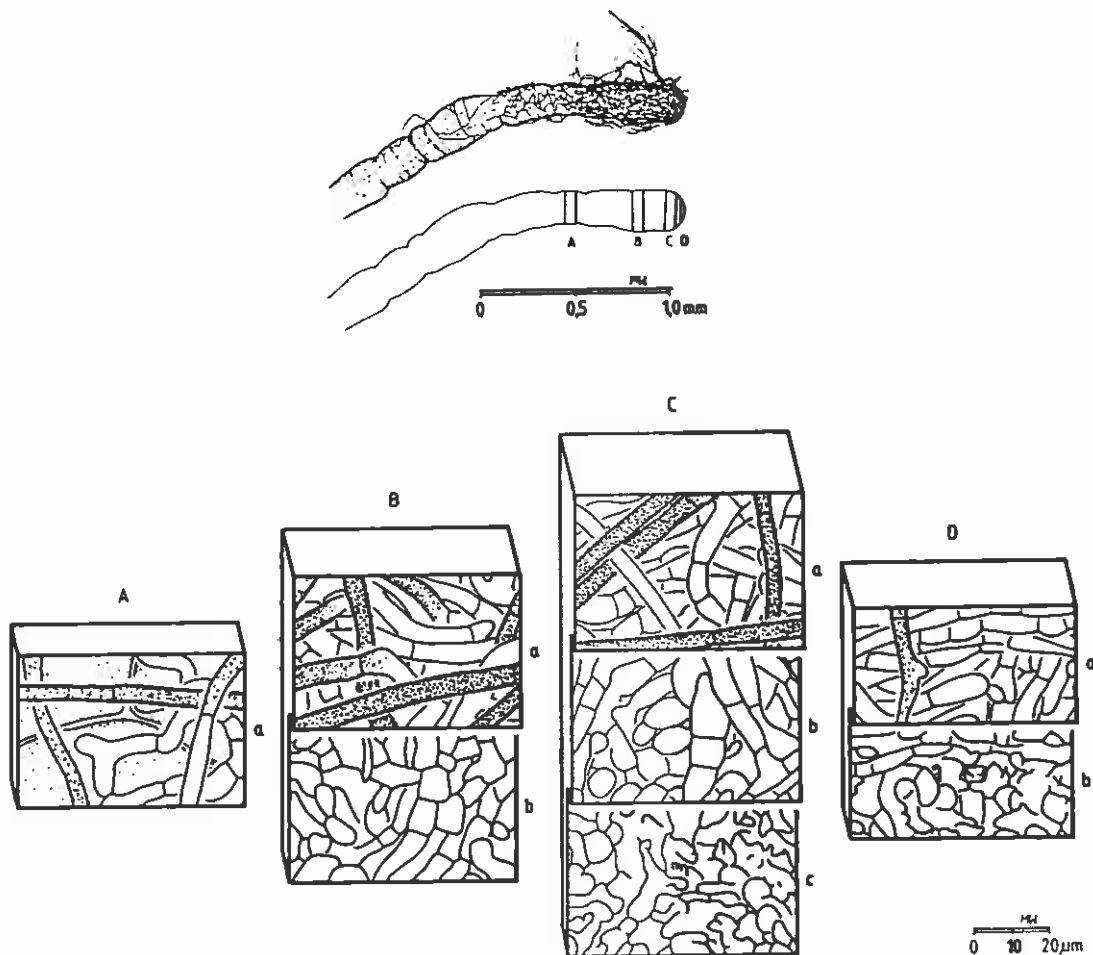


Abb. 93: *Cenococcum geophilum*. Junges Entwicklungsstadium einer Mykorrhiza. Mykorrhizaspitze mit zahlreichen abziehenden Hyphen und schwarzem Mantel, gegenüber nicht infiziertem Teil der Kurzwurzel leicht verdickt. Aufbau des Mantels entsprechend Abb. 92.

In älteren Stadien war die Mykorrhiza von zahlreichen schwarzen abziehenden Hyphen umgeben (Abb. 94). Diese waren in der Regel warzig und beim Übergang in den Mantel glattwandig (vergl. Abb. 93 Ba). Die vom Pilz infizierten Teile der Kurzwurzel waren gegenüber den nicht infizierten Partien deutlich verdickt. Der Mantel zeigte den für *Cenococcum geophilum* typischen Aufbau (vergl. Beschreibung). Im apikalen Bereich (Abb. 94 E) waren die Zellwände der im typischen Sternmuster orientierten Hyphen noch nicht verschmolzen. Die Verschmelzung der Zellwände und der Übergang zu teils pseudoparenchymatischen Strukturen konnte in älteren, subapikalen Bereichen des Mantels beobachtet werden (Abb. 94 C, D). Im basalen Bereich der Mykorrhiza war der Mantel zunehmend plectenchymatisch und ohne sternförmige Anordnung der Hyphen. Die Zellwände waren zunehmend dünner und weniger intensiv pigmentiert (Abb. 94 A, B).

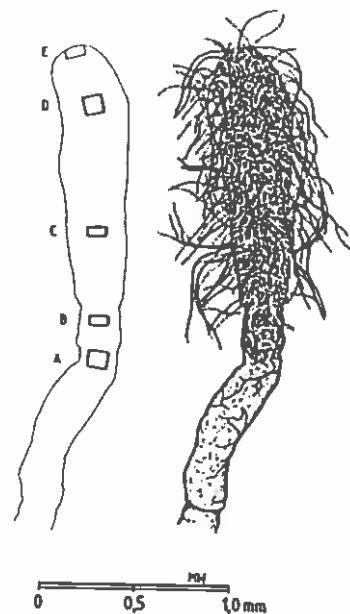
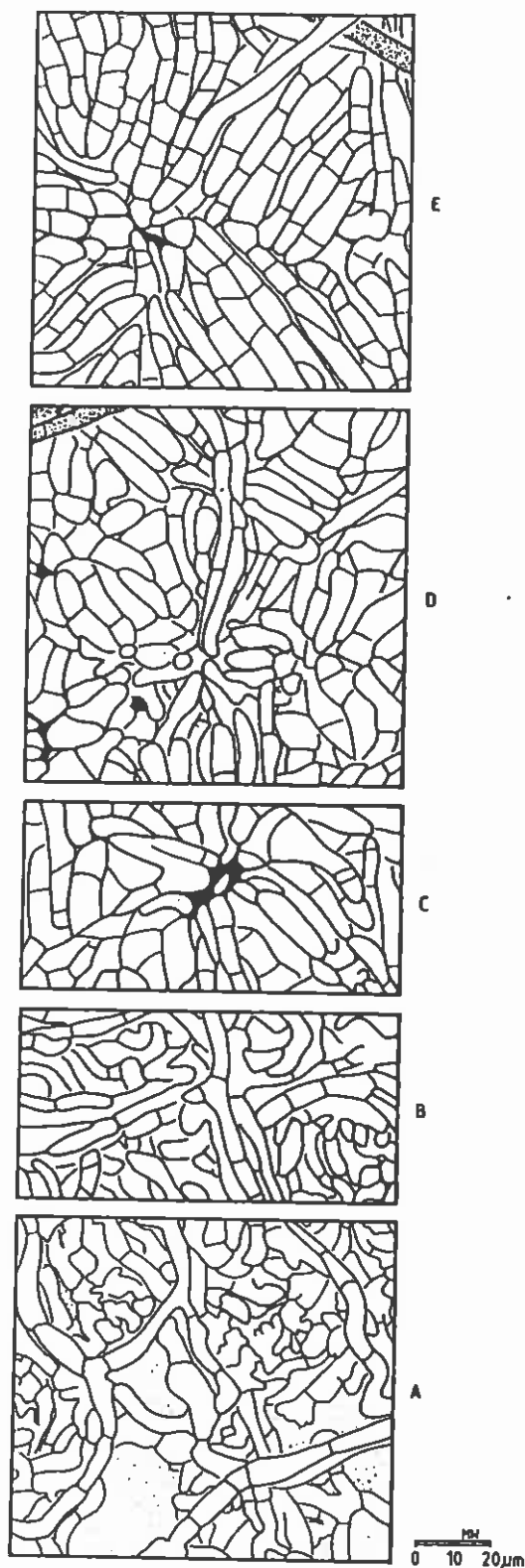


Abb. 94: *Cenococcum geophilum*. Schwarze Mykorrhiza mit dichtem Schleier abziehender Hyphen. Vom Pilz infizierter Bereich gegenüber nicht infizierten Teilen der Kurzwurzel verdickt.
 Im apikalen Bereich (E) Mantel plectenchymatisch, mit deutlichem Sternmuster. In älteren Teilen (D, C) zunehmende Verwachsung der Hyphenzellwände des Mantels. Im basalen Teil der Mykorrhiza (B, A) langsamer Übergang zu Plectenchym und Hyphen nicht in Sternmustern geordnet, Zellwände braun bis hyalin.

FAGIRHIZA ROSEA

In den hier untersuchten Synthesen begann die Entwicklung der Mykorrhiza von *Fagirhiza rosea* (Abb. 95) mit einem fast weißen Hyphenschleier um die sich leicht verdickende Wurzelspitze. Das Eindringen des Hartigschen Netzes in die Rinde war dabei mit einer Braunfärbung der betroffenen Rindenpartien verbunden. Diese Verfärbung der Rinde war vermutlich durch Einlagerung von Tanninen in äußeren Rindenzellen ("Tanninzellen") verursacht.

Es folgte (Abb. 96) der Aufbau eines zunehmend dichteren und dickeren plectenchymatischen Mantels. In älteren Partien begann eine zunehmende hellrosa Verfärbung des Mantels während die wachsende Spitze der Wurzel eine weiße Färbung behielt.

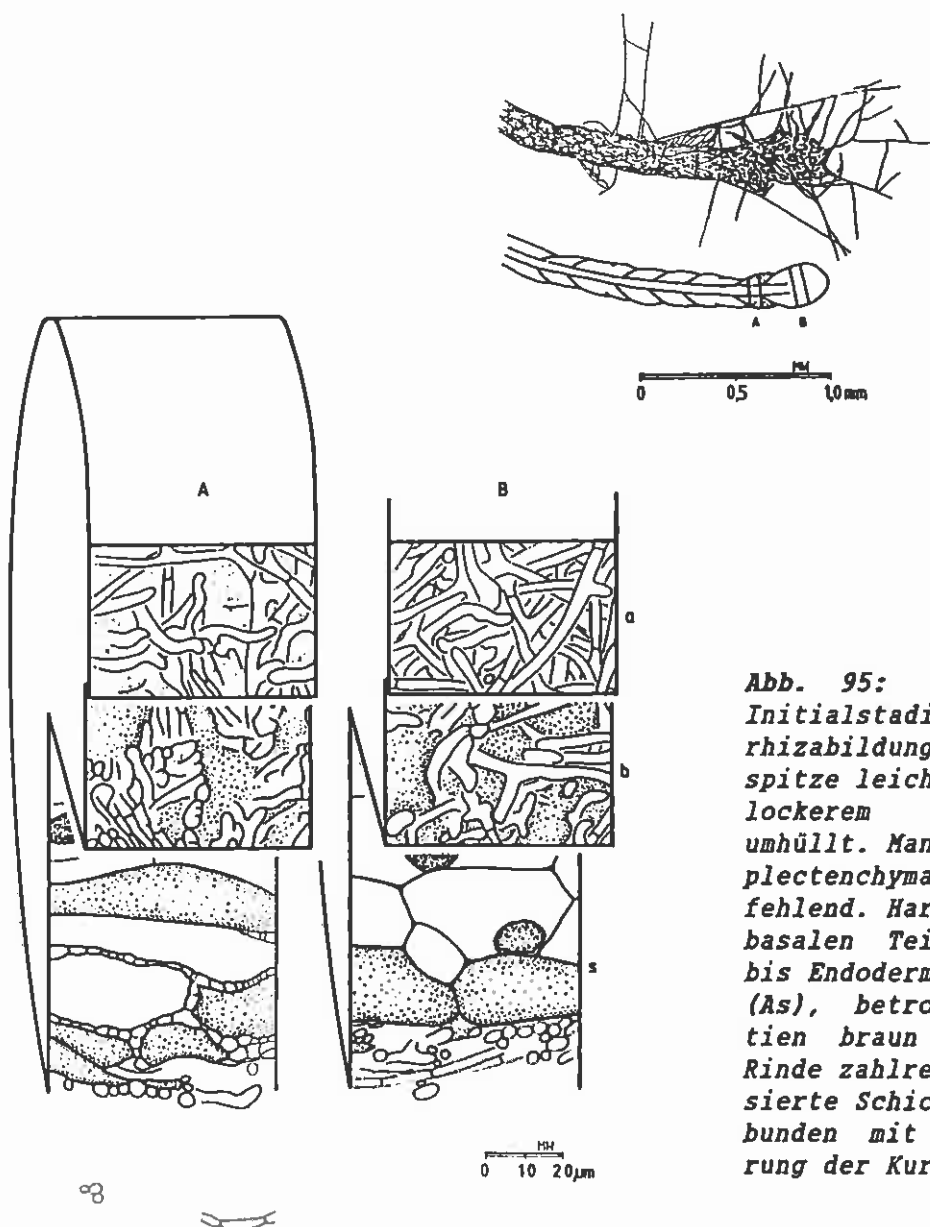


Abb. 95: *Fagirhiza rosea*. Initialstadium einer Mykorrhizabildung. Kurzwurzelspitze leicht verdickt, von lockerem Hyphengespinnst umhüllt. Mantel teils locker plectenchymatisch, teils fehlend. Hartigsches Netz im basalen Teil stellenweise bis Endodermis eingedrungen (As), betroffene Wurzelpartien braun verfärbt. In Rinde zahlreiche metacutinierte Schichten, diese verbunden mit einer Einschnürung der Kurzwurzel.

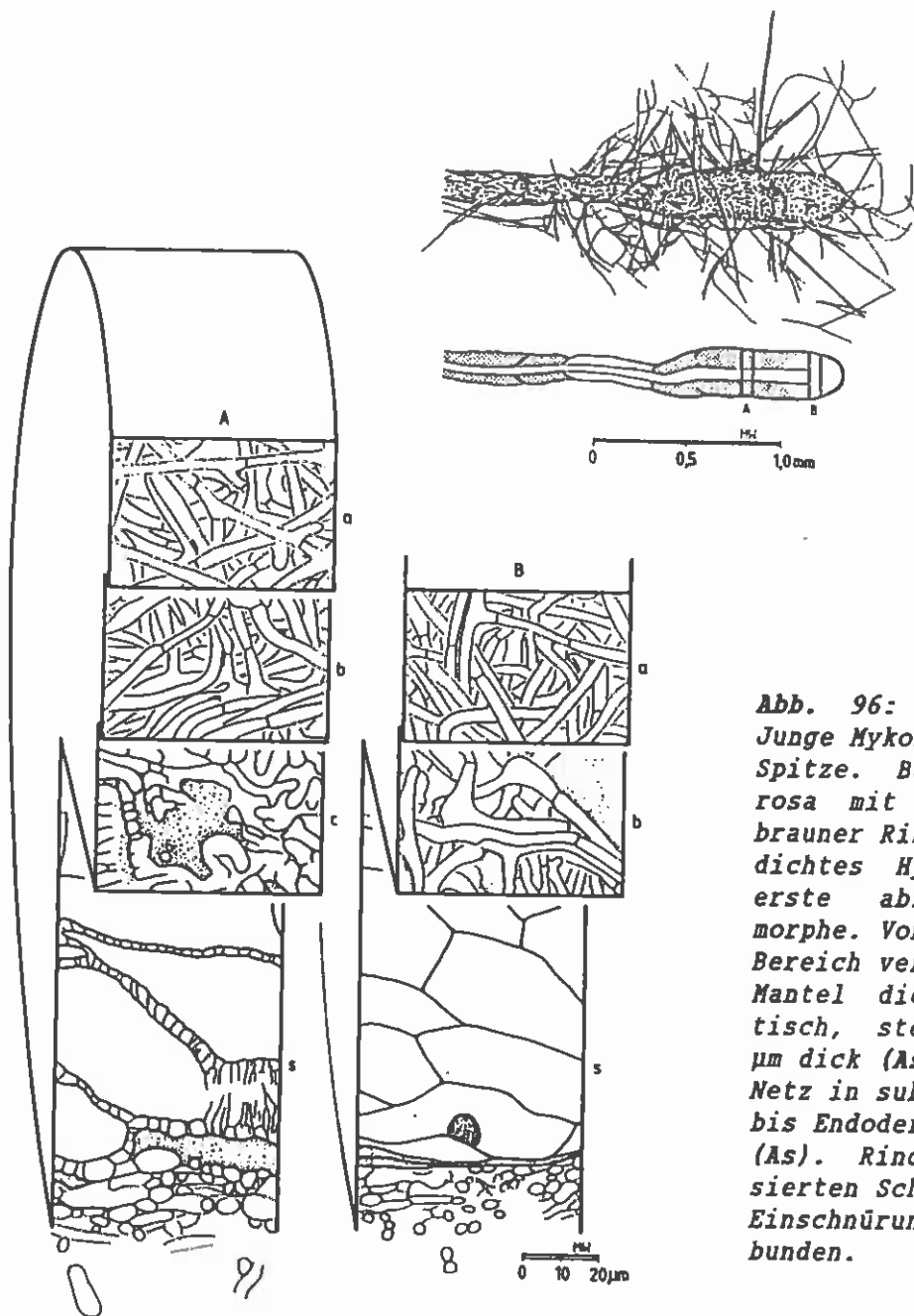


Abb. 96: *Fagirhiza rosea*. Junge Mykorrhiza mit weißer Spitze. Basale Partie hellrosa mit durchschimmernder brauner Rinde. Um Mykorrhiza dichtes Hyphengespinnst und erste abziehende Rhizomorphe. Von Pilz infizierter Bereich verdickt. Mantel dicht plectenchymatisch, stellenweise bis 20 µm dick (As). Hartigsches Netz in subapikalem Bereich bis Endodermis vorgedrungen (As). Rinde mit metacutinierten Schichten, diese mit Einschnürung der Wurzel verbunden.

Erst in älteren Stadien (Abb. 97) konnten die für *Fagirhiza rosea* typische kreisförmige Anordnung der Hyphen (Abb 36 b) beobachtet werden. Auch bildeten sich jetzt Rhizomorphen und der in diesem Stadium bis zu 30 µm dicke Mantel war bis zur Spitze hin deutlich rosa bis (fleckig) hellrot.

Alte Stadien (hier nicht dargestellt) waren zunehmend rotfleckig und der Mantel stellenweise ohne Lufteinschluß zwischen den Hyphen, so daß die darunterliegende braune Rinde sichtbar wurde.

In einer Meßreihe konnte mit verrottetem Holz als Substrat (Substrat 2) für eine mykorrhizierte Kurzwurzel eine maximale Wachstumsgeschwindigkeit von 24 µm/Tag festgestellt werden.

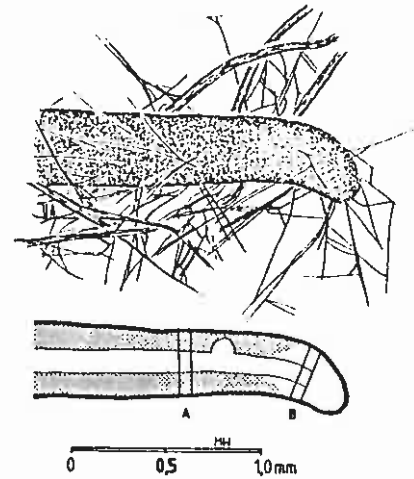
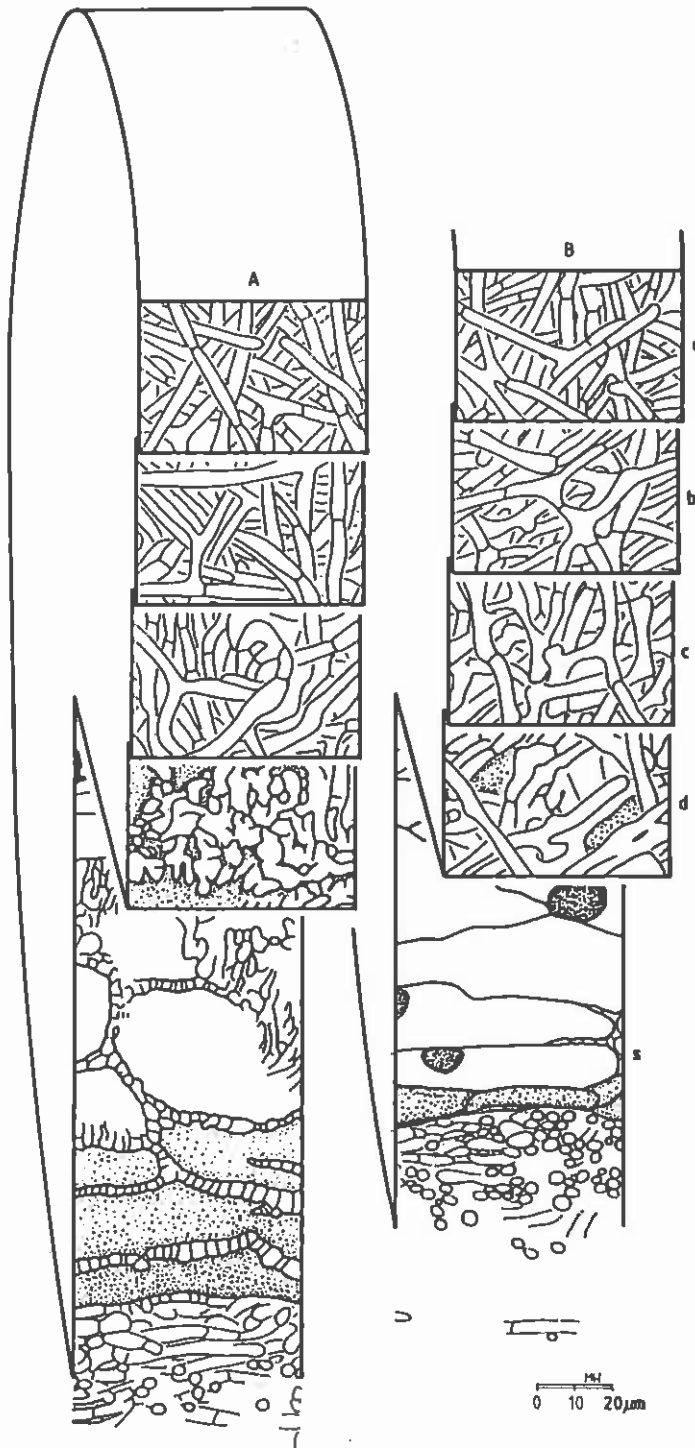


Abb. 97: *Fagirhiza rosea*. Spitze einer Mykorrhiza mit glattem faserigen Mantel. Netzig wirkende Oberfläche wird durch kreisförmige Anordnung der Hyphen in äußeren Mantellagen bedingt (Abb. 36 b). Färbung bis zur Spitze hin rosa bis leicht rotfleckig. Abziehende Elemente vorwiegend als Rhizomorphen.

Mantel mit typischem Aufbau (vergl. Beschreibung), dicht plectenchymatisch, stellenweise bis 30 µm dick (As, Bs). Teils dickwandige Hyphen bis in tiefere Lagen (Bs). Hartigsches Netz in subapikalem Bereich bis Endodermis vorgedrungen (As).

LACCARIA BICOLOR

Die im folgenden dargestellte Entwicklung der Mykorrhiza von *Laccaria bicolor* an *Picea abies* wurde vom Zeitpunkt der Inokulation an in teils nur 20 Tagen durchlaufen, wobei die Mykorrhiza eine maximale Wachstumsrate von etwa 200 $\mu\text{m}/\text{Tag}$ erreichte. Als Substrat war ein Torf-Perlite (10 : 1) Gemisch verwendet worden.

Die Entwicklung der Mykorrhiza begann in den hier untersuchten Synthesen mit einem Hyphengespinst mit leicht violetter Schimmer um den subapikalen Bereich der Wurzelspitze (Abb. 98). Die Infektion durch den Pilz war dabei besonders in späteren Stadien mit einer zunehmenden Verdickung der betroffenen Partien der Kurzwurzel verbunden.

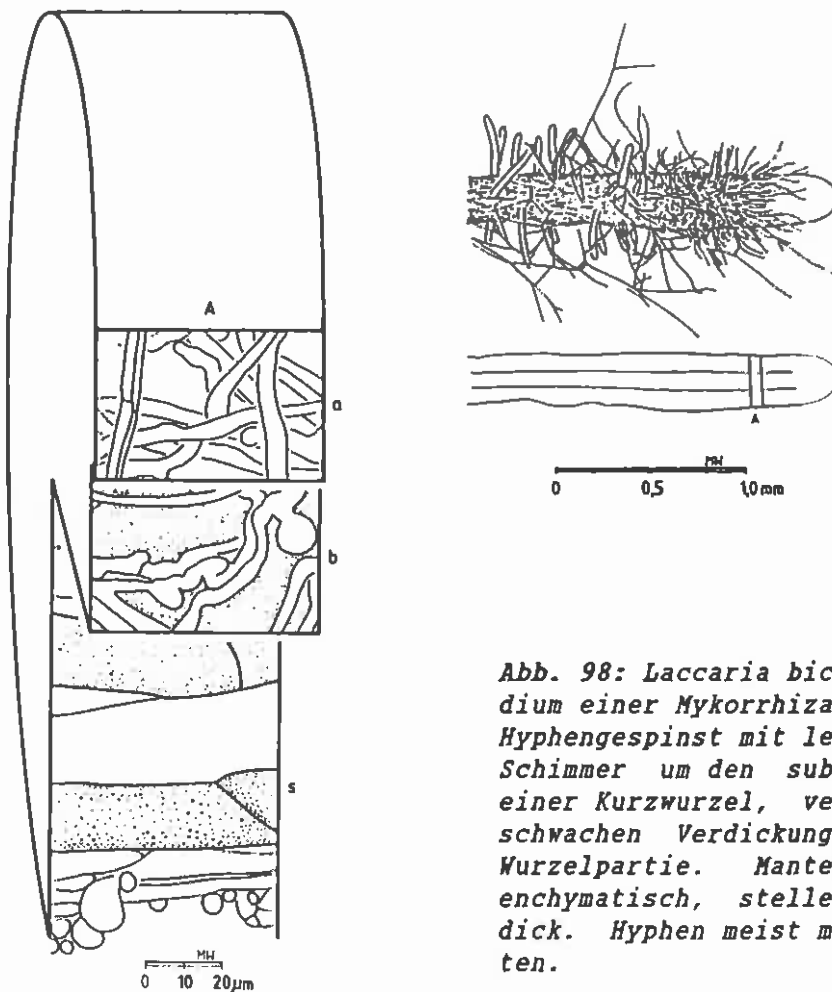


Abb. 98: *Laccaria bicolor*. Initialstadium einer Mykorrhizabildung. Lockeres Hyphengespinnst mit leichtem violettem Schimmer um den subapikalen Bereich einer Kurzwurzel, verbunden mit einer schwachen Verdickung der betroffenen Wurzelpartie. Mantel locker plectenchymatisch, stellenweise bis 20 μm dick. Hyphen meist mit einfachen Septen.

In folgenden Stadien (Abb. 99) drang das Hartigsche Netz in die Rinde ein, verbunden mit einer Braunfärbung der betroffenen Wurzelpartien. Gleichzeitig wurde der Mantel dicker und das Plectenchym dichter. Die Färbung des Mantels war in diesem Stadium noch weitgehend weiß (leichter violetter Schimmer).

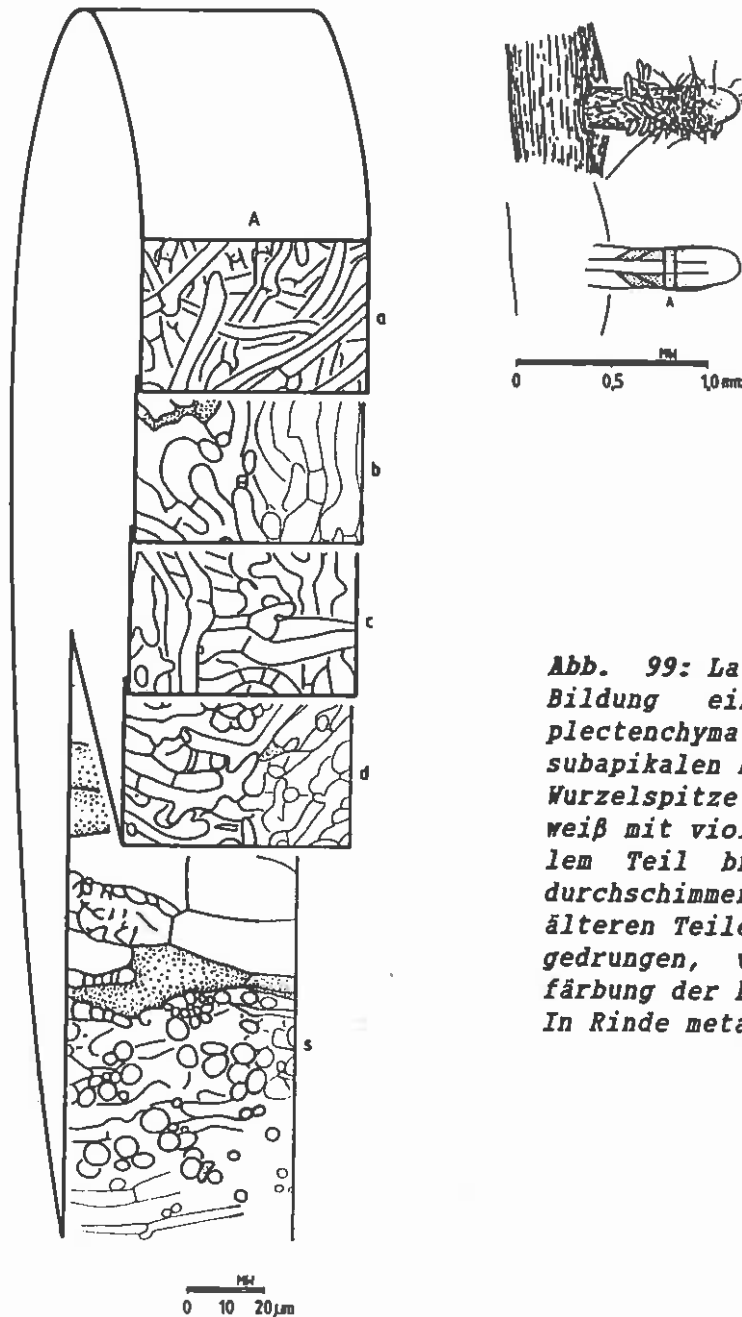


Abb. 99: *Laccaria bicolor*. Beginnende Bildung einer Mykorrhiza. Locker plectenchymatischer Mantel um den subapikalen Bereich einer Kurzwurzel. Wurzelspitze farblos, hyalin. Mantel weiß mit violetter Schimmer, in basalem Teil braune Färbung der Rinde durchschimmernd. Hartigsches Netz in älteren Teilen bis zur Endodermis vorgedrungen, verbunden mit einer Braunfärbung der betroffenen Rindenpartien. In Rinde metacutinierte Schichten.

Spätere Stadien (Abb. 100) zeigten bereits eine deutliche violettblaue Färbung der Spitze und eine beginnende Braunfärbung der älteren Mantelpartien. Die Mykorrhiza war zu diesem Zeitpunkt noch von einem lockeren Hyphengespinnst umgeben und die Manteloberfläche noch deutlich faserig.

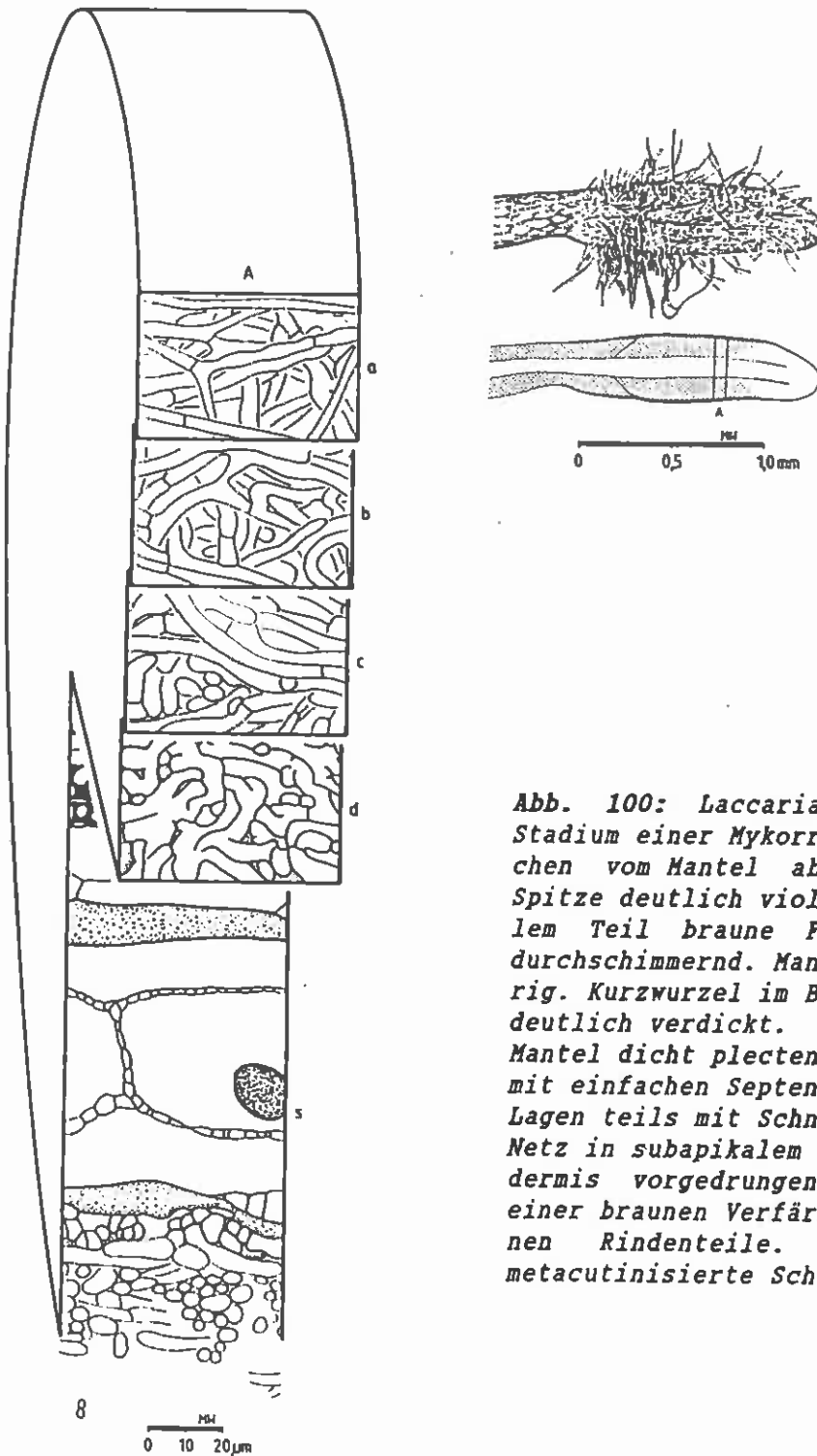


Abb. 100: *Laccaria bicolor*. Junges Stadium einer Mykorrhiza mit zahlreichen vom Mantel abziehenden Hyphen. Spitze deutlich violettblau, in basalem Teil braune Färbung der Rinde durchschimmernd. Mantel deutlich faserig. Kurzwurzel im Bereich des Mantels deutlich verdickt.

Mantel dicht plectenchymatisch, Hyphen mit einfachen Septen, nur in äußersten Lagen teils mit Schnallen. Hartigsches Netz in subapikalem Bereich bis Endodermis vorgedrungen, verbunden mit einer braunen Verfärbung der betroffenen Rindenteile. In Rinde eine metacutinisierete Schicht.

Das die Mykorrhiza umgebende Hyphengespinnst verschwand in der darauffolgenden Entwicklung (Abb. 101), verbunden mit einer Intensivierung der violettblauen Färbung der Mykorrhizaspitze. Gleichzeitig wurde der Mantel zunehmend glatt, und es begannen sich erste Rhizomorphen zu differenzieren.

In älteren Stadien (hier nicht dargestellt) verfärbte sich die Mykorrhiza bis zur hin Spitze zunehmend braun.

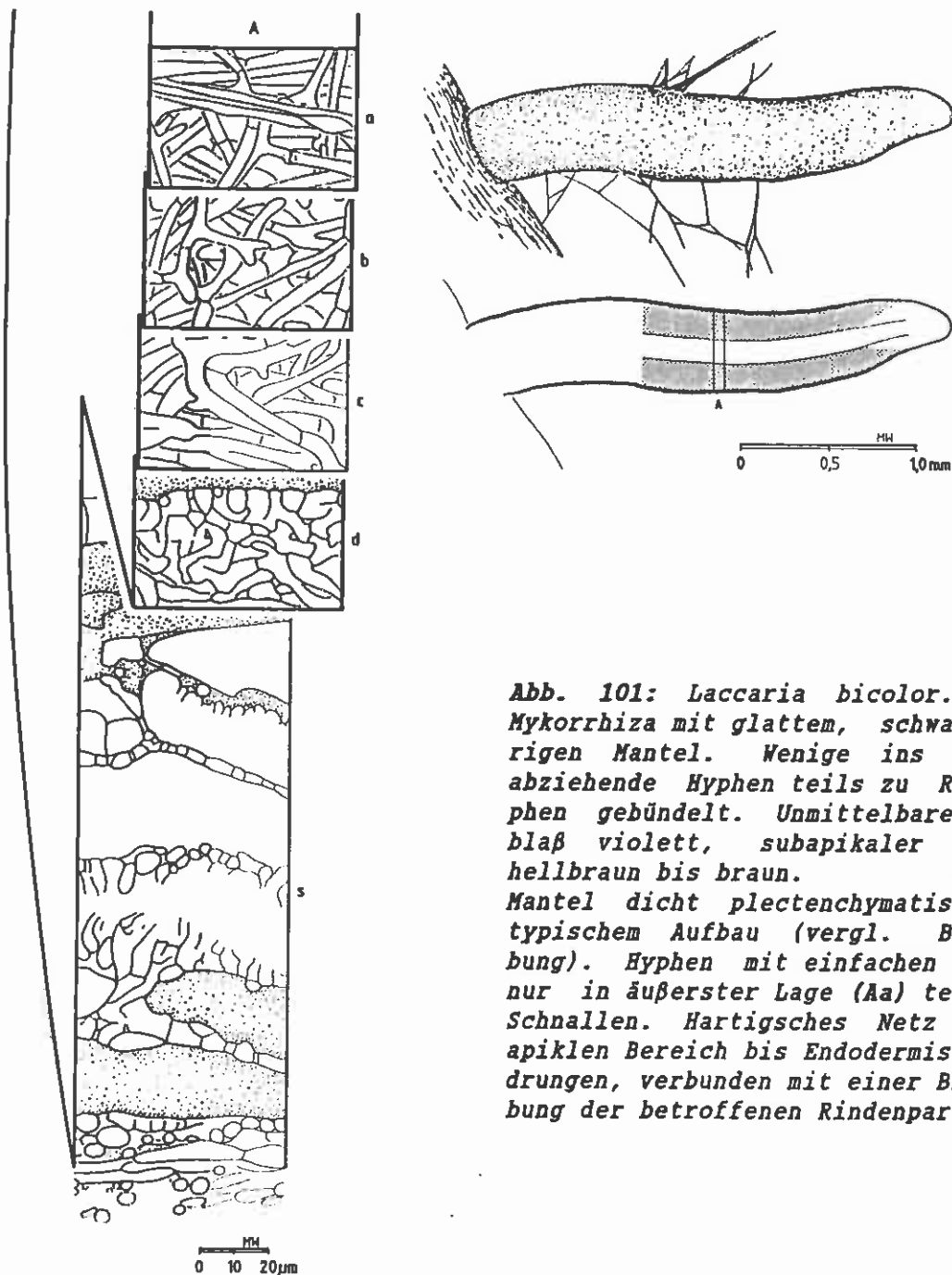


Abb. 101: *Laccaria bicolor*. Ältere Mykorrhiza mit glattem, schwach faserigen Mantel. Wenige ins Substrat abziehende Hyphen teils zu Rhizomorphen gebündelt. Unmittelbare Spitze blaß violett, subapikaler Bereich hellbraun bis braun.

Mantel dicht plectenchymatisch, mit typischem Aufbau (vergl. Beschreibung). Hyphen mit einfachen Septen, nur in äußerster Lage (Aa) teils mit Schnallen. Hartigsches Netz im subapikalen Bereich bis Endodermis vorgezogen, verbunden mit einer Braunfärbung der betroffenen Rindenpartien.

PICEIRHIZA NIGRA

In den hier untersuchten Synthesen begann die Entwicklung von *Piceirhiza nigra* an Fichtenwurzeln mit einer Hülle dunkelbrauner Hyphen um die Wurzelspitze (Abb. 102). Die Infektion durch den Pilz war hierbei mit einer Verdickung der betroffenen Partien der Kurzwurzel verbunden. Die Septen waren meist einfach, teils fanden sich Schnallen.

Die folgenden Stadien (Abb. 103) zeigten eine zunehmend dunklere, braune Färbung sowie einen dichter werdenden Hyphenfilz um die Wurzelspitze. Der plectenchymatische Mantel wurde zunehmend dicker und dichter und das Hartigsche Netz begann, langsam in die Rinde vorzudringen (Abb. 103 Bs). In diesem Stadium zeigten sich im Mantel erste kugelige Strukturen (Abb. 103 Ba).

Im Endstadium der Entwicklung (Abb. 104) hatte sich ein dicker pseudoparenchymatischer Mantel mit einer körnig-warzigen Oberfläche gebildet. Der dichte Hyphenfilz um die Wurzel war bis auf einzelne, ins Substrat abziehende Hyphen verschwunden. Der Mantel zeigte den für *Piceirhiza nigra* typischen Aufbau (vergl. Beschreibung). Das Hartigsche Netz war im subapikalen Bereich bis zur Endodermis vorgedrungen (Abb. 104 Bs).

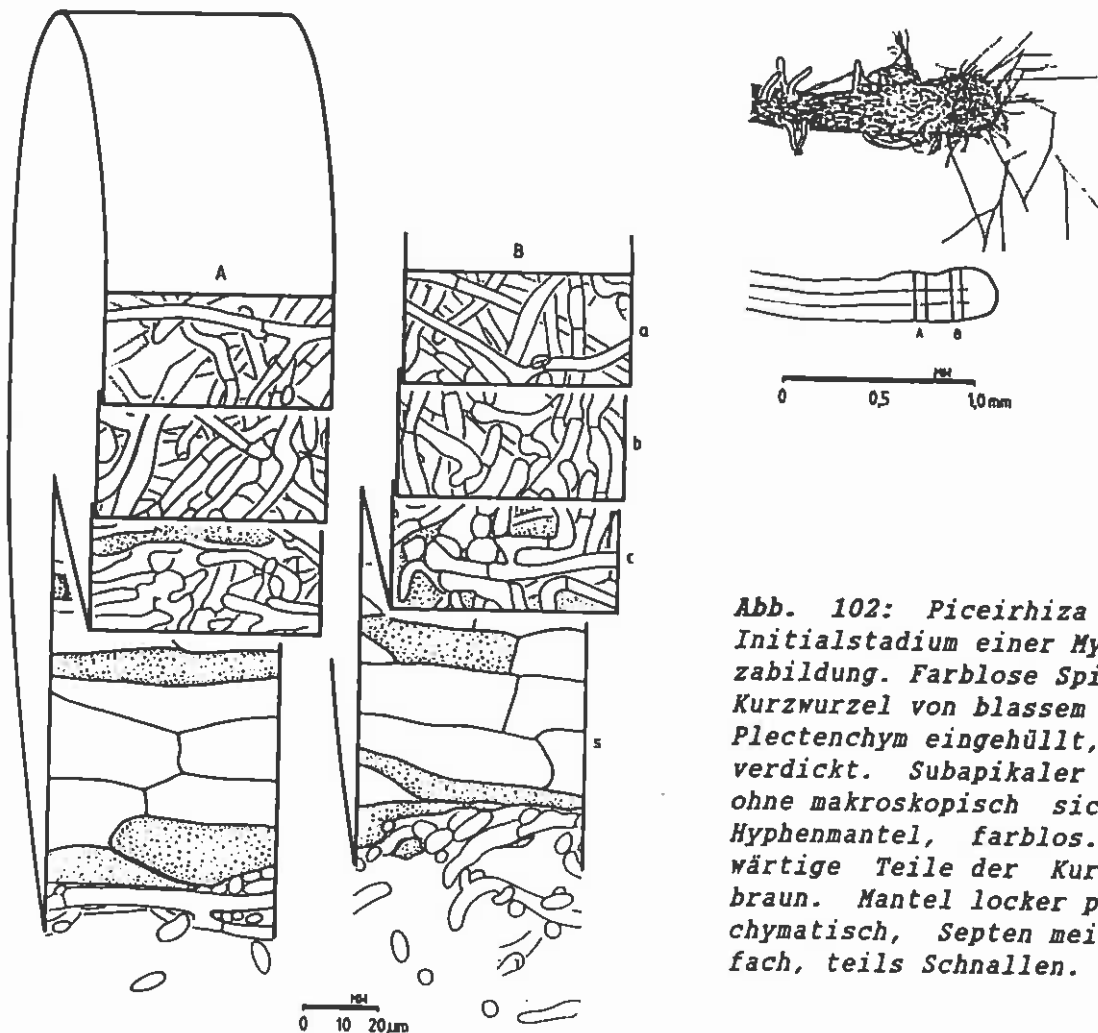


Abb. 102: *Piceirhiza nigra*. Initialstadium einer Mykorrhizabildung. Farblose Spitze der Kurzwurzel von blassem braunen Plectenchym eingehüllt, leicht verdickt. Subapikaler Bereich ohne makroskopisch sichtbaren Hyphenmantel, farblos. Rückwärtige Teile der Kurzwurzel braun. Mantel locker plectenchymatisch, Septen meist einfach, teils Schnallen.

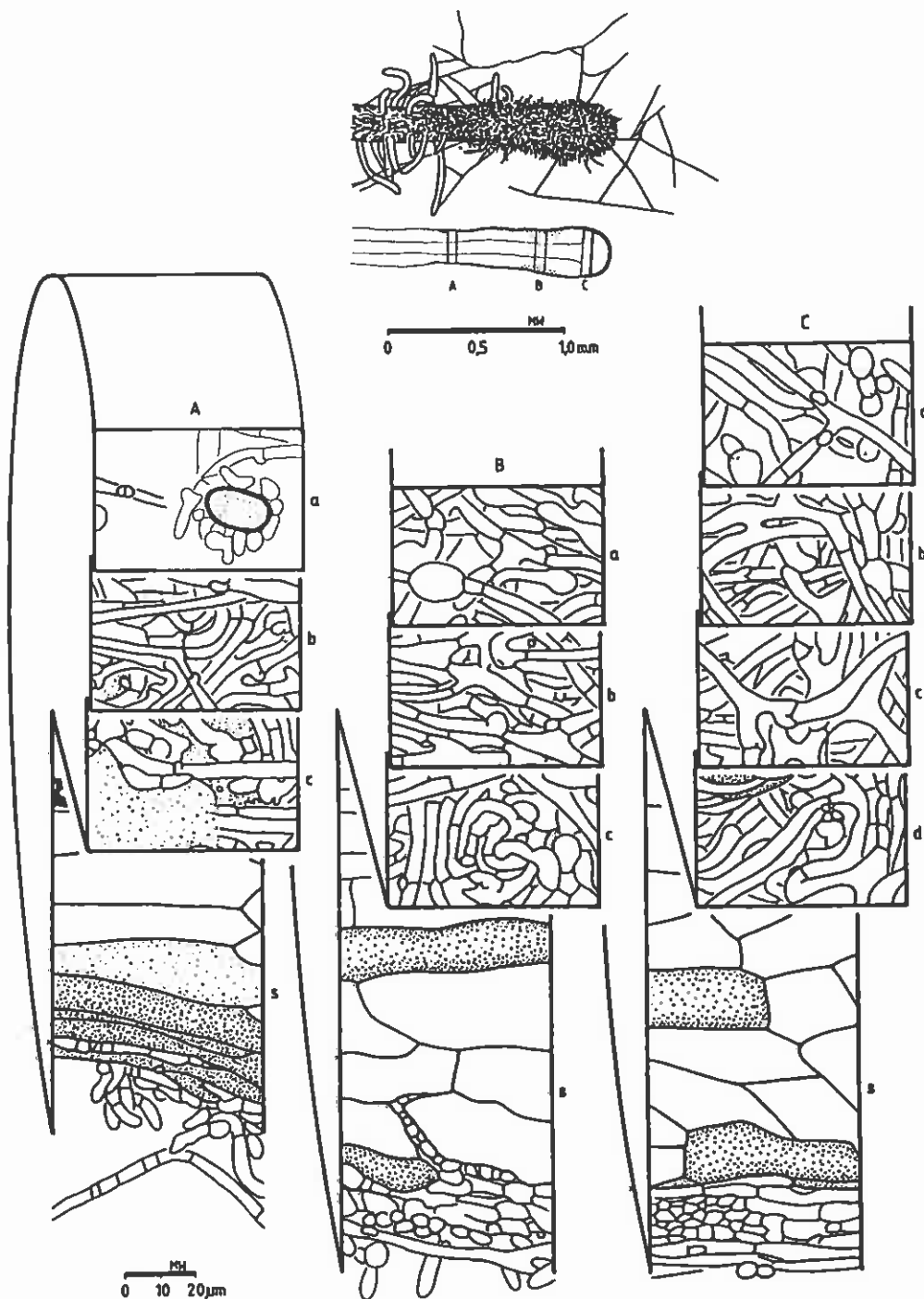
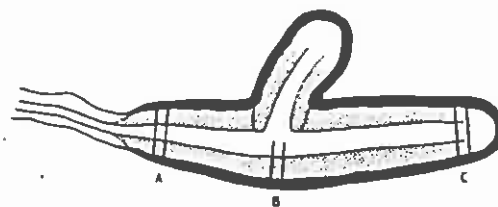
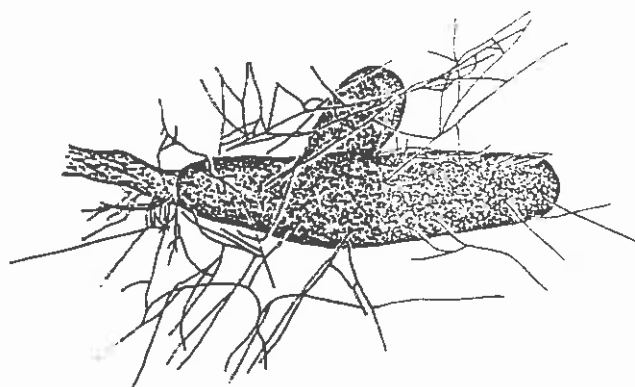
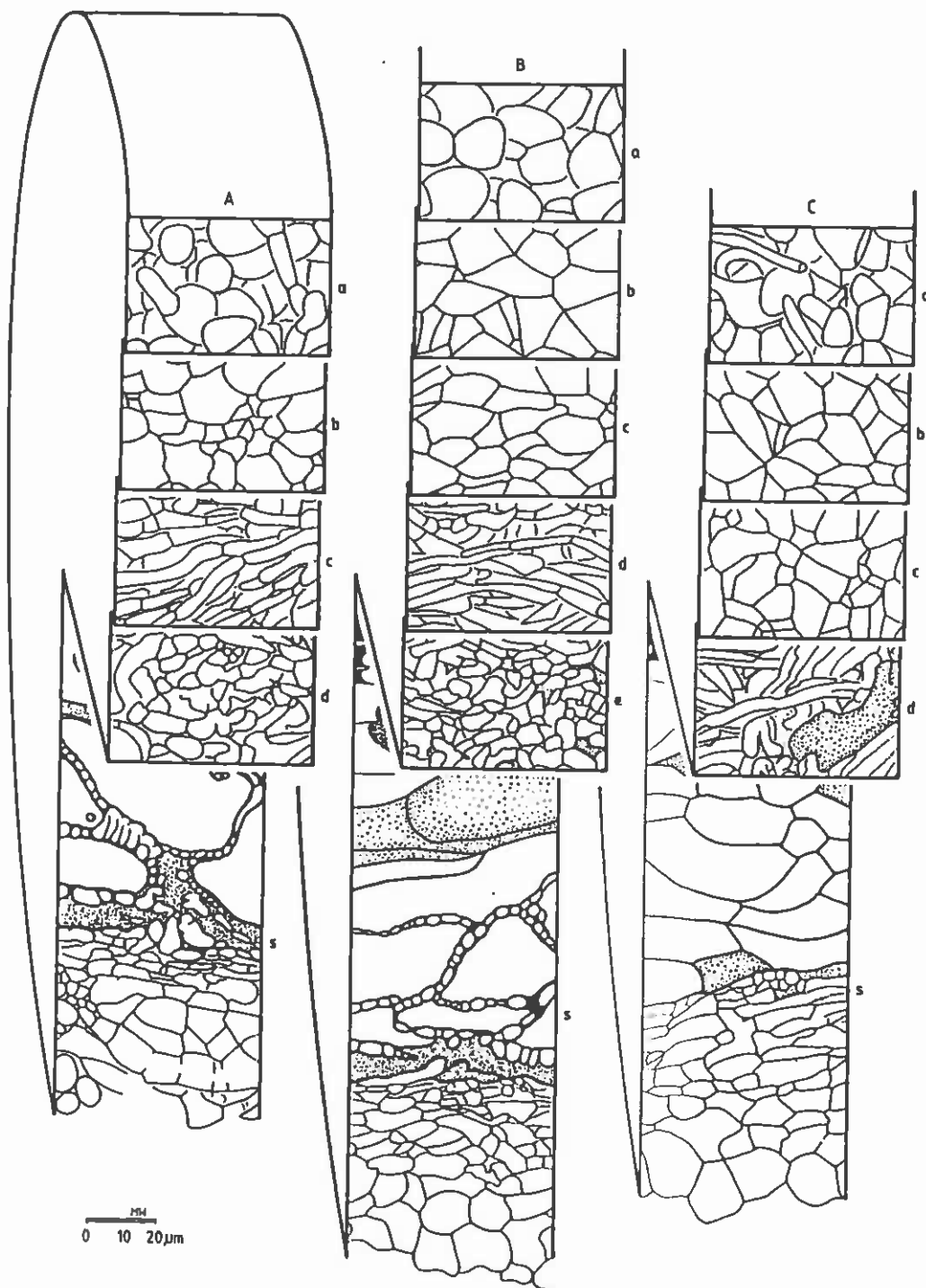


Abb. 103: *Piceirhiza nigra*. Junges Stadium einer Mykorrhizaentwicklung. Kurzwurzel von dichtem Filz brauner Hyphen eingehüllt, infizierter Bereich leicht verdickt. Mantel dicht plectenchymatisch, Septen meist einfach, teils Schnallen. In subapikalem Bereich (Bs) beginnendes Eindringen des Hartigschen Netzes.

Abb. 104 (auf Seite 96): *Piceirhiza nigra*. Alteres Stadium. Schwarzbraune Mykorrhiza mit zahlreichen abziehenden Hyphen und körnig-warziger Manteloberfläche. Vom Pilz infizierte Bereiche gegenüber nicht infizierten Partien deutlich verdickt. Mantel mit typischem Aufbau (vergl. Beschreibung). Hartigsches Netz in subapikalem Bereich bis zur Endodermis vorgedrungen. In der Rinde metacutinisierete Schichten an Basis der Mykorrhiza und im Bereich der Seitenverzweigung.



0 0.5 1.0 mm



PISOLITHUS TINCTORIUS

Die Entwicklung der Mykorrhiza von *Pisolithus tinctorius* begann in den hier untersuchten Synthesen mit einem lockeren Hyphengespinnst um die Wurzelspitze (Abb. 105). Verbunden mit der Infektion durch den Pilz war eine vor allem in späteren Stadien zunehmende Verdickung der betroffenen Partien der Kurzwurzel.

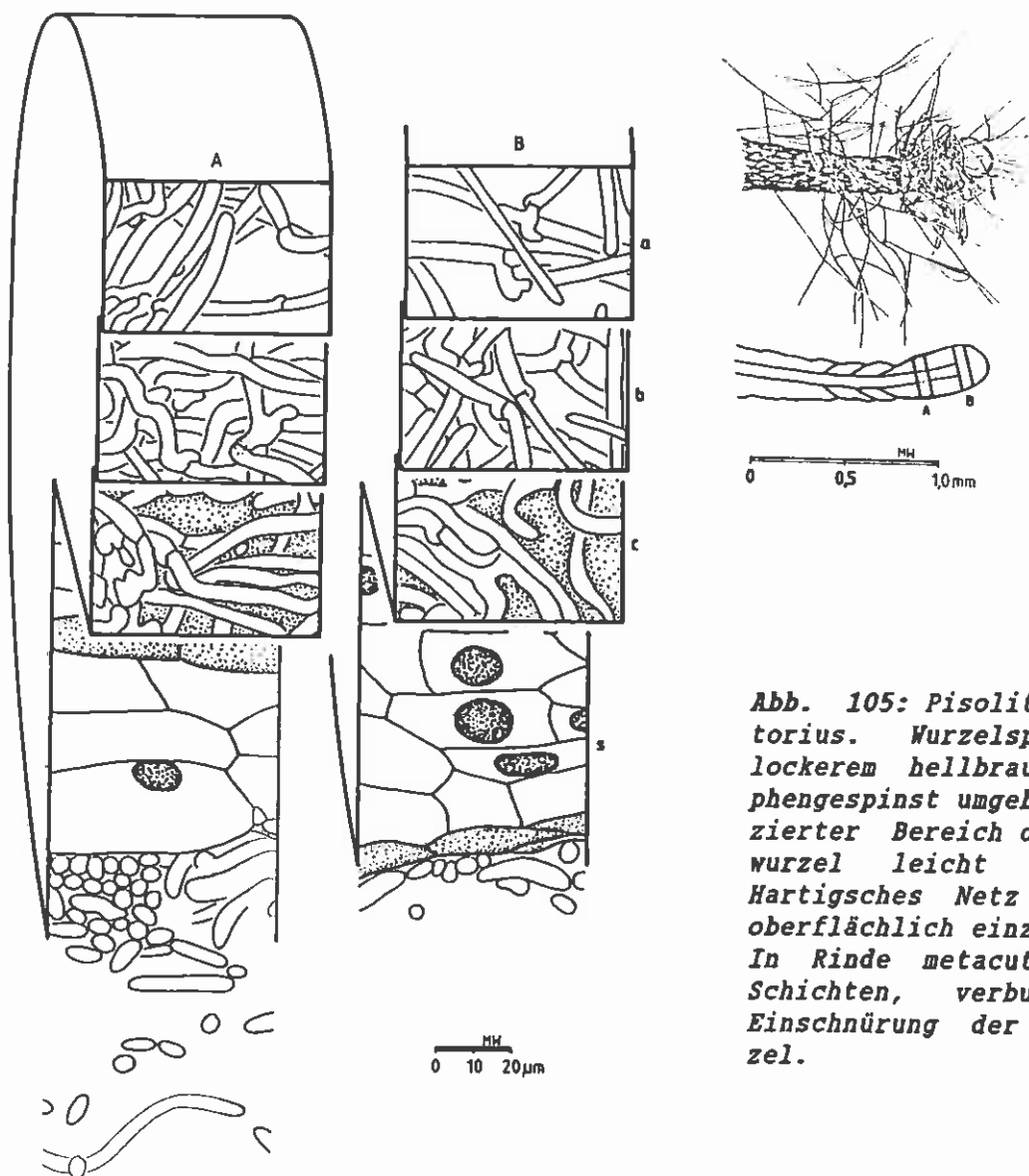


Abb. 105: *Pisolithus tinctorius*. Wurzelspitze von lockerem hellbraunen Hyphengespinnst umgeben. Infizierter Bereich der Kurzwurzel leicht verdickt. Hartigsches Netz beginnt oberflächlich einzudringen. In Rinde metacutinisierte Schichten, verbunden mit Einschnürung der Kurzwurzel.

In den folgenden Stadien (Abb. 106) begann das Hartigsche Netz in die Rinde einzudringen und der plectenchymatische Mantel wurde dicker und dichter.

Mit zunehmendem Alter der Mykorrhiza (Abb. 107) zeigten sich aufgrund des verstärkten Auftretens dunkler, plasmatisch brauner Hyphen auf dem Mantel, dunkelbraune bis schwarze Adern und Flecken. Auch die abziehenden Hyphen und Rhizomorphen färbten sich hierdurch zunehmend dunkler. Die Hyphen des Mantels waren zunehmend netzig verwachsen (Abb. 107 Ba, Bb).

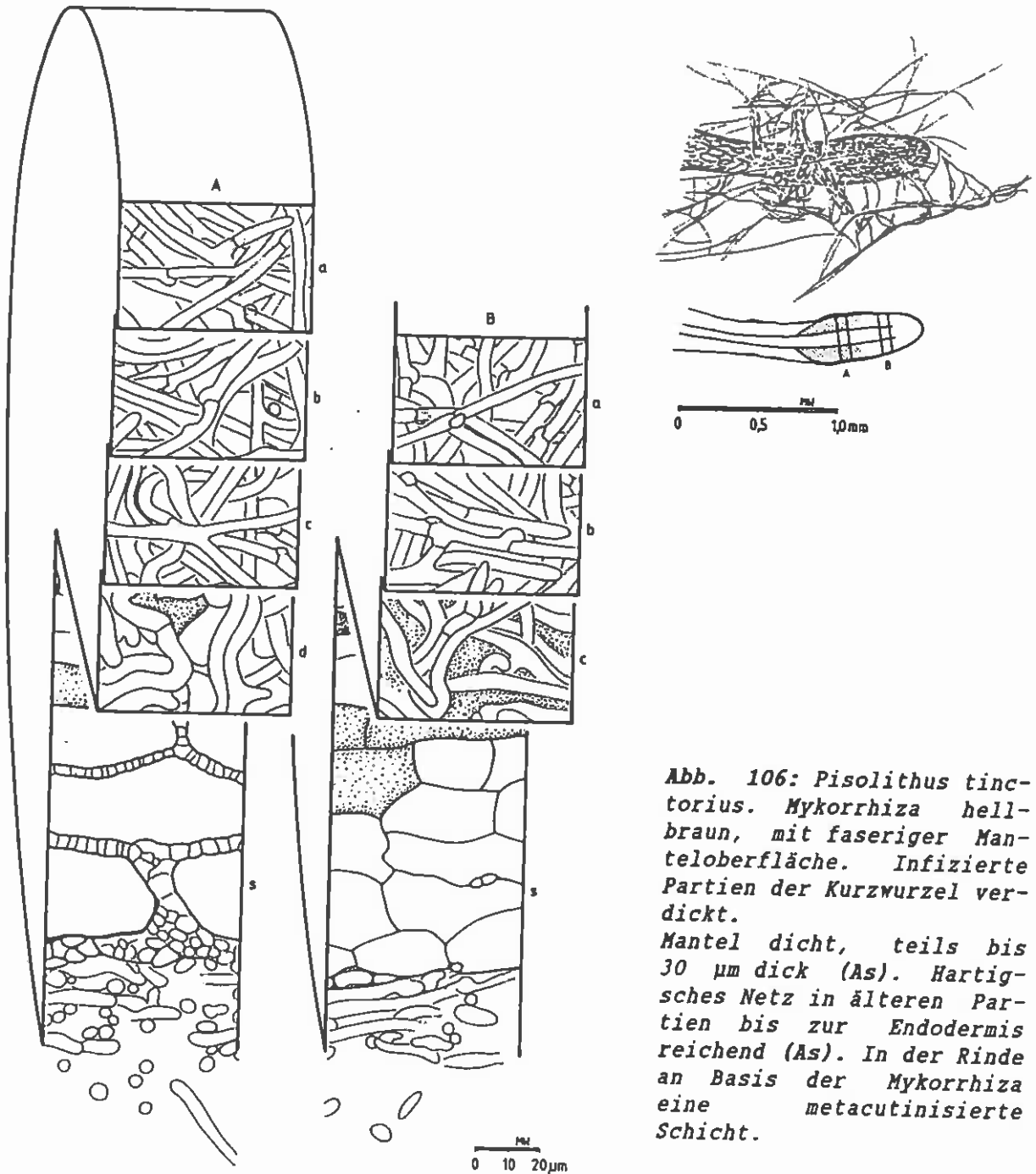


Abb. 106: *Pisolithus tinctorius*. Mykorrhiza hellbraun, mit faseriger Manteloberfläche. Infizierte Partien der Kurzwurzel verdickt.

Mantel dicht, teils bis 30 µm dick (As). Hartigsches Netz in älteren Partien bis zur Endodermis reichend (As). In der Rinde an Basis der Mykorrhiza eine metacutinisierte Schicht.

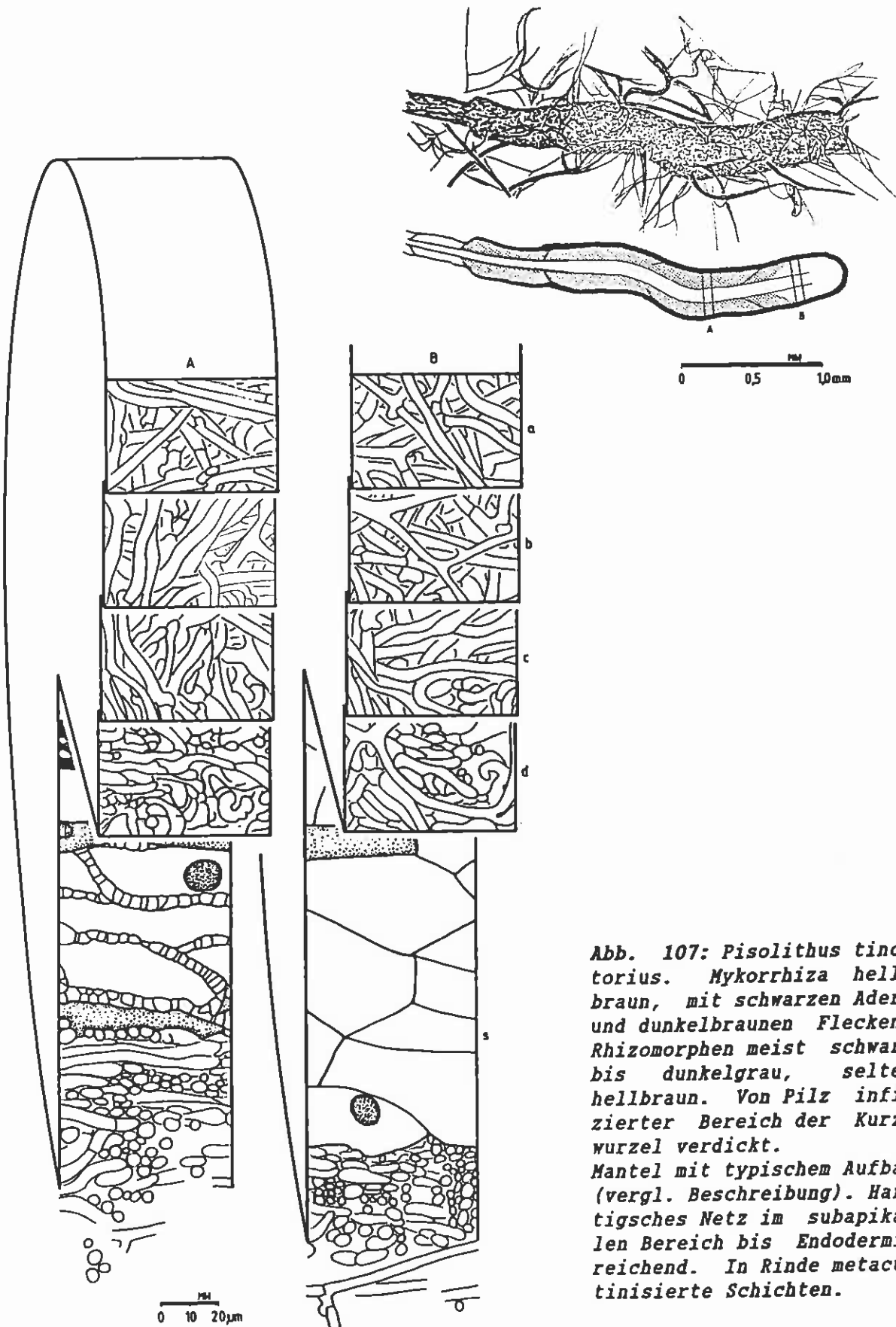


Abb. 107: *Pisolithus tinctorius*. Mykorrhiza hellbraun, mit schwarzen Adern und dunkelbraunen Flecken. Rhizomorphen meist schwarz bis dunkelgrau, selten hellbraun. Von Pilz infizierter Bereich der Kurzwurzel verdickt. Mantel mit typischem Aufbau (vergl. Beschreibung). Hartigsches Netz im subapikalen Bereich bis Endodermis reichend. In Rinde metacutinisierte Schichten.

In mehreren Meßreihen (teils dargestellt in Abb. 108) erreichte das Wachstum der Mykorrhiza einen maximalen Wert von $60 \mu\text{m}/\text{Tag}$ für die Hauptachse (Kurve F: 1. Tag bis 19. Tag) und von $30 \mu\text{m}/\text{Tag}$ für die Seitenenden (Kurve C: 34. Tag bis 44. Tag). Im Vergleich zur Hauptachse stellten die Seitenenden ihr Wachstum teils zu einem bereits früheren Zeitpunkt ein (Kurve A, D). Als Substrat war verrottetes Holz (Substrat 2) verwendet worden.

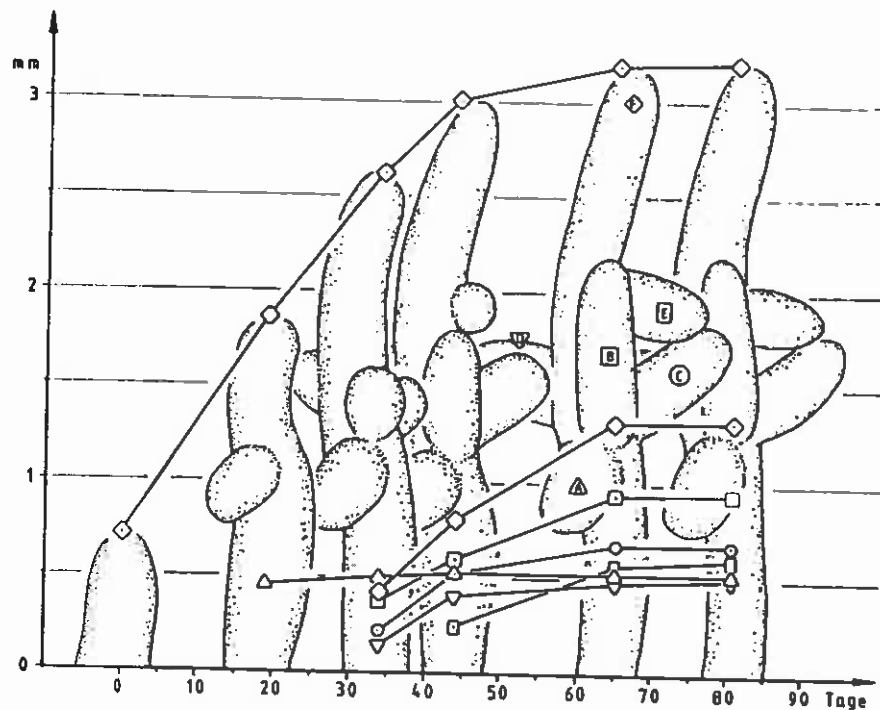


Abb. 108: *Pisolithus tinctorius*. Wachstum einer Mykorrhiza. Hauptachsen: F (Rauten, untere Kurve ohne Abbildung). Seitenenden: A - E (Dreieck, Quadrat, Kreis, verkehrtes Dreieck, Rechteck). (Zu Vergleichszwecken wurde der gleiche Abbildungsmaßstab wie in Abb. 105 bis Abb. 107 gewählt).

THELEPHORA TERRESTRIS

In den verwendeten Synthesen begann die Entwicklung der Mykorrhiza von *Thelephora terrestris* mit einem lockeren farblosen Hyphengespinnst um den subapikalen Bereich einer Kurzwurzel (Abb. 109). Mit dem Eindringen des Hartigschen Netzes färbten sich die betroffenen Wurzelpartien zunehmend braun.

In späteren Stadien (Abb. 110) umhüllte der dicker werdende plectenchymatische Mantel auch die Wurzelspitze.

Schließlich traten die ersten dickwandigen Cystiden auf (Abb. 111 Ba, Ca), verbunden mit einer dicht stacheligen Oberfläche der Mykorrhiza. Die von einem deutlichen Mantel umgebenen Teile der Kurzwurzel waren verdickt. In älteren Partien legen sich die Cystiden der Manteloberfläche an und die Mykorrhiza erscheint zunehmend glatt. Erst in diesen älteren Partien färbt sich die zuvor stets weiße Mykorrhiza langsam braun.

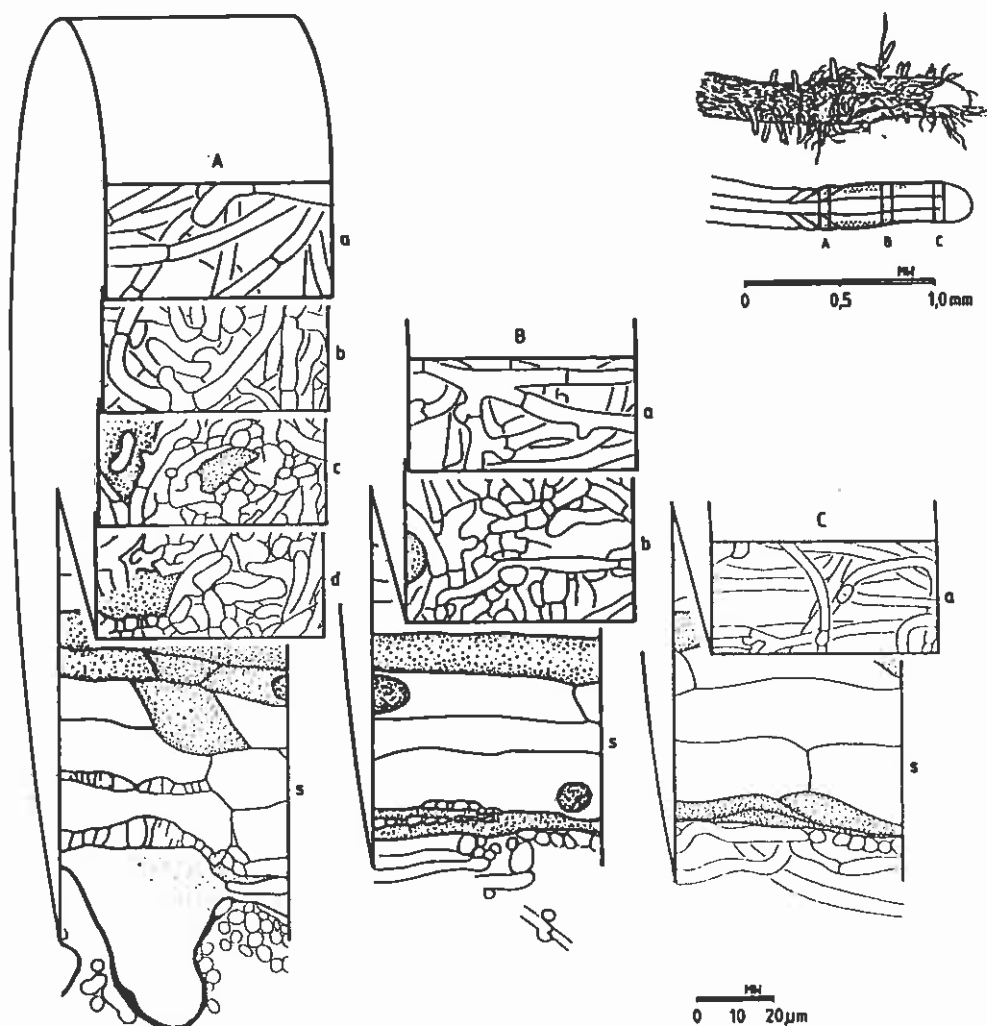


Abb. 109: *Thelephora terrestris*. Kurzwurzel mit farblosem Hyphengespinnst um subapikalen Bereich. Hartigsches Netz oberflächlich in Rinde eingedrungen (Bs, As). Davon betroffene Wurzelpartien braun verfärbt. Mantel locker, plectenchymatisch. Wurzelhaare teils von Hyphen umspinnen (As). In Rinde metacutinierte Schichten, diese mit Einschnürung der Kurzwurzel verbunden.

In einer Meßreihe konnte eine maximale Wachstumsrate der Mykorrhiza von 64 $\mu\text{m}/\text{Tag}$ festgestellt werden wobei die untersuchte Mykorrhiza ihr Wachstum gegen Ende der Meßreihe einstellte. Als Substrat war verrottetes Holz (Substrat 2) verwendet worden.

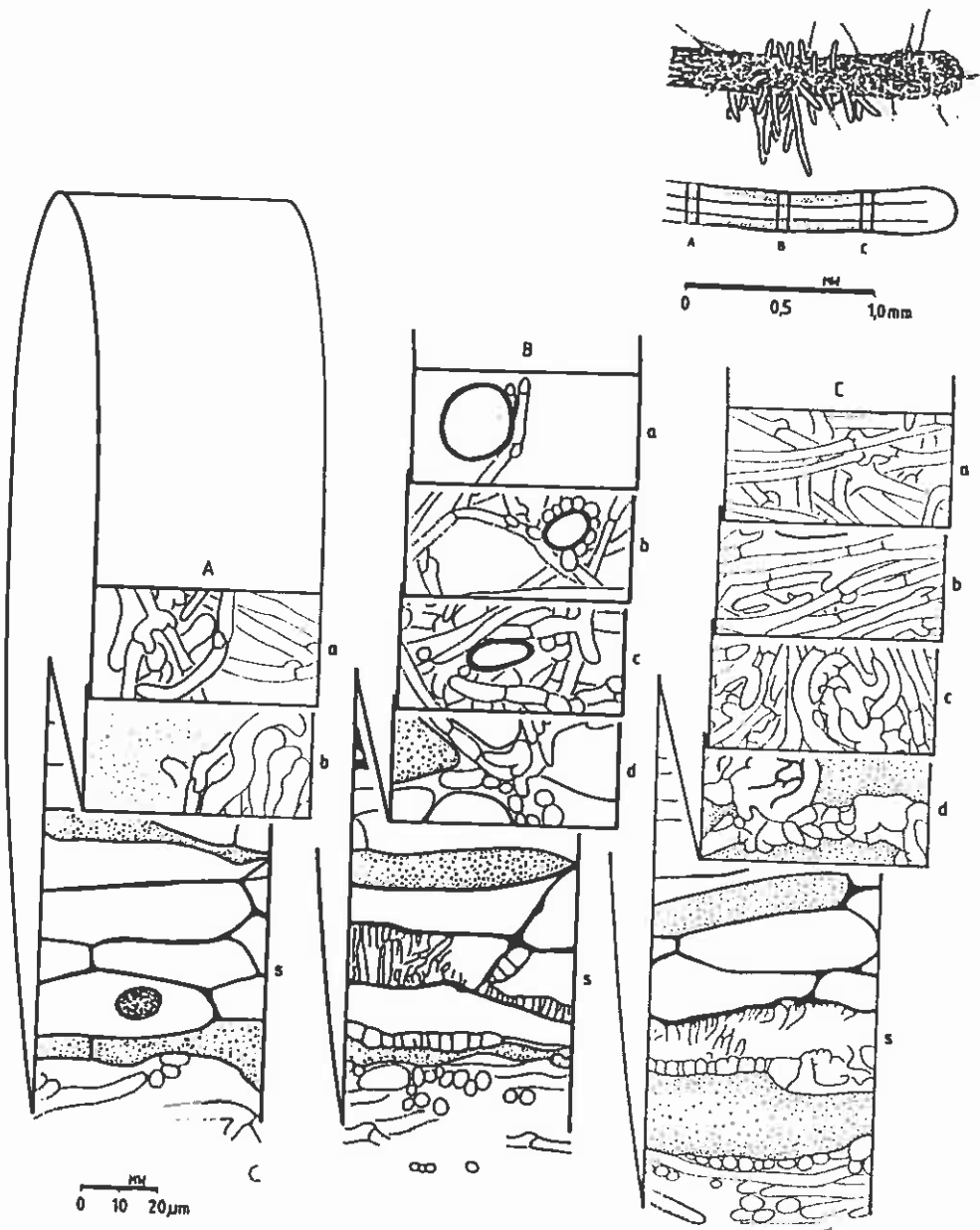
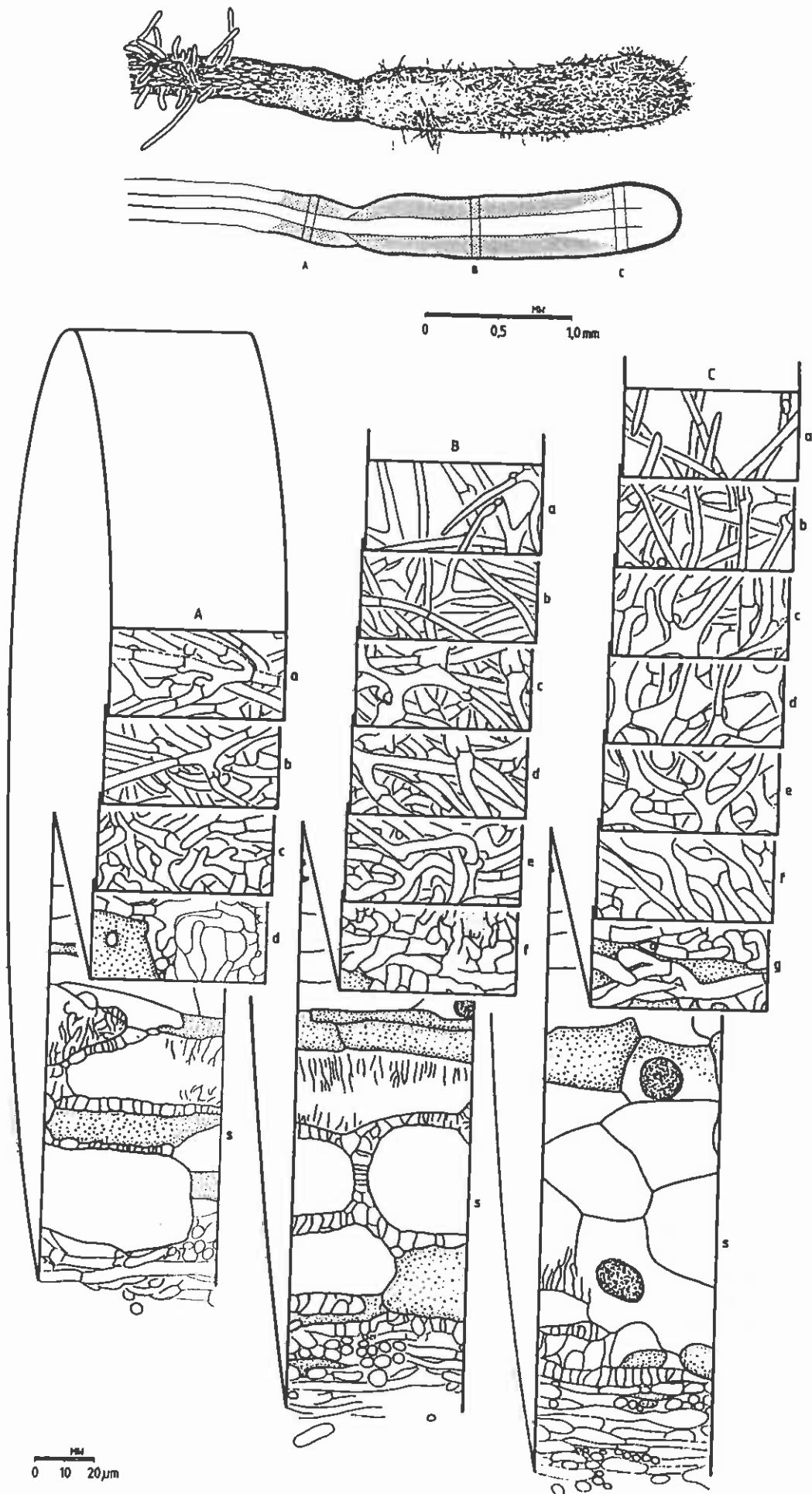


Abb. 110: *Thelephora terrestris*. Kurzwurzel mit lockerem, die Wurzelspitze einschließenden Hyphenmantel. Hartigsches Netz bis nahe der Endodermis vorgegangen (Bs). Davon betroffene Wurzelpartien braun verfärbt. Teilweise Wurzelhaare von Hyphen umspinnen.

Abb. 111 (auf Seite 103) : *Thelephora terrestris*. Mykorrhiza an der Spitze weiß, durch Cystiden dicht langstachelig. Im basalen Teil zunehmend hellbraun und durch sich dem Mantel anlegende Cystiden locker stachelig bis faserig glatt. Von deutlichem Mantel umgebene Teile der Kurzwurzel verdickt. Mantelfläche mit dickwandigen Cystiden (Ba, Ca), dicht plectenchymatisch. Oberen Hyphen (Cc, Cd, Ce). Hartigsches Netz bis zur Endodermis reichend (Bs, Cs). Wurzelpartien im Bereich des Hartigschen Netzes braun. In Rinde eine metacutinisierte Schicht, verbunden mit Einschnürung der Mykorrhiza.



TEIL III: BELASTUNGSEXPERIMENTE

1. LANGZEITVERSUCH

BELASTUNGSEXPERIMENT MIT VIERJÄHRIGEN FICHENSTECKKLINGEN

Im Rahmen eines, eine gesamte Vegetationsperiode umfassenden interdisziplinären Forschungsprojekts, sollten die Reaktionen von Fichtenstecklingen mehrerer Klone auf die Belastung mit Ozon und saurem Nebel untersucht werden. Eine ausführliche Beschreibung des Versuchsaufbaus sowie der eingesetzten Expositionskammern geben Payer et al. (in prep.).

An dieser Stelle sollen nur die für die vorliegenden Untersuchungen wichtigen Daten wiedergegeben werden.

Pflanzenmaterial und Böden

Für die Versuche wurden 5 verschiedene Klone aus der Staatlichen Samenklinge und Pflanzgarten Laufen eingesetzt. Diese waren ein Jahr vor Beginn des Experiments im Alter von 3 Jahren (1985) aus dem nährstoffreichen Boden der Baumschule in 2 l Vlies Container mit zwei Böden aus natürlichen Waldbeständen verpflanzt worden.

Boden A: A und C Horizont (bis 20cm Tiefe) einer Rendzina aus Hauptdolomit aus den Bayerischen Kalkalpen.

Boden B: Bv-Horizont (10 - 40cm) einer sauren Braunerde aus Granit aus dem Bayerischen Wald.

Expositionskammern, Klimaverlauf und Schadgasbelastung

Das Experiment erstreckte sich von Juli 1986 bis September 1987 über mehr als eine gesamte Vegetationsperiode. Soweit dies möglich war, orientierte sich das Klima (Temperatur, Licht, Luftfeuchte) in den Kammern an den Daten der Station Großer Falkenstein (Bayerischer Wald, 1312 mNN) der Jahre 1960 bis 1980. Die Belastung mit Umweltschadstoffen orientierte sich an Werten der Stationen "Brotjacklriegel", "Schauinsland" und "Schöneben". Von den vier zur Verfügung stehenden Expositionskammern wurden zwei Kammern (I, III) für die Kontrolle und zwei Kammern (II, IV) für die Belastungsvariante verwendet. Eine direkte Einwirkung der applizierten Umweltschadstoffe auf den Wurzelraum der Fichtenstecklinge war durch eine Abdeckung mit Polyethylenfolien verhindert (Payer et al. in prep.).

Kontrolle (I, III): 20 - 25 ppb Ozon, Nebel pH 5.6.

Belastung (II, IV): 50 - 60 ppb Ozon Grundbelastung und Spitzen von 100 - 180 ppb, Nebel pH 3.0.

In allen Klammern wurde zusätzlich eine geringe Hintergrundbelastung mit je 8 - 15 ppb SO₂ und NO_x gefahren.

Die Ektomykorrhizen

Vor und während des Experiments wurden einzelne Pflanzen der eingesetzten Klone sowie zusätzlich Fichten aus der Baumschule in Laufen auf ihre Mykorrhiza hin untersucht. Zum Ende des Experiments wurden für eine eingehendere Untersuchung zwei Klone (Nr. 11, Nr. 14) ausgewählt.

Die an den Wurzeln der Fichten festgestellten Mykorrhizen wiesen zum großen Teil einen spärlich entwickelten oder fehlenden Mantel auf und konnten teils nur unter dem Mikroskop angesprochen werden. Die Untersuchungen zur Population der Mykorrhizapartner beschränkten sich auf die unter dem Stereomikroskop ansprechbaren Arten. Das Auftreten der einzelnen Arten war teilweise deutlich von den Bodenverhältnissen beeinflusst, wohingegen eine Reaktion auf die Belastung mit Ozon und saurem Nebel nicht festgestellt werden konnte.

Drei der gefundenen Ektomykorrhizen waren identisch mit bereits früher an Fichtenstecklingen aus Baumschulen beschriebenen Arten (Weiss & Agerer 1988): *Piceirhiza horti-atrata*, *P. horti-inflata* und *Amphinema byssoides* (= *P. horti-pallida*). Die Mykorrhizen von *P. horti-atrata* waren in Boden B signifikant häufiger als in Boden A, während für *Amphinema byssoides* eine leicht erhöhte Anzahl in Boden A gegenüber Boden B festgestellt wurde (Blaschke & Weiss in prep.). *P. horti-inflata* konnte in den Untersuchungen zur Häufigkeit nicht erfaßt werden. Als weitere Mykorrhiza trat *Piceirhiza spinifera* ausschließlich in Boden A auf. Alle oben genannten Mykorrhizen konnten auch in der Baumschule in Laufen gefunden werden, was auf eine Herkunft aus den dortigen Anzuchtbeeten deutet. Die selten festgestellte Mykorrhiza *Piceirhiza chordata* scheint im Gegensatz zu den anderen untersuchten Mykorrhizen nicht aus der Baumschule sondern aus dem Bayerischen Wald zu stammen. Dort konnte sie in früheren Untersuchungen bereits gefunden werden. Dies stimmt auch damit überein, daß sie ausschließlich an Fichten auftrat, welche in Boden aus dem Bayerischen Wald (Boden B) verpflanzt worden waren.

Abgesehen von *P. chordata* scheinen alle an den Fichtenstecklingen festgestellten Mykorrhizen aus der Baumschule in Laufen zu stammen. An den Wurzeln der untersuchten Fichten wurden zusätzlich zu den oben aufgeführten Arten weitere, bislang nicht eingehender untersuchte Mykorrhizen festgestellt. Diese werden vermutlich zum Teil von anderen, in Laufen mit ihren Fruchtkörpern gefundenen Pilzarten gebildet (s. Seite 15).

2. WURZELKAMMERN

WURZELWACHSTUM EINJÄHRIGER FICHTENSÄMLINGE UNTER BELASTUNG

Parallel zu den Untersuchungen an vierjährigen Stecklingen sollte mit einjährigen Fichtensämlingen das Wurzelwachstum und die Mykorrhizierung unter Belastung untersucht werden. Die hierzu verwendeten Wurzelkammern (vergl. Abb. 8) ermöglichten eine kontinuierliche Kontrolle des Wurzelraums sowie eine gleichzeitige Verwendung zweier Substrate.

In den Belastungsexperimenten wurden mehrere Substratkombinationen verwendet. In ungeteilten Kammern Torf (Substrat 1), in geteilten Kammern zwei Sorten verrottetes Holz mit unterschiedlichen Nährelementgehalten (Substrat 2 - Substrat 3), Oberboden mit 20% und 50% Holzzumischung (Substrat 4 - Substrat 5) sowie Oberboden mit 20% Holzzumischung und Unterboden (Bv-Horizont) (Substrat 4 - Substrat 6).

Die Systeme wurden über einen Zeitraum von 80 Tagen (23. 6. - 10. 9. 1987) in den Klimakammern (vergl. Langzeitversuch) exponiert. Abb. 112 gibt eine Übersicht der in diesem Zeitraum applizierten Ozon und Nebelperioden sowie der Zeitpunkte der Erfassung des Wurzelzuwachses.

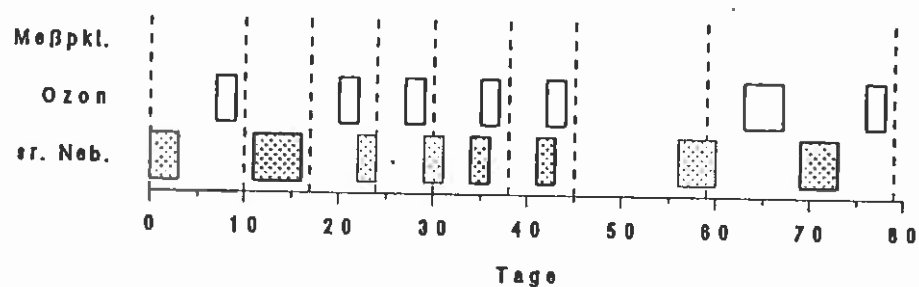


Abb. 112: Übersicht zu den während der Exposition der Wurzelkammern applizierten Ozon- (Ozon) und Nebelperioden (sr. Neb.) sowie der Meßzeitpunkte (Meßpkl.) zur Ermittlung des Wurzelzuwachses.

EKTOMYKORRHIZA

Die verwendeten Sämlinge waren zu Beginn des Experiments mit Pilzen aus den Anzuchtbeeten der Baumschule in Laufen mykorrhiziert. Diese mykorrhizierten Wurzeln stellten ihr Wachstum nach Verpflanzen in die Wurzelkammern ein und starben größtenteils ab. Sie wurden durch neugebildete Wurzeln ersetzt, welche bis zum Ende des Experiments keine Mykorrhizierung zeigten.

BIOMASSE UND WURZELWACHSTUMSubstrat 1 (Torf)

In diesem Experiment wurden ungeteilte Wurzelkammern mit Torf (Substrat 1) als Substrat verwendet. Es waren in der Kontroll- und der Belastungsvariante jeweils 20 Pflanzen eingesetzt worden.

Zum Ende des Versuchs zeigten die Biomassen von Sproß, Wurzel und Gesamtpflanze (Abb. 113) keine signifikanten Reaktionen auf die applizierten Umweltschadstoffe. Auch für das Sproß/Wurzel-Verhältnis ergaben sich zwischen Kontrolle (0,95) und Belastung (0,93) keine signifikanten Unterschiede.

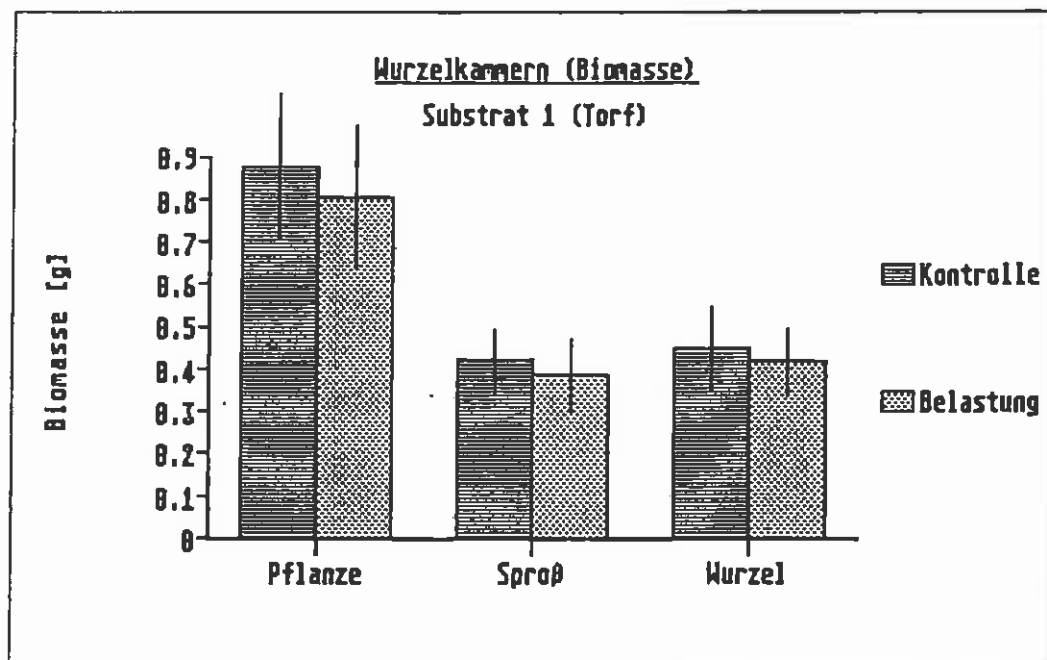


Abb. 113: Wurzelkammern. Substrat 1 (Torf): Biomassen der Kontroll- und der Belastungsvariante von Gesamtpflanze (Pflanze), oberirdischem Sproß (Sproß) und Wurzel (Wurzel).

Substrat 2 (HzW) - Substrat 3 (HzB)

Für dieses Experiment wurden geteilte Wurzelkammern mit zwei unterschiedlichen Holzsorten, Substrat 2 und Substrat 3, verwendet. Jeweils 10 Pflanzen waren in der Kontroll- und der Belastungsvariante eingesetzt worden.

Zum Ende des Experiments konnten für die untersuchten Biomassen von Gesamtpflanze, Sproß und Wurzel sowie der Verteilung der Wurzelbiomassen auf die beiden Substrate (Abb. 114) keine signifikanten Reaktionen auf die applizierten Umweltschadstoffe festgestellt werden. Auch für das Sproß/Wurzel-Verhältnis ergaben sich zwischen Kontrolle (1,43) und Belastung (1,47) keine signifikanten Unterschiede. Eine Reaktion der untersuchten Parameter auf die unterschiedlichen Substrate konnte nicht gefunden werden.

Auch für den Längenzuwachs der Wurzeln pro Tag (Abb. 115) sowie für den Gesamtwurzelzuwachs (Abb. 116) konnten keine Unterschiede zwischen den Substraten sowie zwischen Kontrolle und Belastung festgestellt werden.

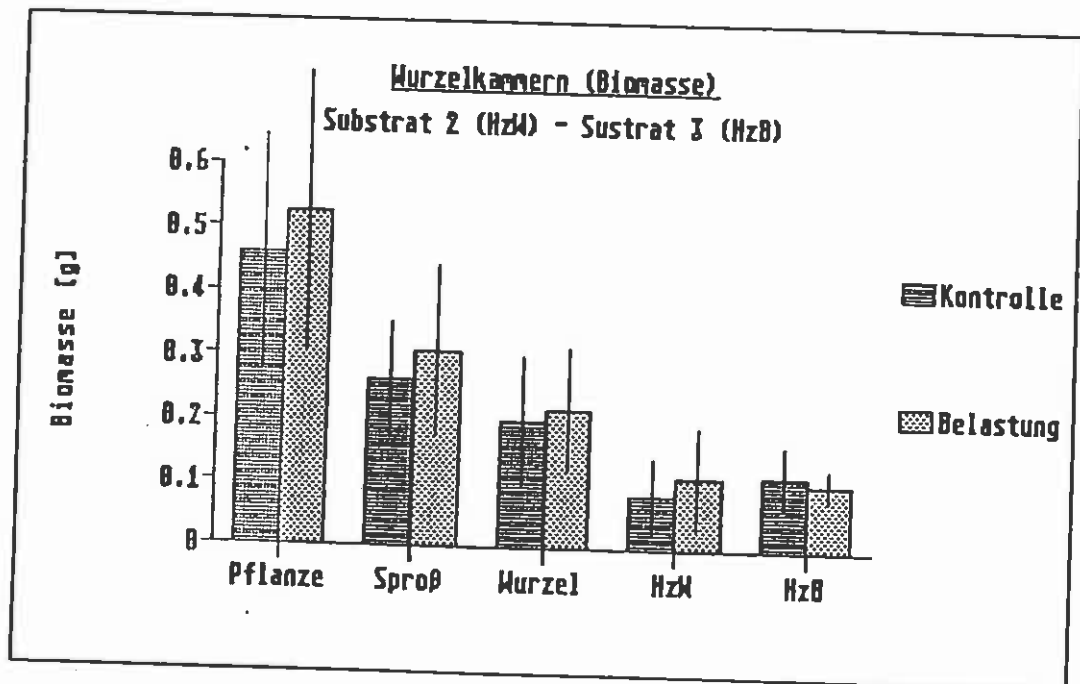


Abb. 114: Wurzelkammern. Substrat 2 (HzW) - Substrat 3 (HzB): Biomassen der Kontroll- und der Belastungsvariante für Gesamtpflanze (Pflanze), oberirdischen Sproß (Sproß), Gesamtwurzelwerk (Wurzel), Wurzeln in Substrat 2 (HzW) sowie Wurzeln in Substrat 3 (HzB).

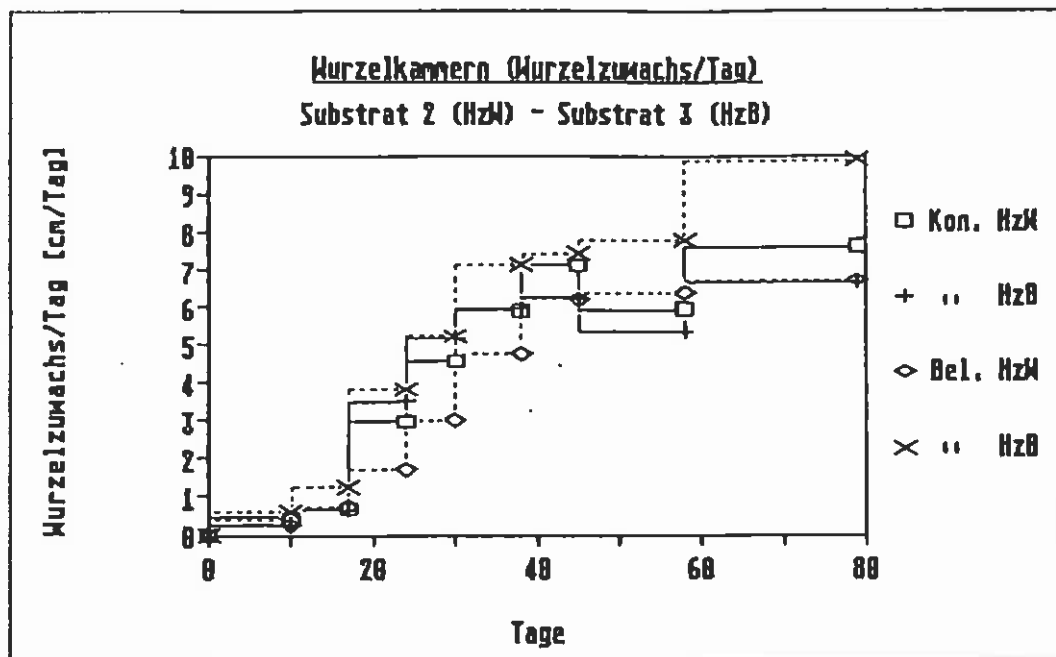


Abb. 115: Wurzelkammern. Substrat 2 (HzW) - Substrat 3 (HzB): Zuwachs der Wurzeln pro Tag in Substrat 2 (HzW) und Substrat 3 (HzB) von Kontroll- und Belastungsvariante.

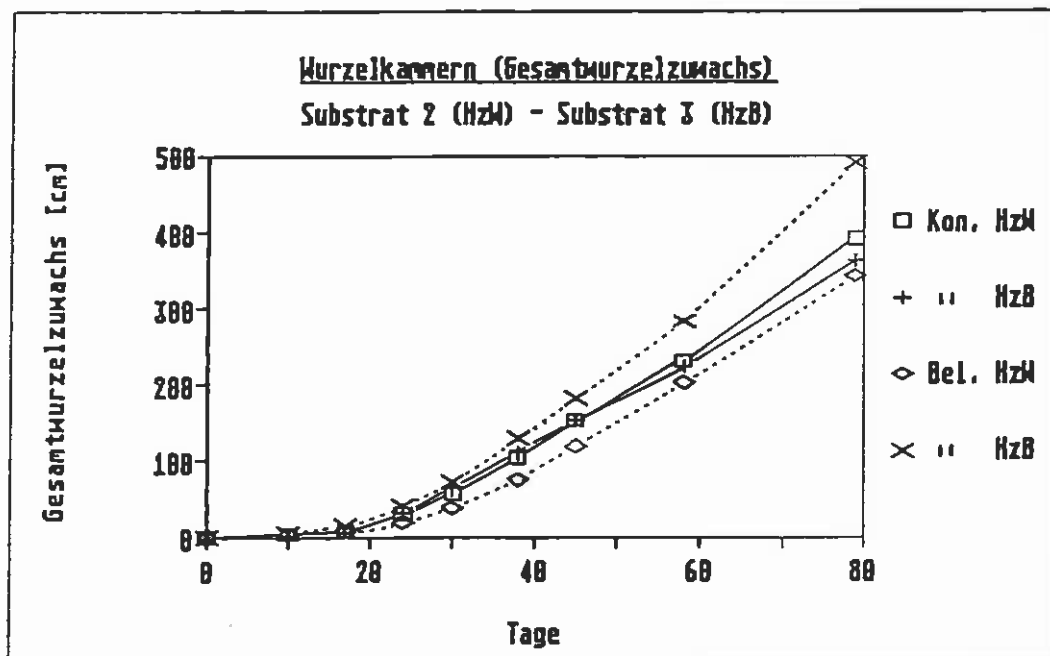


Abb. 116: Wurzelkammern. Substrat 2 (HzW) - Substrat 3 (HzB): Gesamtwurzelzuwachs in Substrat 2 (HzW) und Substrat 3 (HzB) von Kontroll- und Belastungsvariante.

Substrat 4 (20%) - Substrat 5 (50%)

Für dieses Experiment wurden geteilte Wurzelkammern und als Substrate Oberboden unterschiedlicher Holzzumischung, Substrat 4 (20%) und Substrat 5 (50%), verwendet. In der Kontroll- und der Belastungsvariante waren jeweils 20 Pflanzen eingesetzt worden.

Zum Ende des Experiments konnten für die untersuchten Biomassen von Gesamtpflanze, Sproß, Wurzel sowie der Verteilung der Wurzelbiomassen auf die beiden Substrate (Abb. 117) keine signifikanten Reaktionen auf die applizierten Umweltschadstoffe festgestellt werden. Auch im Sproß/Wurzel-Verhältnis zeigte sich zwischen Kontrolle (1,75) und Belastung (1,66) keine signifikante Abweichung.

Im Längenzuwachs der Wurzeln pro Tag (Abb. 118) sowie für den Gesamtzuwachs der Wurzellänge (Abb. 119) zeigten sich ebenfalls keine signifikanten Reaktionen auf die applizierten Schadstoffe.

Als Reaktion auf die Bodenbedingungen zeigten sich gegenüber Substrat 5 in Substrat 4 eine signifikant ($P = 0.025$) höhere Wurzelbiomasse (Abb. 117) sowie ein höheres Längenwachstum (Abb. 118, 119) der Wurzeln.

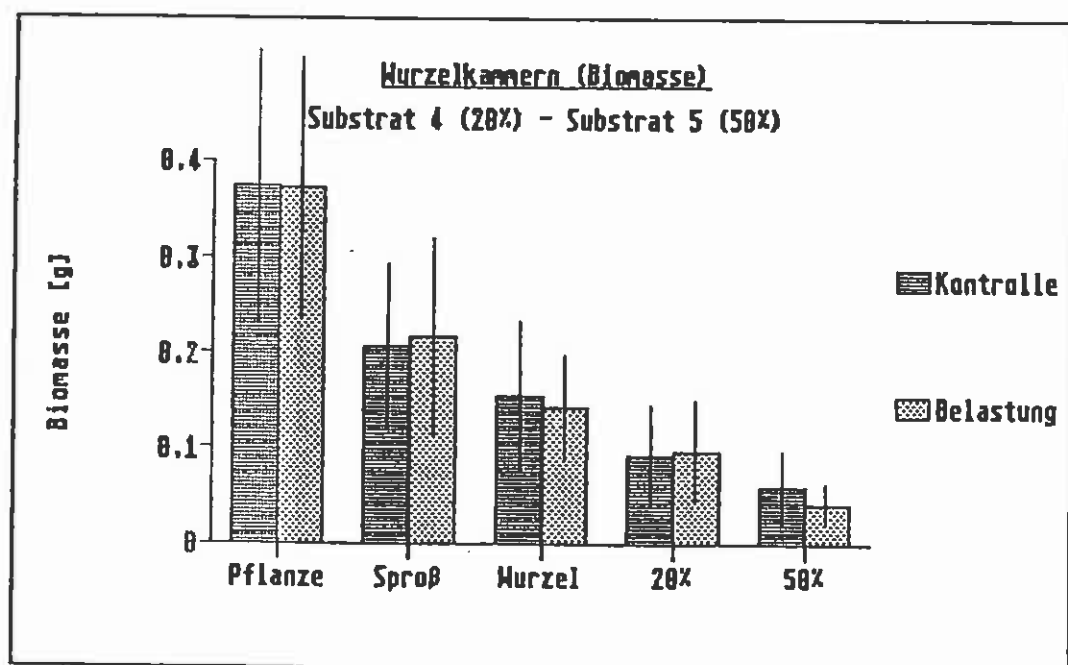


Abb. 117: Wurzelkammern. Substrat 4 (20%) - Substrat 5 (50%): Biomassen der Kontroll- und der Belastungsvariante für Gesamtpflanze (Pflanze), oberirdischen Sproß (Sproß), Gesamtwurzelwerk (Wurzel), Wurzeln in Substrat 4 (20%) sowie Wurzeln in Substrat 5 (50%).

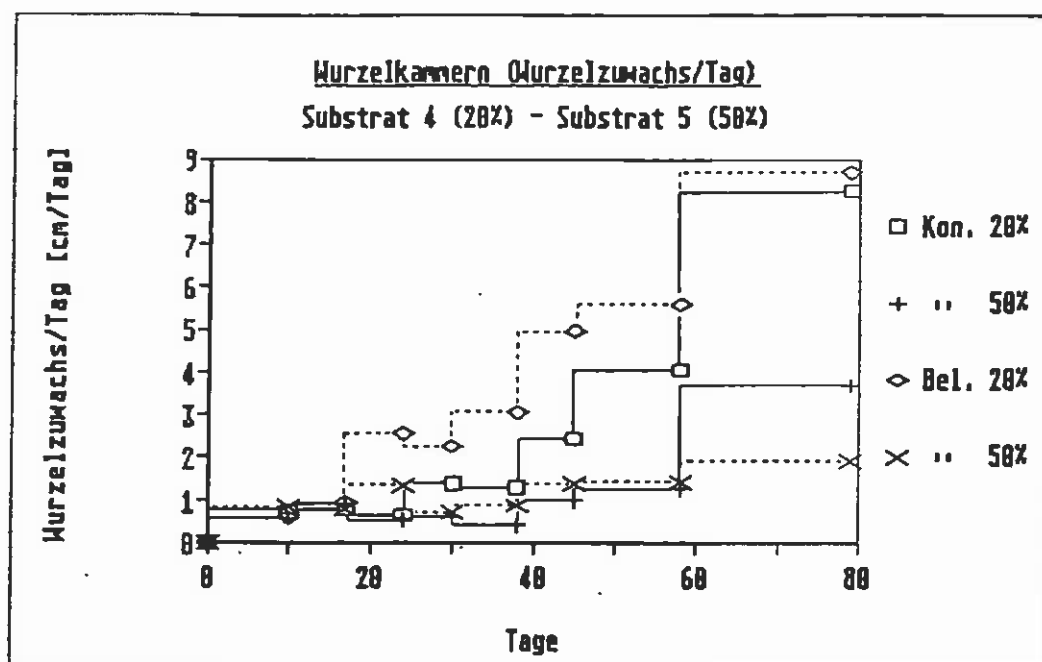


Abb. 118: Wurzelkammern. Substrat 4 (20%) - Substrat 5 (50%): Zuwachs der Wurzeln pro Tag in Substrat 4 (20%) und Substrat 5 (50%) von Kontroll- und Belastungsvariante.

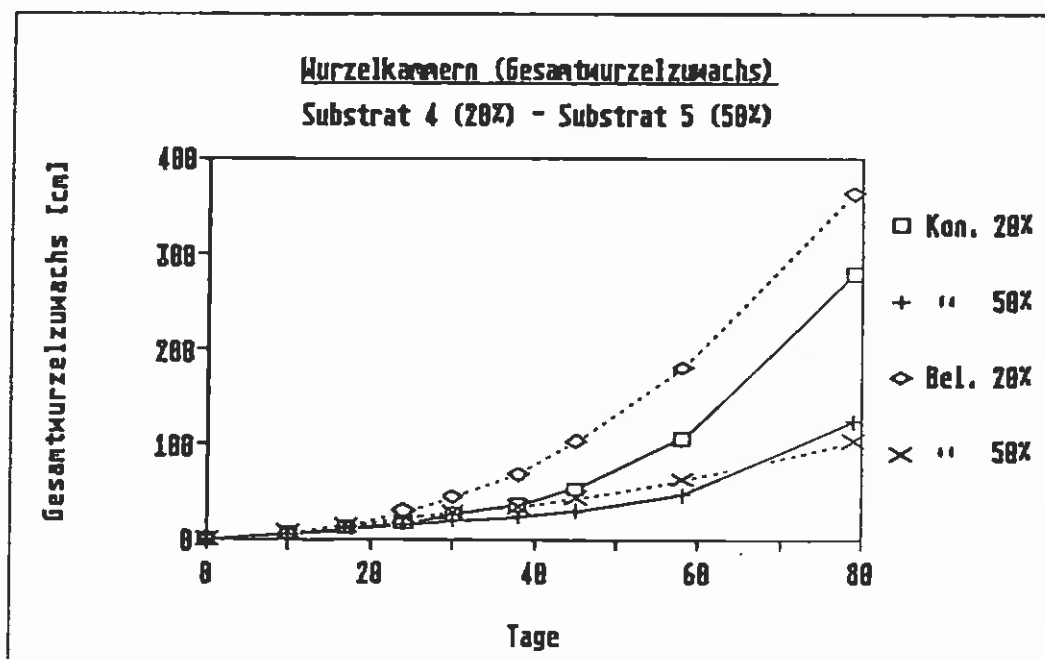


Abb. 119: Wurzelkammern. Substrat 4 (20%) - Substrat 5 (50%): Gesamtwurzelzuwachs in Substrat 4 (20%) und Substrat 5 (50%) von Kontroll- und Belastungsvariante.

Substrat 4 (20%) - Substrat 6 (Bv)

Für dieses Experiment wurden geteilte Wurzelkammern und als Substrate Oberboden mit 20% Holzzumischung, Substrat 4 (20%), und Unterboden, Substrat 6 (Bv), verwendet. In der Kontroll- und der Belastungsvariante waren jeweils 10 Pflanzen eingesetzt worden.

Zum Ende des Experiments konnten für die untersuchten Biomassen von Gesamtpflanze, Sproß und Wurzel sowie die Verteilung der Wurzelbiomassen auf die beiden Substrate (Abb. 120) keine signifikanten Reaktionen auf die applizierten Umweltschadstoffe festgestellt werden. Auch im Sproß/Wurzel-Verhältnis zeigte sich zwischen Kontrolle (1,28) und Belastung (1,35) keine signifikante Abweichung.

Ebenso waren im Längenzuwachs der Wurzeln pro Tag (Abb. 121) sowie für den Gesamtzuwachs der Wurzellänge (Abb. 122) keine signifikanten Reaktionen auf die Belastung feststellbar.

Als Reaktion auf die Bodenbedingungen zeigten sich in Substrat 6 (Bv) eine signifikant ($P = 0.05$) höhere Wurzelbiomasse (Abb. 120) sowie ein höheres Längenwachstum (Abb. 121, 122) der Wurzeln.

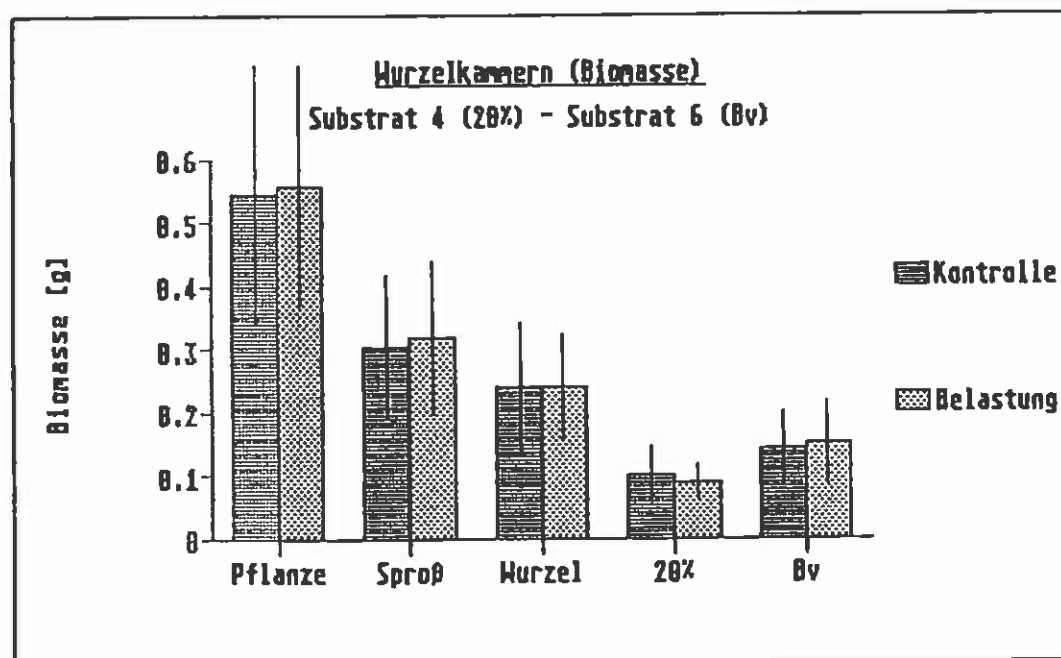


Abb. 120: Wurzelkammern. Substrat 4 (20%) - Substrat 6 (Bv): Biomassen der Kontroll- und der Belastungsvariante für Gesamtpflanze (Pflanze), oberirdischen Sproß (Sproß), Gesamtwurzelwerk (Wurzel), Wurzeln in Substrat 4 (20%) sowie Wurzeln in Substrat 6 (Bv).

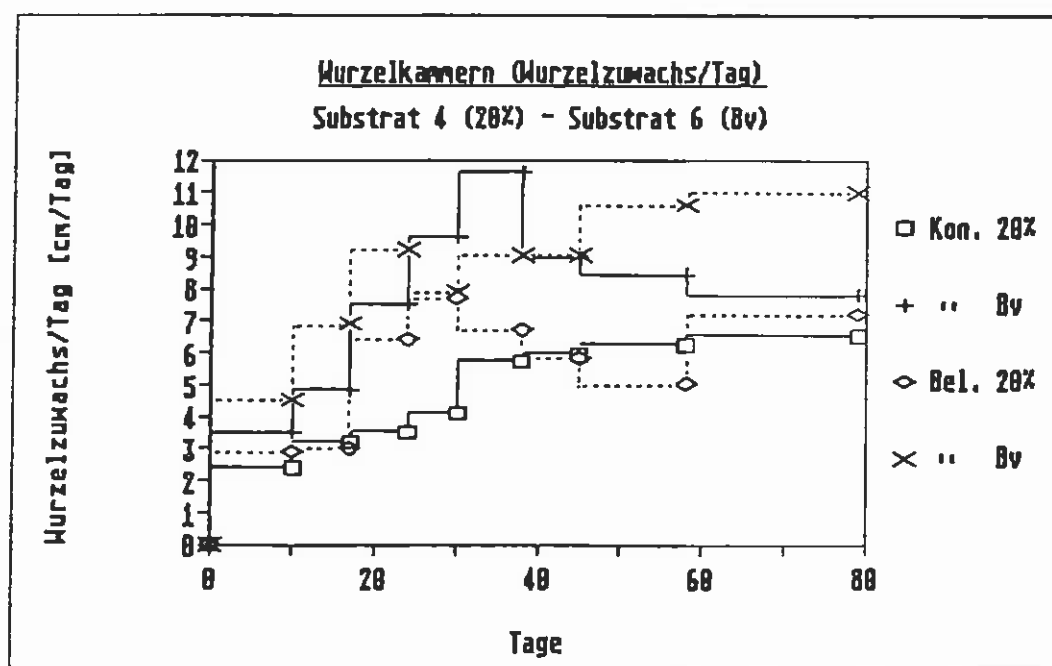


Abb. 121: Wurzelkammern. Substrat 4 (20%) - Substrat 6 (Bv): Zuwachs der Wurzeln pro Tag in Substrat 4 (20%) und Substrat 6 (Bv) von Kontroll- und Belastungsvariante.

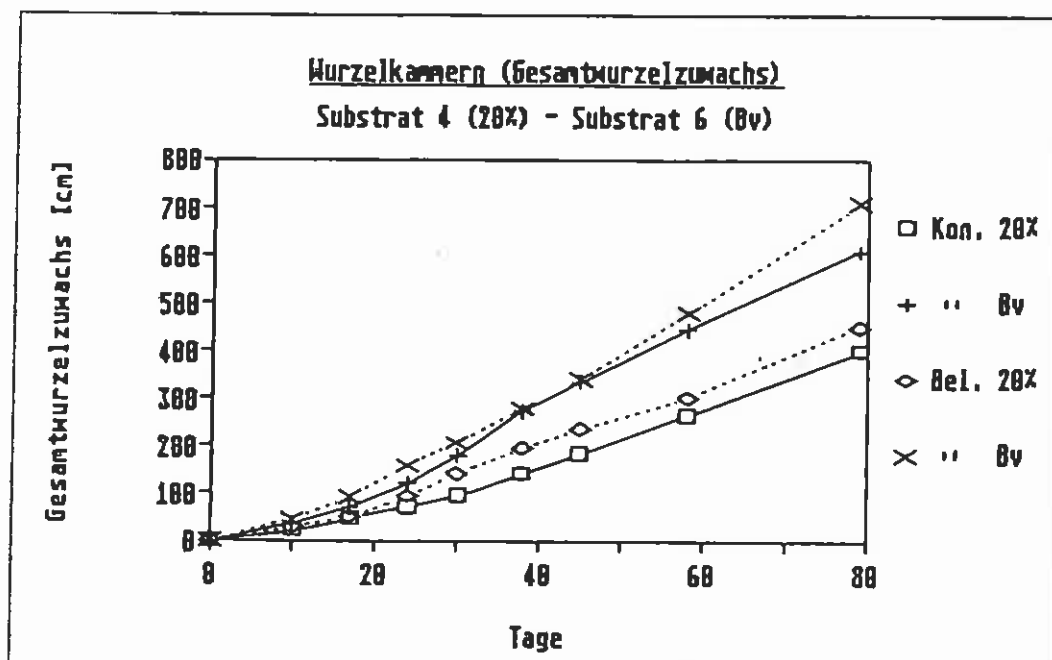


Abb. 122: Wurzelkammern. Substrat 4 (20%) - Substrat 6 (Bv): Gesamt wurzelzuwachs in Substrat 4 (20%) und Substrat 6 (Bv) von Kontroll- und Belastungsvariante.

3. SYNTHESEN

NEUBILDUNG DEFINIERTER EKTOMYKORRHIZEN UNTER BELASTUNG

3.1. BELASTUNG MIT OZON UND SAUREM NEBEL

Zur Untersuchung der Infektion mit definierten Mykorrhizapilzen unter Belastungsbedingungen wurden Fichtensämlinge in senkrecht gestellten Petrischalen (Abb. 4) verwendet. Die Exposition erfolgte parallel zu den Wurzelkammern über einen Zeitraum von 80 Tagen (Abb. 112). Von den eingesetzten Pilzpartnern zeigten zum Ende des Versuchs nur *Fagihiza rosea* und *Thelephora terrestris* eine für eine statistische Auswertung ausreichende Infektionsrate. Als weitere Mykorrhizapartner waren eingesetzt worden: *Amanita muscaria*, *Cenococcum geophilum*, *Laccaria amethystina* und *Xerocomus badius*. Eine Statistische Auswertung war für diese Pilze aufgrund geringer Infektionsraten sowie uneinheitlichen Infektionsverhaltens des Inokulums nicht möglich.

Fagihiza rosea

Als Inokulum dienten Mykorrhizen von *Fagihiza rosea* an Buche, als Substrat wurde Torf (Substrat 1) verwendet. Für die Kontroll- und die Belastungsvariante standen jeweils 6 Sämlinge zur Verfügung. Zum Ende des Versuchs zeigte von den untersuchten Parametern nur die Mykorrhizafrequenz eine (nicht signifikante) Reduktion unter Belastung mit Ozon und saurem Nebel (Abb. 123).

Fagihiza rosea-Substrat 1 (Torf)

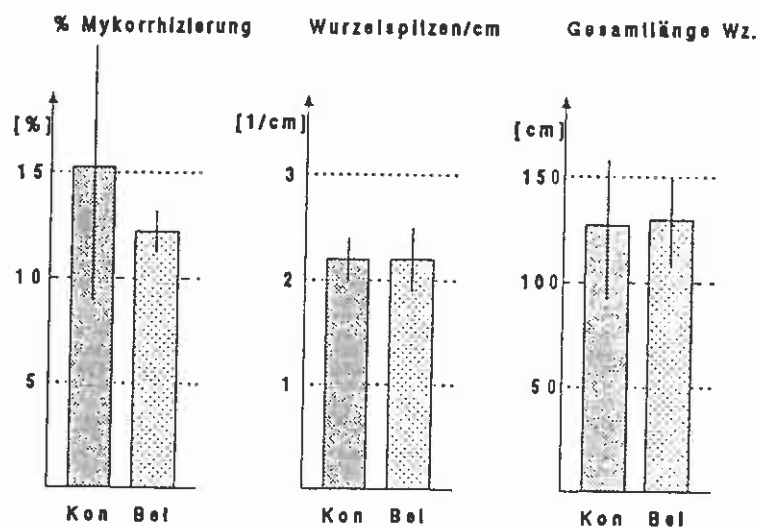


Abb. 123: Reaktionen des Wurzelsystems von Fichtensämlingen sowie der Mykorrhiza von *Fagihiza rosea* auf Belastung mit Ozon und saurem Nebel (auf Substrat 1). Mykorrhizafrequenz (% Mykorrhizierung), Verzweigungsdichte (Wurzelspitzen/cm) und Gesamtlänge des Wurzelsystems (Gesamtlänge Wz.) für Kontroll- und Belastungsvariante.

Thelephora terrestris

In den Versuchen mit *Thelephora terrestris* dienten zwei Sorten von verrottetem Holz (Substrat 2, Substrat 3) als Substrat. Als Inokulum wurden Bruchstücke von Fruchtkörpern verwendet. Für die Untersuchungen standen für die Kontroll- und die Belastungsvariante auf Substrat 2 jeweils 12 Sämlinge und auf Substrat 3 jeweils 6 Sämlinge zur Verfügung.

Nach 80 Tagen Exposition zeigte sich in der Belastungsvariante gegenüber der Kontrollvariante auf beiden Substraten eine Reduktion der Mykorrhizafrequenz (% Mykorrhizierung). Die Unterschiede waren jedoch nur auf Substrat 3 (HzB) (Abb. 125) signifikant ($P = 0,05$). Die auf beiden Substraten beobachtete Reduktion der Verzweigungsdichte (Wurzelspitzen/cm) unter Belastung war statistisch nicht absicherbar. Die Gesamtlänge des Wurzelsystems (Gesamtlänge Wz.) reagierte in den verwendeten Substraten unterschiedlich. Auf Substrat 2 (Abb. 124) war diese unter Belastungsbedingungen signifikant ($P = 0,05$) erhöht, während auf Substrat 3 (Abb. 125) keine Reaktion festgestellt werden konnte.

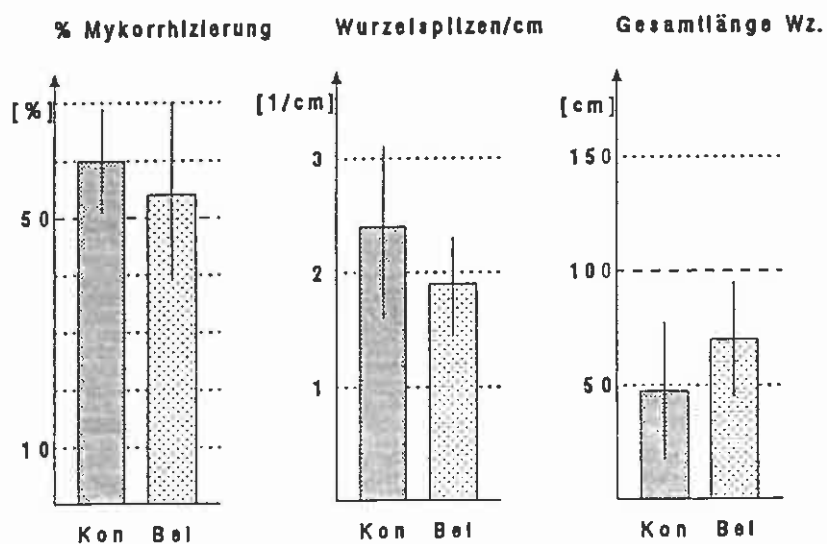
Thelephora terrestris – Substrat 2 (HzW)

Abb. 124: Reaktionen des Wurzelsystems von Fichtensämlingen sowie der Mykorrhiza von *Thelephora terrestris* auf Belastung mit Ozon und saurem Nebel (auf Substrat 2 (HzW)). Mykorrhizafrequenz (% Mykorrhizierung), Verzweigungsdichte (Wurzelspitzen/cm) und Gesamtlänge des Wurzelsystems (Gesamtlänge Wz.) für Kontroll- und Belastungsvariante.

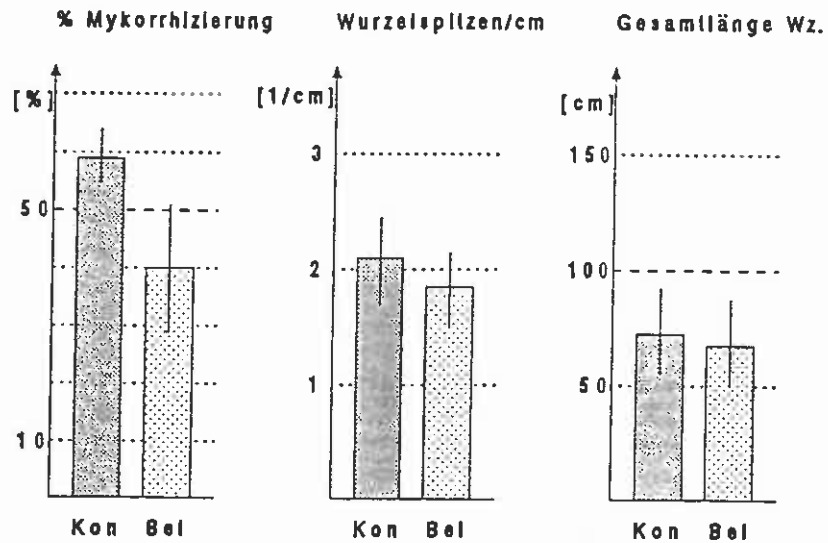
Thelephora terrestris – Substrat 3 (HzB)

Abb. 125: Reaktionen des Wurzelsystems von Fichtensämlingen sowie der Mykorrhiza von *Thelephora terrestris* auf Belastung mit Ozon und sauren Nebel (auf Substrat 3 (HzB)). Mykorrhizafrequenz (% Mykorrhizierung), Verzweigungsdichte (Wurzelspitzen/cm) und Gesamtlänge des Wurzelsystems (Gesamtlänge Wz.) für Kontroll- und Belastungsvariante.

3.2. BELASTUNG MIT OZON

Mit Belastungsexperimenten in den Expositions-kammern der Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München sollten die Reaktionen von *Picea abies* auf Ozon untersucht werden. Der Aufbau der Expositions-kammern sowie die Daten zu Klima und Schadgasbelastung finden sich bei Langebartels et al. (in prep.). Das Experiment erstreckte sich über einen Zeitraum von fünf Wochen (5. 10. - 9. 11. 1987). In einem Beistellversuch sollten in den Kammern mit 0 ppb und 800 ppb Ozon die Infektion von Fichtensämlingen mit definierten Mykorrhizapilzen untersucht werden. Es wurden folgende Pilzpartner verwendet:

Amphinema byssoides
Cenococcum geophilum
Dermocybe cinnamomea
Laccaria amethystina
Piceirhiza nigra
Pisolithus tinctorius
Thelephora terrestris

Zum Ende des Versuchs zeigten die mit 800 ppb Ozon belasteten Fichtensämlinge deutliche Schäden an den Nadeln. In allen mit den oben aufgeführten Pilzpartnern angesetzten Synthesen hatten sich erste Mykorrhizen gebildet. Für eine statistische Auswertung der Neubildung von Mykorrhizen erwies sich jedoch der durch das Begasungsprogramm vorgegebene Zeitrahmen als zu kurz.

Thelephora terrestris

Für *Thelephora terrestris* waren zusätzlich zu den Syntheseversuchen während der Exposition Systeme mit bereits vor Beginn des Experiments mykorrhizierten Pflanzen eingesetzt worden. Als Substrate wurden zwei Sorten verrottetes Holz (Substrat 2, Substrat 3) verwendet. In der Kontroll- (0 ppb Ozon) und der Belastungsvariante (800 ppb Ozon) standen für jedes Substrat jeweils 6 Sämlinge zur Verfügung. Für diese Pflanzen waren als Ausgangsgrößen erfaßt worden: die Mykorrhizafrequenz (% Mykorrhizierung), die Verzweigungsdichte (Wurzelspitzen/cm) und die Gesamtlänge des Wurzelsystems (Gesamtlänge Wz.) (Abb. 126, 128 - Ausgangswerte). Zur Erfassung eventueller Reaktionen auf die Belastung mit Ozon wurden zum Ende der Exposition (Abb. 126, 128 - Endwerte) Änderungen in den untersuchten Parametern erfaßt. Abb. 127 und Abb. 129 geben die aus den Anfangs- und Endwerten ermittelten Differenzen wieder.

Substrat 2 (HzW)

Zum Ende der Exposition ergab sich auf Substrat 2 (HzW) für die untersuchten Parameter keine signifikante Reaktion auf die Belastung mit 800 ppb Ozon.

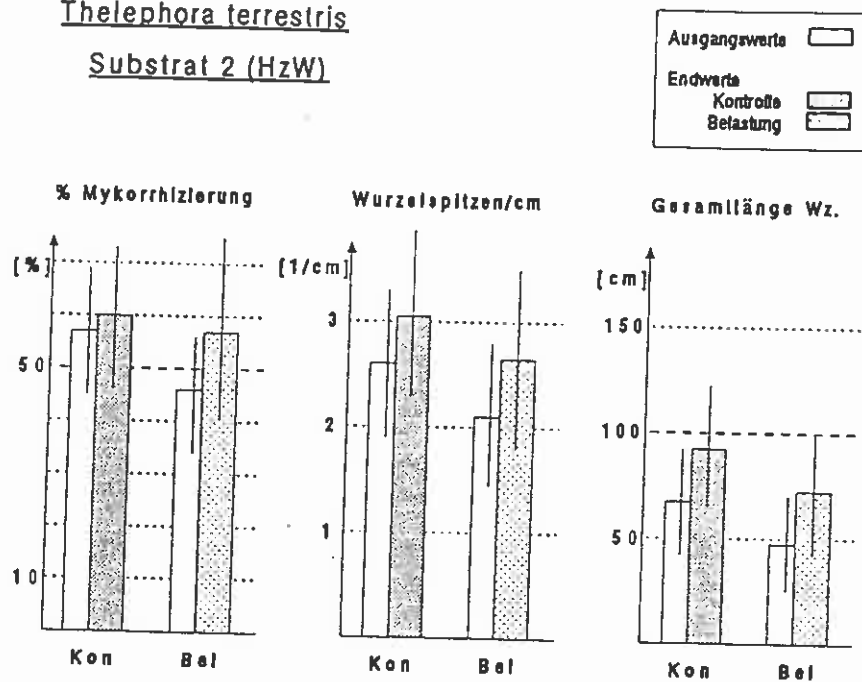
Thelephora terrestrisSubstrat 2 (HzW)

Abb. 126: Reaktionen des Wurzelsystems von Fichtensämlingen sowie der Mykorrhiza von *Thelephora terrestris* auf Substrat 2 (HzW) auf Belastung mit 800 ppb Ozon. Ausgangs- (jeweils links) und Endwerte (jeweils rechts) der Kontroll- (Kon) und der Belastungsvariante (Bel) für: Mykorrhizafrequenz (% Mykorrhizierung), Verzweigungsdichte (Wurzelspitzen/cm) und Gesamtlänge des Wurzelsystems (Gesamtlänge Wz.).

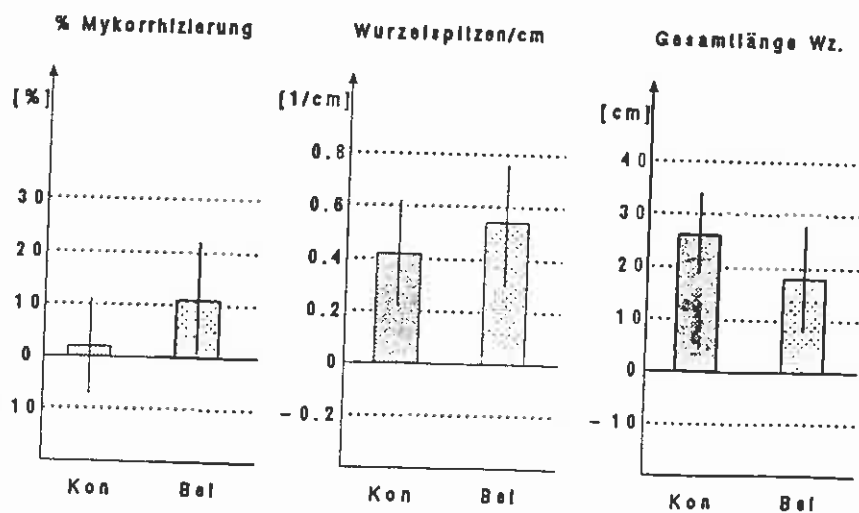
Thelephora terrestris - Substrat 2 (HzW): Differenzen

Abb. 127: Differenzen zwischen Ausgangs- und Endwerten (vergl. Abb. 126) für: Mykorrhizafrequenz (% Mykorrhizierung), Verzweigungsdichte (Wurzelspitzen/cm) und Gesamtlänge des Wurzelsystems (Gesamtlänge Wz.).

Substrat 3 (HzB)

Auf Substrat 3 (HzB) zeigte sich eine signifikant ($P = 0.05$) höhere Zunahme der Gesamtwurzellänge unter Belastung. Für alle übrigen Parameter waren keine statistisch absicherbaren Unterschiede feststellbar.

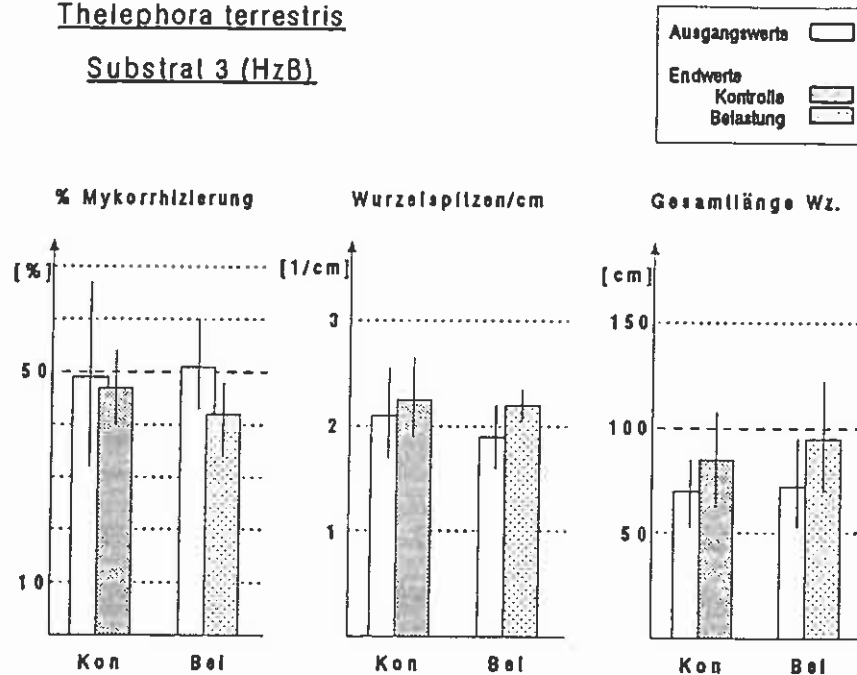
Thelephora terrestrisSubstrat 3 (HzB)

Abb. 128: Reaktionen des Wurzelsystems von Fichtensämlingen sowie der Mykorrhiza von *Thelephora terrestris* auf Substrat 3 (HzB) auf Belastung mit 800 ppb Ozon. Ausgangs- (jeweils links) und Endwerte (jeweils rechts) der Kontroll- (Kon) und der Belastungsvariante (Bel) für: Mykorrhizafrequenz (% Mykorrhizierung), Verzweigungsdichte (Wurzelspitzen/cm) und Gesamtlänge des Wurzelsystems (Gesamtlänge Wz.).

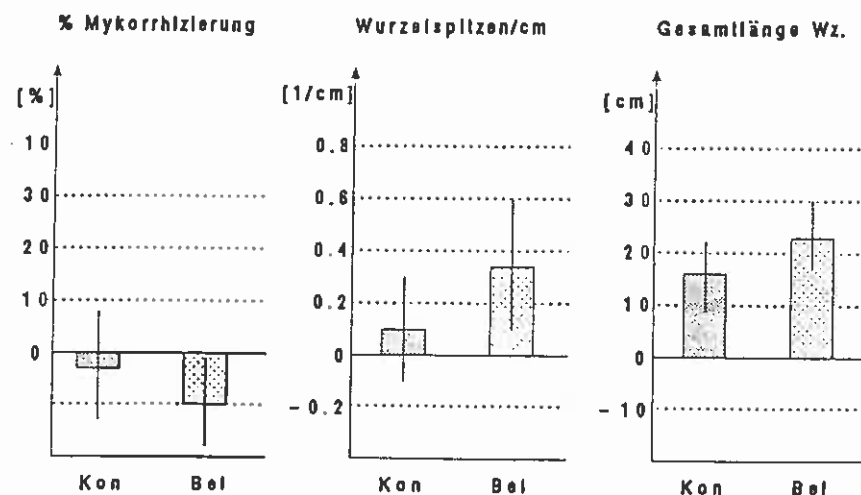
Thelephora terrestris – Substrat 3 (HzB): Differenzen

Abb. 129: Differenzen zwischen Ausgangs- und Endwerten (vergl. Abb. 128) für: Mykorrhizafrequenz (% Mykorrhizierung), Verzweigungsdichte (Wurzelspitzen/cm) und Gesamtlänge des Wurzelsystems (Gesamtlänge Wz.).

D. DISKUSSION

BESCHREIBUNG, SYNTHESE

Vergleich von Mykorrhizen aus Freiland und Synthese

In der hier vorliegenden Arbeit werden in Synthese an *Picea abies* gebildete Ektomykorrhizen charakterisiert. Ein Vergleich dieser Mykorrhizen mit von den untersuchten Pilzen in natürlichen Fichtenbeständen gebildeten Ektomykorrhizen ergab eine weitgehende Übereinstimmung in den erfaßten Merkmalen. Unterschiede beschränkten sich meist auf die Größen der Mykorrhizen. So waren in der Regel die im Freiland beobachteten Mykorrhizen länger als die in Synthese erzeugten. Für zwei Arten (*Amphinema byssoides* und *Lactarius mitissimus*) konnten im Freiland vorhandene Rhizomorphen in den Synthesen nicht beobachtet werden. Als weitere Unterschiede wurden an den abziehenden Hyphen der in Synthese gebildeten Mykorrhizen selten eine dünnere Zellwand sowie ein geringerer Zelldurchmesser festgestellt (*Amphinema byssoides*, *Cenococcum geophilum*). Der Mantel war an den synthetisierten Ektomykorrhizen mitunter dünner (*Piceirhiza nigra*, *Laccaria amethystina*). Die Ursachen für diese Abweichungen sind vermutlich in erster Linie auf das geringere Alter der in Synthese gebildeten Mykorrhizen zurückzuführen. Als weitere Faktoren müssen die unterschiedlichen Baumpartner sowie die Substratbedingungen in Betracht gezogen werden.

Die in den vorliegenden Untersuchungen festgestellten geringen Unterschiede zwischen Mykorrhizen aus dem Freiland und der Synthese entsprechen den aus der Literatur bekannten Beobachtungen. So synthetisierten Kottke & Oberwinkler (1986) die Mykorrhiza von *Amanita muscaria* an *Picea abies* und stellen eine weitgehende Übereinstimmung mit im Freiland gefundenen Mykorrhizen fest. Auch Kottke (1986) findet für in vitro synthetisierte Mykorrhizen von *Suillus grevillei* und *Amanita muscaria* nur geringe Abweichungen gegenüber Mykorrhizen, welche am Naturstandort entnommen worden waren. Unterschiede wie die in vitro deutlich größere Manteldicke bei *Amanita muscaria* sind vermutlich auf die Verwendung von kohlenhydrathaltigem Nährmedium für die Synthese zurückzuführen (c.f. Duddridge & Read 1984 c, Reiter 1988). Brand & Agerer (1986) mykorrhizierten Buchensämlinge mit Kulturen von *Laccaria amethystina* und *Lactarius subdulcis* und finden, entsprechend zu den Beobachtungen in der vorliegenden Arbeit, größere Dimensionen für im Freiland beobachtete Mykorrhizen.

In den aufgeführten vergleichenden Untersuchungen wird in der Regel eine nur geringe Variabilität zwischen künstlich erzeugten Mykorrhizen und solchen vom Naturstandort festgestellt. Dies spricht für die Möglichkeit einer Identifikation der für einige Ektomykorrhizen vermuteten Pilzpartner über in Synthese gebildete Mykorrhizen wie für die hier untersuchten Ektomykorrhizen *Fagihiza rosea* (vermuteter Pilzpartner: *Amanita rubescens*) und *Piceirhiza spinifera* (vermuteter Pilzpartner: *Tuber spec.*).

Synthese - Methoden

Mehrere in der Literatur für die Synthese von Mykorrhizen beschriebenen Systeme (Yang & Wilcox 1984, Kottke et al. 1987, Fortin et al. 1980) erwiesen sich in Vorversuchen für die Anforderungen der vorliegenden Arbeit als ungeeignet.

Die von Duddridge et al. (1980) und von Brownlee et al. (1983) für die Untersuchung von Mykorrhizen verwendeten Systeme entsprachen besser den gestellten Anforderungen und kamen in modifizierter Form zum Einsatz.

Für die Synthese und Kultivierung von Ektomykorrhizen am günstigsten erwies sich ein unsteriles System mit Fichtensämlingen in senkrecht gestellten Petrischalen. Als Substrat zeigte sich ein lockeres Torf - Perlite (10 : 1) Gemisch als am geeignetsten. Mit verrottetem Holz wurde die Eignung eines weiteren Substrats untersucht. Dieses scheint für die Entwicklung von Mykorrhizen besonders günstig zu sein (Harvey et al. 1976, Meyer 1979, Meyer 1985). In den hier durchgeführten Untersuchungen war die Mykorrhizierung in verrottetem Holz gegenüber dem oben dargestellten Torf-Perlite Gemisch anfänglich teilweise beschleunigt. Vermutlich aufgrund sich erschöpfender Nährstoffe blieb die Entwicklung der Mykorrhizen in dem Holzsubstrat jedoch bald gegenüber dem Torfgemisch zurück.

Ein Nachteil durch die fehlende Sterilisierung der Systeme konnte - abgesehen von Fraßschäden durch Trauermückenlarven und Springschwänze - nicht festgestellt werden. Auch Mullette (1976) findet in Syntheseversuchen mit *Pisolithus tinctorius* an *Eucalyptus gummiifera* keine Unterschiede zwischen der Mykorrhizabildung unter sterilen und unter unsterilen Bedingungen.

Um Verzögerungen in der Mykorrhizierung aufgrund zu junger Baumpartner zu vermeiden wurden Stecklinge verwendet oder Sämlinge frühestens nach Bildung der ersten Nadeln. Diese Vorgehensweise orientiert sich an entsprechenden Berichten von Laiho & Mikola (1964). Die Autoren fanden in Untersuchungen an jungen Sämlingen eine verzögerte, erst mit Bildung der ersten Nadeln einsetzende Mykorrhizierung. Sie sehen die Ursache in dem geringen, dem Mykorrhizapilz vom Sämling zur Verfügung gestellten Kohlenhydratangebot (vergl. auch Björkmann 1942).

Für die Synthese verwendetes Inokulum

Die Verwendung von Myzelkulturen als Inokulum war nur für eine beschränkte Anzahl von Pilzarten möglich (*Amanita muscaria*, *Laccaria bicolor*, *Pisolithus tinctorius*). Für die meisten untersuchten Arten standen zum Beginn der Untersuchungen keine Kulturen oder aber keine ausreichenden Myzelmenigen zur Verfügung.

Für einige Pilzarten (*Amphinema byssoides*, *Laccaria amethystina*, *Thelephora terrestris*) konnten Fruchtkörperbruchstücke erfolgreich als Inokulum eingesetzt werden.

Neben der Verwendung von Myzelkulturen und Fruchtkörperbruchstücken wurde die Verwendung von mykorrhizierten Wurzeln als

Inokulum getestet. Eine ausführliche Darstellung dieser Methode geben Brand & Agerer (1988). Diese Art der Inokulation ermöglicht unter Umgehung der oft schwierigen Isolation auch eine Untersuchung von Ektomykorrhizaarten welche bislang nur in der Form ihrer Mykorrhizen bekannt sind. Hierzu muß jedoch eine genaue Kenntnis der Ektomykorrhizen vorausgesetzt werden. Die aus dem Freiland gewonnenen Mykorrhizen konnten auch nach mitunter längerer Lagerung in nahezu allen Fällen erfolgreich als Inokulum verwendet werden.

Diese Ergebnisse stimmen mit Beobachtungen von Ferrier & Alexander (1985) überein. Die Autoren untersuchten von der Pflanze abgetrennte Wurzeln von *Picea sitchensis* und fanden noch nach 9 Monaten metabolisch aktive Mykorrhizen. Sie führen die Überdauerung über diesen langen Zeitraum auf Kohlenhydratreserven zurück. Im Gegensatz hierzu stellte Robertson (1954) in Kultivierungsexperimenten mit abgetrennten und vom Autor nicht näher bestimmten Mykorrhizen fest, daß diese als Inokulum ungeeignet waren, im Gegensatz zu mykorrhizierten Sämlingen.

Infektion der Kurzwurzel

In den vorliegenden Untersuchungen erfolgte die erste Infektion einer Kurzwurzel durch den Mykorrhizapilz über Myzel aus dem umgebenden Substrat oder durch in der Nähe wachsende Mykorrhizen. Entsprechende Beobachtungen werden in der Literatur unter anderem an jungen Sämlingen aus Baumschulen (Laiho & Mikola 1964) und in Kultivierungsexperimenten (Chilvers & Gust 1982 a, b) beschrieben.

Im Gegensatz hierzu erfolgt unter natürlichen Bedingungen die Infektion der Kurzwurzeln durch den Mykorrhizapilz in der Regel bereits unmittelbar nach dem Durchbrechen der Rinde der Langwurzel (Wilcox 1968, Chilvers & Gust 1982 b). Als Infektionsquelle für diese Infektion werden an erster Stelle auf und in der Rinde der Langwurzel wachsende Pilze genannt (Chilvers & Gust 1982 b, Robertson 1954). Die in den vorliegenden Untersuchungen beobachtete Infektion der Kurzwurzeln aus dem umgebenden Substrat oder durch in der Nähe wachsende Mykorrhizen wird am natürlichen Standort seltener beobachtet (Chilvers & Gust 1982 a, Robertson 1954).

ONTOGENIE

Die morphologische Entwicklung der untersuchten Ektomykorrhizen konnte an einzelnen, über einen längeren Zeitraum beobachteten Mykorrhizen erfaßt werden. Auf der Grundlage der so gewonnenen Erkenntnisse wurde dann eine Sequenz unterschiedlich alter Entwicklungsstadien für die Untersuchung der Anatomie ausgewählt. Eine exakte Aussage über die Altersunterschiede der so untersuchten Entwicklungsstadien ist nicht möglich. Eine hierfür notwendige Population gleichaltriger Mykorrhizen stand nicht zur Verfügung.

Als Anfangsstadien der Entwicklung einer Ektomykorrhiza wurden Kurzwurzeln mit einem lockeren Hyphenschleier beobachtet. Es kann nicht beurteilt werden, ob sich die jeweils untersuchten Anfangsstadien zu einer Mykorrhiza weiterentwickelt hätten. So konnte mehrfach beobachtet werden, wie derartige Kurzwurzeln ihr Wachstum unter Braunfärbung einstellten und es zu keiner Mykorrhizierung kam. Chilvers & Gust (1982 b) berichten von ähnlichen Beobachtungen an Wurzeln von Eucalyptus. Sie stellten das Ausbleiben einer Mykorrhizierung an Kurzwurzeln fest, welche vor Infektion durch den Pilz ihr Wachstum eingestellt hatten.

Initialen, Beginn der Mykorrhizierung

In den in dieser Arbeit dargestellten Untersuchungen begann die Bildung einer Mykorrhiza meist mit einem lockeren Hyphengeflecht um den subapikalen Bereich einer Kurzwurzel. In späteren Stadien umschloß die zunehmend dickere Hyphenhülle auch die Wurzelspitze, gefolgt von der Ausbildung des Hartigschen Netzes.

Entsprechend den hier dargestellten Ergebnissen finden auch Piche et al. (1983) und Clowes (1951) als Anfangsstadium der Mykorrhizierung ein lockeres Myzel um den subapikalen Bereich einer Kurzwurzel. Auch Massicotte et al. (1986) berichten von vergleichbaren Beobachtungen an Ektomykorrhizen von *Alpova diplophlaeus* an *Alnus crispa*. Als erste Stadien der Bildung einer Mykorrhiza finden die Autoren eine Hyphenhülle um den subapikalen Bereich der Mykorrhiza. Entsprechend den in der vorliegenden Arbeit gemachten Beobachtungen stellten die Autoren in diesem Stadium ebenfalls eine Anschwellung der Wurzelspitze und erst in folgenden Stadien eine vollständige Umhüllung der Spitze der Wurzel durch den Hyphenmantel fest. Dieser wurde in den späteren Stadien zunehmend dicker und dunkler. Grenville et al. (1986) untersuchten die Mykorrhizierung von *Eucalyptus pilularis* durch *Pisolithus tinctorius* und fanden erste Kontakte der Pilzhyphe mit der Wurzel ebenfalls im subapikalen Bereich. Als primäre Stadien einer Mykorrhizabildung beschreiben sie jedoch einen die Spitze der Kurzwurzel vollkommen einschließenden lockeren Mantel, wobei noch kein Hartigsches Netz beobachtet werden konnte. Fusconi (1983) beschreibt die Bildung der Mykorrhizen von *Tuber melanosporum* an *Cistus incanus* und findet abweichend zu den hier dargestellten Ergebnissen als erste Stadien eine Infektion der Wurzelhaubenzellen im Bereich der Wurzelspitze. Davon ausgehend bildeten sich der Mantel und schließlich das Hartigsche Netz.

An Initialen und jungen Mykorrhizen konnten in der Regel Wurzelhaare gefunden werden. Dies entspricht Beobachtungen von Laiho & Mikola (1964) an jungen Mykorrhizen.

Ashton (1976) untersuchte die Mykorrhizierung von *Eucalyptus regnans* und vermutet als erste Stadien einer Mykorrhizabildung Infektionen der Wurzelhaare. Entsprechend konnte auch in den hier dargestellten Untersuchungen eine oft intensive teils auch intrazelluläre Infektion von Wurzelhaaren beobachtet werden. Als darauf folgende Stadien nimmt Ashton (1976) Kurzwurzeln mit stellenweise ausgebildetem Mantel an.

Die Unterschiede der in der Literatur beschriebenen Anfangsstadien einer Mykorrhizabildung sind vermutlich zum Teil auf die unterschiedlichen Symbiosepartner zurückzuführen. Auch die Substratbedingungen und der Zeitpunkt der Infektion der Kurzwurzel, unmittelbar nach dem Durchbrechen der Rinde der Langwurzel oder in einem späteren Stadium, scheint eine Rolle zu spielen. So finden Chilvers & Gust (1982 a) in Untersuchungen von Topfkulturen mit Eucalyptus zwei unterschiedliche Arten der Mykorrhizabildung. Mit Oberboden als Substrat beobachteten sie als Anfangsstadien Wurzeln mit einem fertig ausgebildeten Mantel aber noch ohne Hartigsches Netz, welches sich erst später entwickelte. Bei Verwendung von Torf als Substrat stellten die Autoren demgegenüber eine gleichzeitige Bildung von Mantel und Hartigschem Netz fest. Die Ursache für die zwischen den Substraten beobachteten Unterschiede sehen Chilvers & Gust (l.c.) in einer abweichenden Verfügbarkeit von pilzlichem Inokulum und einem daraus resultierenden unterschiedlichen Zeitpunkt der Infektion der Wurzeln.

Initialen - Mantel und Hartigsches Netz

Für die Zeitpunkte der Bildung von Mantel und Hartigschem Netz werden in der Literatur unterschiedliche Beobachtungen dargestellt. In den in dieser Arbeit untersuchten Synthesen erfolgte nach der Bildung einer ersten Hyphenhülle die Ausdifferenzierung des Mantels und die Bildung des Hartigschen Netzes in der Regel gleichzeitig.

Clowes (1951) untersuchte die Mykorrhizierung an Wurzeln von *Fagus sylvatica* und findet als Anfangsstadium die Bildung eines Mantels und von diesem ausgehend, die Infektion der Rinde mit der Bildung des Hartigschen Netzes. Laiho & Mikola (1964) beobachteten als Anfangsstadien beide Möglichkeiten, die Bildung des Mantels und ebenso die Bildung des Hartigschen Netzes.

Chilvers & Gust (1982 b) nehmen eine Bildung des Mantels ausgehend von der Wurzelspitze an und stellten keine Ausbreitung des Mantels in Richtung der basalen Teile der Wurzel fest. Auch in der vorliegenden Arbeit konnte in keinem Fall ein basipetales Vordringen des Mantels beobachtet werden.

Nylund & Unestam (1982) untersuchten die Bildung der Mykorrhiza von *Piloderma croceum* an *Picea abies*. Entsprechend den vorliegenden Untersuchungen fanden die Autoren, ausgehend von einer lockeren Hyphenhülle, eine Infektion der Rinde der Kurzwurzel im subapikalen Bereich. In den von den Autoren untersuchten Mykorrhizen erfolgte nun zunächst die Bildung des Hartigschen Netzes und ausgehend von diesem die Bildung des Mantels. Die Hyphen des Mantels waren im Gegensatz zur primären Hyphenhülle sowie den abziehenden Hyphen eng verwoben.

Aufbau des Mantels

Der sich aus dem anfänglich gebildeten lockeren Hyphengeflecht differenzierende Mantel war in der vorliegenden Arbeit zunächst plectenchymatisch und wies eine meist faserige Oberfläche auf. Erst in späteren Stadien bildeten sich typische Strukturen wie etwa ein pseudoparenchymatischer Mantel (*Piceirhiza nigra*), Cystiden (*Thelephora terrestris*), Inkrustationen im Mantel (*Dermocybe cinnamomea*) oder eine glatte Manteloberfläche (z.B. *Laccaria bicolor*). Die Hyphen des Mantels zeigten in Vergleich zum Substratmyzel eine intensivere Verzweigung. Teils waren im Substratmyzel beobachtete Schnallen im Mantel nicht zu erkennen (z.B. *Amphinema byssoides*, *Laccaria bicolor*). Die Mantelinnenfläche zeigte in der Regel palmettiartige sowie plectenchymatische Strukturen mit teils parallelen Hyphen.

Die im Unterschied zu den Hyphen der abziehenden Elemente intensive Verzweigung der Mantelhyphen führen Chilvers & Gust (1982 b) und Nylund & Unestam (1982) auf von der Wurzel abgegebene Substanzen zurück. Fusconi (1983) vermutet den durch die wachsende Wurzelspitze ausgeübten Druck als Ursache dieses von Nylund & Unestam (1982) als "labyrinthisch" bezeichnete Wachstum.

Die in der vorliegenden Arbeit beobachtete Änderung der Mantelstruktur im Verlauf der Ontogenie konnte auch an einzelnen, untersuchten Ektomykorrhizen (*Cenococcum geophilum*, *Thelephora terrestris*) festgestellt werden. Die hier beobachteten Mantelstrukturen entsprachen in ihrem Aufbau an der Basis ontogenetisch jungen Stadien und zur Spitze der Mykorrhiza hin zunehmend älteren Stadien. Entsprechende Beobachtungen in der Literatur wurden nicht gefunden.

Aussagen zum Dickenwachstums des Mantels sind aus den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit nicht möglich. Die hierzu notwendigen elektronenoptischen Untersuchungsmöglichkeiten standen nicht zur Verfügung.

Fusconi (1983) beschreibt auf der Grundlage elektronenoptischer Daten das Dickenwachstums des Mantels der Ektomykorrhiza von *Tuber melanosporum* an *Cistus incanus*. Nach den Beobachtungen der Autorin geht das Wachstum des Mantels von den inneren Lagen im Bereich der Wurzelspitze aus. Durch das Wachstum der Hyphen in diesem Mantelbereich gelangen nach Fusconi (l.c.) ältere, weiter außen liegende Hyphenlagen zunehmend nach außen und durch das Längenwachstum der Wurzel nach hinten. Diese Angaben stimmen mit der oft beobachteten abweichenden Mantelstruktur im Bereich der Wurzelspitze überein (vergl. auch Agerer 1986 b, Brand & Agerer 1986).

Aufbau des Hartigschen Netzes

Das Hartigsche Netz war in den vorliegenden Untersuchungen zwischen den Rindenzellen meist einlagig (außer bei *Pisolithus tinctorius*, teils bis 3 Lagen). Im subapikalen Bereich fertig

ausgebildeter Mykorrhizen drang es in der Regel bis zur Endodermis vor. Vom Hartigschen Netz umgebene Rindenzellen zeigten, vor allem in älteren Partien der untersuchten Mykorrhizen, mitunter teils kugelige Einstülpungen des Pilzes in das Lumen der Zelle (*Amphinema byssoides*, *Cenococcum geophilum*, *Lactarius mitissimus*). Aussagen über den Zustand der hiervon betroffenen Rindenzellen waren aufgrund der verwendeten Präparationstechniken nicht möglich. Duddridge & Read (1984 a) beschreiben ähnliche Strukturen an Mykorrhizen von *Pinus contorta*. Mit dem Eindringen des Pilzes in die Rinde und der Bildung des Hartigschen Netzes wurde stets eine Braunfärbung der betroffenen Rindenpartien beobachtet. Diese Verfärbung der Rinde wurde vermutlich durch Tanninzellen verursacht welche in den Längsschnitten der Mykorrhizen in der Regel erst mit der Bildung des Hartigschen Netzes beobachtet werden konnten.

Das Eindringen des Hartigschen Netzes in die Rinde entsprach in den vorliegenden Untersuchungen Beobachtungen von Marks & Foster (1973). Danach dringt das Hartigsche Netz langsam von außen in den von den Autoren als "mycorrhizal infection zone" bezeichneten Bereich bis zur Endodermis vor (Vergl. auch Nylund & Unestam 1982).

Für die Reaktionen der Rindenzellen während der Bildung des Hartigschen Netzes finden sich in der Literatur widersprüchliche Angaben. Piche et al. (1983) untersuchten die Bildung der Mykorrhiza von *Pisolithus tinctorius* an *Pinus strobus*. Während der Bildung des Hartigschen Netzes beobachteten die Autoren Veränderungen in den Rindenzellen zwischen den eindringenden Hyphen. In diesen Zellen zeigten sich Vakuolen mit elektronenoptisch dichtem Material sowie ein granuläres Cytoplasma. Im Endstadium der von Piche et al. (l.c.) beschriebenen Mykorrhizierung wurden die Rindenzellen durch ein mehrlagiges Hartigsches Netz voneinander getrennt und das Cytoplasma wurde nekrotisch. Duddridge & Read (1984 b) konnten hingegen in Untersuchungen an *Pinus contorta* keine cytoplasmatischen Änderungen in den Rindenzellen mykorrhizierter Kurzwurzeln gegenüber Rindenzellen nicht mykorrhizierter Kurzwurzeln feststellen. Auch Nylund & Unestam (1982) fanden in den Rindenzellen mykorrhizierter Fichtenwurzeln keine Unterschiede im Vergleich zu nicht mykorrhizierten Wurzeln oder Abwehrreaktionen der Pflanze gegen den eindringenden Pilz.

Metacutinisierte Schichten

In der vorliegenden Arbeit konnten in der Rinde der mykorrhizierten Wurzeln mehrfach metacutinisierte Lagen beobachtet werden. Diese waren teils mit einem perlschnurartigen Wachstum der Kurzwurzeln sowie teils mit dem Beginn oder dem Ende einer Infektion der Rinde durch den Mykorrhizapilz verbunden. Die Ursache für die Bildung dieser Strukturen in den untersuchten Ektomykorrhizen ist unklar. In der Literatur finden sich hierzu unterschiedliche Angaben.

Nach Meyer (1984) bilden sich die beobachteten metacutinisierten Schichten während der Einstellung des Längenwachstums der Kurzwurzel. Die damit oft verbundene perlschnurartige Gestalt

mancher Feinstwurzeln führt der Autor auf periodische Wachstumsschübe zurück. James et al. (1978) finden eine strenge Korrelation zwischen dem Auftreten perlschnurartiger Wurzeln und dem Gehalt an Aluminium in den Nadeln von *Picea sitchensis*. Sie vermuten eine Störung der Phosphataufnahme durch Aluminium in der Wurzel als Ursache für das Auftreten des perlschnurartigen Wachstums. Die metacutinisierten Schichten verhindern nach Robertson (1954) ein weiteres Vordringen des Pilzes innerhalb der Rinde und scheinen nach Marks & Foster (1973) teils auf einen Wechsel des Pilzpartners zurückzuführen zu sein.

Entwicklung im Bereich der abziehenden Elemente

In den hier untersuchten Synthesen bildete sich teilweise der anfänglich oft vorhandene Hyphenschleier um die Mykorrhiza im Laufe der Entwicklung bis auf wenige abziehende Hyphen zurück. Die Differenzierung von Rhizomorphen aus den abziehenden Hyphen konnte in der Regel erst in späteren Entwicklungsstadien beobachtet werden.

Read et al. (1985) untersuchten die Mykorrhizen von *Suillus bovinus* an *Pinus sylvestris* in Wurzelkammern. Die Autoren fanden entsprechend den oben dargelegte Beobachtungen makroskopisch sichtbare Hyphenstränge erst nach drei bis vier Wochen. Diese hatten sich nach den Autoren in dem zunächst vorhandenen Hyphenfächer durch Zusammenlagerung paralleler Hyphen gebildet.

Wachstumsgeschwindigkeit, Alter

Die festgestellten Wachstumsgeschwindigkeiten erlauben nur eine Abschätzung des Alters der in ihrer Anatomie dargestellten Wurzelpartien. Ein Vergleich zwischen den einzelnen Mykorrhizapilzen ist nicht möglich, da das festgestellte Wachstum vor allem vom Substrat und der Vitalität der Pflanze abhängig war. Diese Parameter waren nur in wenigen Fällen für die verschiedenen Pilzarten identisch. Die größte Wachstumsrate konnte mit 200 $\mu\text{m}/\text{Tag}$ für *Laccaria bicolor* festgestellt werden. In Vergleichen des Wachstums von Seitenenden der Mykorrhizen mit den Hauptachsen ergab sich für die Seitenenden meist ein geringeres sowie zeitlich begrenztes Wachstum. Ein Teil der Wachstumsverzögerungen gegen Ende der Untersuchungsreihen ist möglicherweise durch die Untersuchungen selbst, wie etwa eine Erhitzung durch die Beleuchtung während der photographischen Aufnahmen, zurückzuführen.

In der Literatur finden sich erste Untersuchungen zur Wachstumsgeschwindigkeit von Mykorrhizen bei Frank (1888). Er stellte an Buche im Freiland über einen Zeitraum von viereinhalb Monaten einen maximalen Zuwachs von 2 mm fest, was einer durchschnittlichen Wachstumsgeschwindigkeit von etwa 15 $\mu\text{m}/\text{Tag}$ entspricht. Chilvers & Gust (1982 b) untersuchten an *Eucalyptus stjohnii* das Wachstum der Wurzeln sowie der Mykorrhizen von *Pisolithus tinctorius*. Die Wachstumsrate nicht infizierter Wurzeln war in diesen Untersuchungen um das Fünffache höher als das

das mykorrhizierter Wurzeln. Die von Chilvers & Gust (1982 b) festgestellten Werte für das Wachstum von Mykorrhizen entsprechen mit 78 $\mu\text{m}/\text{Tag}$ für Mykorrhizen zweiter Ordnung und 23 $\mu\text{m}/\text{Tag}$ für Mykorrhizen dritter Ordnung in ihrer Größenordnung den in dieser Arbeit gefundenen Maximalwerten für *Pisolithus tinctorius* an Fichte. Die von Chilvers & Gust (1982 b) untersuchten Mykorrhizen an Eucalyptus zeigten eine geringere Abnahme der Wachstumsgewindigkeit mit zunehmendem Alter der Mykorrhiza als in den hier dargestellten Untersuchungen an *Picea abies*. Die Ursache für diese Abweichung ist vermutlich in den unterschiedlichen Baumpartnern sowie den Kultivierungsbedingungen zu suchen.

Das Meristem und dessen Zellteilungsrate in mykorrhizierten Wurzeln untersuchte Clowes (1981). Der Autor stellte an Mykorrhizen von *Fagus sylvatica* im Unterschied zu nicht infizierten Wurzeln eine mit dem langsameren Wachstum der Mykorrhizen verbundene geringere Zellteilungsrate sowie eine geringere Anzahl meristematischer Zellen fest.

Für die Lebensdauer einzelner Mykorrhizen nimmt Frank (1888) einen Zeitraum von mindestens 2 Vegetationsperioden an. Laiho & Mikola (1964) vermuten für Mykorrhizen eine Lebensdauer von 3 - 4 Jahren, für einzelne Rindenzellen von höchstens 2 Vegetationsperioden. In den hier durchgeführten Untersuchungen konnten keine derartig langen Zeiträume erfaßt werden. Die maximale Beobachtungsdauer für einzelne Mykorrhizen beschränkte sich auf drei Monate.

BELASTUNGSEXPERIMENTE

Langzeitversuch

Im Rahmen eines interdisziplinären Forschungsprojekts sollte in einem, eine gesamte Vegetationsperiode umfassenden Expositionsexperiment die aufgrund von Freilandbeobachtungen vermutete Schädigung von Ozon und saurem Nebel auf *Picea abies* unter kontrollierten Bedingungen untersucht werden. Die hierzu verwendeten Stecklinge stammten aus einer Baumschule in Südbayern und waren in Böden aus Waldschadensgebieten verpflanzt worden. Die Wurzeln der eingesetzten Fichtenstecklinge waren bis zum Ende des Experiments zum überwiegenden Teil durch Pilze aus der Baumschule mykorrhiziert. Nur für eine sporadisch auftretende Ektomykorrhizaart (*Piceirhiza chordata*) konnte eine Herkunft aus dem verwendeten Substrat wahrscheinlich gemacht werden.

Der teils als Substrat verwendete Bv-horizont einer sauren Braunerde aus Granit scheint für die Bildung von Mykorrhizen wenig geeignet (Weiss & Agerer 1986). So stellt bereits Frank (1888) eine Verbreitung der Mykorrhizen vorwiegend in der Humusschicht des Bodens fest. Der Autor berichtet auch von einer Verpflanzung vollständig mykorrhizierter Buchensämlinge aus humusreichem in humusfreies Substrat. Die nach der Verpflanzung in dem humusfreien Substrat neugebildeten Wurzeln waren in den Untersuchungen von Frank (l.c.) weitgehend pilzfrei.

In Untersuchungen der Population der Ektomykorrhizen konnten keine Reaktionen auf die applizierten Umweltschadstoffe festgestellt werden. Hingegen wurde mitunter eine deutliche Abhängigkeit des Auftretens verschiedener Mykorrhizen vom verwendeten Substrat beobachtet. Eine ausführliche Darstellung der Ergebnisse findet sich bei Blaschke & Weiss (in prep.).

Wurzelkammern

An einjährigen Fichtensämlingen sollte die Reaktion des Wurzelwachstums und der Mykorrhizierung auf die Belastung mit Ozon und saurem Nebel untersucht werden. Eine Erfassung der Verzweigungsdichte des Wurzelsystems war aus Zeitgründen nicht möglich.

Während des gesamten Experiments konnte keine Bildung von Mykorrhizen an den Wurzeln beobachtet werden. Die Untersuchung eventueller Reaktionen in der Mykorrhizierung auf die applizierten Schadstoffe war daher nicht möglich. Eine der Ursachen für die fehlende Mykorrhizierung ist vermutlich in dem schnellen Wachstum der Wurzeln zu suchen. So berichten Chilvers & Gust (1982 b) von entsprechenden Beobachtungen an Eucalyptus. Eine weitere Ursache läßt sich aus den Beobachtungen während des Experiments vermuten. Die aus der Baumschule an den Sämlingen vorhandenen Mykorrhizapilze zeigten unter den veränderten Substratbedingungen kein oder nur ein sehr mäßiges Wachstum und andere, an diese Substratbedingungen angepaßte Mykorrhizapartner waren nicht verfügbar.

Das an den Wurzeln untersuchte Wachstum sowie die Biomassen von Sproß und Wurzel und das Sproß/Wurzel-Verhältnis zeigten in keinem Fall eine signifikante Reaktion auf die Belastung mit Ozon und saurem Nebel. Auch die bei Verwendung von zwei unterschiedlichen Substraten erfaßte Verteilung der Wurzeln auf die beiden Substrate zeigte keine Veränderung durch die Schadstoffbelastung.

Für die Biomassen und das Wachstum der Wurzeln konnte teils eine deutlich Substratabhängigkeit festgestellt werden. So ergab sich im Vergleich des Wurzelwachstums in den Substraten 4 und 5 als Reaktion auf die unterschiedliche Zumischung von verrottetem Holz (20% vol. bzw. 50% vol.) ein signifikant ($P = 0,025$) geringeres Wurzelwachstum in Substrat 5. Die Ursache hierfür liegt vermutlich in dem in Substrat 5 weiteren C/N-Verhältnis. So fand Meyer (1985) in Untersuchungen des Wachstums von Fichtensämlingen in Oberboden mit unterschiedlicher Zumischung von Sägespänen ein optimales Wachstum für 12% vol. Sägespäne. Eine erhöhte Zumischung von Sägespänen (24% vol. und 48% vol.) führte wie in den vorliegenden Untersuchungen zu einem geringeren Wurzelwachstum. Als Ursache hierfür nimmt Meyer (l.c.) die mit zunehmendem Holzanteil schlechtere Verfügbarkeit des Stickstoffs für die Pflanze an.

Eine substratabhängige Verteilung der Wurzelbiomassen fand sich auch für Verwendung der Substrate 4 und 6 in den Wurzelkammern. Gegenüber Substrat 4 war die Wurzelbiomasse in Substrat 6 signifikant ($P = 0.05$) erhöht. Eine Erklärung dieser Verteilung der Wurzeln ist auf der Grundlage der erhobenen bodenkundlichen Daten nicht möglich. Diese Daten waren in erster Linie als Vergleichsgrundlage für spätere Untersuchungen erhoben worden.

Nach den ermittelten Nährelementgehalten war eine höhere Wurzelbiomasse in dem besser versorgten Substrat 4 zu erwarten. So fanden Kern et al. (1961) in Untersuchungen zur Verteilung von Fichtenwurzeln im Boden eine Korrelation mit der Nährstoffversorgung der einzelnen Bodenhorizonte. Entsprechende Angaben finden sich bei Schmidt-Vogt (1977) sowie Köstler et al. (1968). Auch der Humusgehalt in Substrat 4 hätte eine höhere Wurzelbiomasse in diesem Substrat erwarten lassen (Schmidt-Vogt 1977, Köstler et al. 1968). Die Ursache für die beobachteten Unterschiede sind vermutlich in Faktoren zu suchen, welche in diesem Experiment nicht untersucht werden konnten. So waren weder der Wassergehalt der Substrate noch die für das Wachstum von Fichtenwurzeln wichtige Sauerstoffversorgung (Schmidt-Vogt 1977, Köstler et al. 1968) erfaßt worden.

Inokulation mit definierten Mykorrhizapilzen

Mit definierten Mykorrhizapilzen wurde die Reaktion von Ektomykorrhizen an *Picea abies* auf applizierte Umweltschadstoffe untersucht. In einem sich über 35 Tage erstreckenden Experiment sollte die Reaktion auf eine Belastung mit 800 ppb Ozon erfaßt werden. Nach Turner et al. (1973) dringt Ozon nicht in den Boden ein. Eine Wirkung auf die eingesetzten Sämlinge war daher nur über die oberirdischen Organe möglich. Die in dem Versuch eingesetzten und mit *Thelephora terrestris* mykorrhizierten Fichtensämlinge zeigten zum Ende des Experiments deutliche Ozonschäden an den Nadeln. Eine einheitliche Reaktion der im Wurzelraum untersuchten Parameter konnte hingegen nicht festgestellt werden. Hierfür war die Dauer der Exposition von 35 Tagen vermutlich zu kurz.

In einem sich über 80 Tage erstreckenden Experiment sollte die Reaktion von definierten Ektomykorrhizen an *Picea abies* auf sauren Nebel und Ozon untersucht werden. Von mehreren angesetzten Systemen waren zum Ende des Experiments nur zwei für eine statistische Auswertung zugänglich. Hierbei zeigte sich für *Fagirhiza rosea* und *Thelephora terrestris* unter Belastung eine Reduktion der Mykorrhizafrequenz. Diese war jedoch nur für *Thelephora terrestris* auf Substrat 3 signifikant ($P = 0,05$). Für die Wurzelverzweigung und die Gesamtwurzellänge der mit *Fagirhiza rosea* mykorrhizierten Fichtensämlinge konnte keine Reaktion auf die applizierten Schadstoffe festgestellt werden. Die mit *Thelephora terrestris* mykorrhizierten Sämlinge hingegen zeigten unter Belastung mit Ozon und saurem Nebel einen Rückgang der Anzahl der Wurzelspitzen bezogen auf die Wurzellänge. Dieser Rückgang war jedoch auf keinem der verwendeten Substrate (2 und 3) signifikant. Die Gesamtlänge des Wurzelsystems war unter Schadstoffapplikation auf Substrat 2 signifikant erhöht während auf Substrat 3 keine Reaktion feststellbar war.

Entsprechend den in dieser Arbeit beobachteten Veränderungen stellten Reich et al. (1986) einen signifikanten Rückgang der Anzahl der Kurzwurzeln sowie der prozentualen Mykorrhizierung von *Pinus strobus* unter Belastung mit saurem Regen (SO_4^{--} , NO_3^-) fest. Die Ursache für die beobachteten Veränderungen vermuten Reich et al. (1986) in der durch den sauren Nebel verbesserten

Stickstoffversorgung der Pflanzen welche sich auch in einer Stimulierung von Photosynthese und Wachstum auswirkte. Eine entsprechende Verbesserung der Stickstoffversorgung war in den vorliegenden Untersuchungen aufgrund der Ansäuerung des applizierten Nebels mit SO_4^{--} nicht gegeben.

Die Wirkung von mit SO_4^{--} angesäuertem Niederschlag (pH 3.0) auf die Mykorrhizapopulation und das Wurzelsystem von *Pinus sylvestris* untersuchten Dighton et al. (1986). Die Autoren erfaßten die Zusammensetzung der Population der Mykorrhizapilze und stellten unter Belastung einen starken Rückgang zweier Ektomykorrhizatypen fest. Dighton et al. (l.c.) führen diesen Rückgang auf eine erhöhte Empfindlichkeit der beiden Ektomykorrhizatypen gegen toxisches Aluminium und Mangan zurück. In dem mit saurem Niederschlag behandelten Substrat beobachteten die Autoren eine erhöhte Mobilisierung dieser Elemente. Eine entsprechende Ursache kann auch für den in dieser Arbeit festgestellten Rückgang der Mykorrhizafrequenz nicht ausgeschlossen werden, da ein Teil des applizierten Nebels durch die nicht dicht verschlossenen Petrischalen ins Substrat gelangte. Dighton et al. (l.c.) ermittelten als weiteren Parameter die Anzahl der Wurzelspitzen pro Bodenhorizont. Im oberen Horizont der untersuchten Böden fanden die Autoren, entsprechend den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit, unter Belastung eine reduzierte Anzahl an Wurzelspitzen. Die Autoren führen diese Unterschiede auf den Rückgang der beiden oben genannten Mykorrhizatypen zurück.

Die Wirkung von Ozon auf die Mykorrhizierung von *Pinus strobus* untersuchten Reich et al. (1986). In einem dreimonatigen Experiment zeigte sich für zunehmende Belastung mit Ozon ab einer Konzentration von 50 ppm h ein Rückgang von prozentualer und absoluter Anzahl der Mykorrhizen. Diese Ergebnisse stimmen mit den in der vorliegenden Arbeit dargestellten Beobachtungen überein. Die Autoren nehmen einen Einfluß des Ozon auf den Metabolismus der Pflanze an und beobachteten unter Ozonbelastung einen geringeren Transport von Kohlenhydraten in die Wurzel. Darin sehen Reich et al. (l.c.) die Ursache für die beobachteten Veränderungen.

Der in den vorliegenden Untersuchungen beobachtete Rückgang der Verzweigungsintensität wird in Freilanduntersuchungen oft mit durch Luftschadstoffe verursachten Waldschäden in Verbindung gebracht (Liss et al. 1984, Schütt et al. 1983, Blasius et al. 1985, Meyer 1987). Blasius et al. (1985) untersuchten die Verzweigung des Wurzelsystems von *Picea abies* in Abhängigkeit vom Schädigungsgrad der Pflanzen. Die Autoren nehmen danach Werte von unter 1 oder über 3 Seitenwurzeln pro Zentimeter Langwurzel als ungünstig für das Wachstum an. Die in den vorliegenden Untersuchungen festgestellten Werte für die Verzweigungsintensität wären dementsprechend als günstig einzustufen. Meyer (1987) hält dieses Bemühen, charakteristische Grenzwerte für die Verzweigungsdichte festzulegen, für wenig erfolgversprechend, da dieser Wert nach Meyer (l.c.) stark von der Standortsbonität abhängt.

E. ZUSAMMENFASSUNG

- In der vorliegenden Arbeit werden mehrere Inokulationsmethoden zur Synthese der Ektomykorrhizen von zwölf Pilzarten an *Picea abies* untersucht. Abgesehen von den beiden Pilzarten *Amanita muscaria* und *Xerocomus badius* werden die so synthetisierten Ektomykorrhizen ausführlich charakterisiert. Für acht der untersuchten Ektomykorrhizen sind die Pilzpartner bekannt: *Amphinema byssoides*, *Cenococcum geophilum*, *Dermocybe cinnamomea*, *Laccaria amethystina*, *L. bicolor*, *Lactarius mitissimus*, *Pisolithus tinctorius* und *Thelephora terrestris*. Die beiden Ektomykorrhizen *Fagihiza rosea* und *Piceirhiza nigra* werden von bislang unbekannten Pilzpartnern gebildet.
- Für die charakterisierten Ektomykorrhizen wurden ein binärer Bestimmungsschlüssel sowie ein synoptischer Bestimmungsschlüssel erarbeitet.
- Vergleiche der synthetisierten Mykorrhizen mit den von den untersuchten Pilzen im Freiland gebildeten Ektomykorrhizen zeigten eine weitgehende Übereinstimmung in den erfaßten Merkmalen.
- Von den in Synthese gebildeten Ektomykorrhizen werden sieben ausführlich in ihrer Ontogenie dargestellt. Hierbei konnte als Ausgangspunkt der Entwicklung eine Infektion der Kurzwurzel im subapikalen Bereich festgestellt werden. Der vom Pilz infizierte Teil der Kurzwurzel war hierbei, wie auch in späteren Entwicklungsstadien, in der Regel verdickt. In folgenden Stadien umschloß eine dicker werdende plectenchymatische Hülle auch die Wurzelspitze und parallel dazu begann die Ausbildung des Hartigschen Netzes. Erst in späten Entwicklungsstadien zeigten sich typische Mantelstrukturen, wie Cystiden oder ein Pseudoparenchym, und es begannen sich Rhizomorphen zu differenzieren.
- Das Wachstum der in Kultur genommenen Ektomykorrhizen konnte in ersten, orientierenden Untersuchungen erfaßt und an den Arten *Lactarius mitissimus* und *Pisolithus tinctorius* exemplarisch dargestellt werden.
- In Expositionsversuchen wurde die Reaktion des Wurzelsystems und der Mykorrhizen von *Picea abies* auf Belastung mit Umweltschadstoffen untersucht.

An 4jährigen Fichtenstecklingen wurde in einem sich über eine Vegetationsperiode erstreckenden Experiment die Mykorrhizapopulation untersucht und zwei gefundenen Mykorrhizen, *Piceirhiza chordata* und *P. spinifera*, charakterisiert. Der überwiegende Teil der gefundenen Mykorrhizen schien aus den Anzuchtbeeten der Baumschule zu stammen. Für *Piceirhiza chordata* konnte eine Herkunft aus dem verwendeten Pflanzsubstrat wahrscheinlich gemacht werden. Die eingesetzten Substrate zeigten eine deutliche Wirkung auf die

auf die Häufigkeit einiger Mykorrhizen. Eine Reaktion der Mykorrhizapopulation auf das während des Experiments applizierte Ozon sowie den sauren Nebel konnte hingegen nicht festgestellt werden.

Die Reaktion des Wurzelwachstums in verschiedenen Substraten auf Belastung mit Ozon und saurem Nebel wurde an einjährigen Fichtensämlingen untersucht. Eine Veränderung im Wurzelzuwachs aufgrund der applizierten Umweltschadstoffe konnte nicht gefunden werden. Hingegen wurde teils eine signifikante Abhängigkeit des Wachstums der Wurzeln vom verwendeten Substrat festgestellt.

Mit an Fichtensämlingen in Synthese gebildeten Mykorrhizen von *Thelephora terrestris* und *Fagihiza rosea* wurden die Reaktionen auf die Belastung mit Ozon und saurem Nebel untersucht. Es zeigte sich unter Schadstoffbelastung ein teils signifikanter Rückgang der Mykorrhizafrequenz und, für die mit *Thelephora terrestris* mykorrhizierten Sämlinge, teils eine signifikante Zunahme der Gesamtwurzellänge. Ein beobachteter Rückgang der Anzahl der Wurzelspitzen bezogen auf die Wurzellänge war nicht signifikant.

In einem weiteren Belastungsexperiment konnten, vermutlich aufgrund einer zu kurzen Expositionszeit, an den untersuchten Fichtensämlingen keine einheitlichen Reaktionen des Wurzelsystems und der Mykorrhizen auf die Applikation von 800 ppb Ozon festgestellt werden.

F LITERATUR

- Agerer, R. (1986 a): Studies on ectomycorrhizae II. Introducing remarks on characterization and identification. *Mycotaxon* 24: 473 - 492.
- Agerer, R. (1986 b): Studies on ectomycorrhizae III. Mycorrhizae formed by four fungi in the genera *Lactarius* and *Russula* on spruce. *Mycotaxon* 27: 1 - 59.
- Agerer, R. (1987): Studies on ectomycorrhizae V. Mycorrhizae formed by *Dermocybe cinnamomea* and *D. sanguinea* on spruce. *Nova Hedwigia* 44(1 - 2): 69 - 89.
- Agerer, R. (1988): Studies on ectomycorrhiza XVII. The ontogeny of the ectomycorrhizal rhizomorphs of *Paxillus involutus* and *Thelephora terrestris* (Basidiomycetes). *Nova Hedwigia* 47.
- Agerer, R. & Weiss, M. (1988): Studies on ectomycorrhizae XX. Mycorrhizae formed by *Thelephora terrestris* on Norway spruce. *Mycologia* (subm.).
- Alexander, I. J. (1981): *Picea sitchensis* and *Lactarius rufus* mycorrhizal assoziation and its effects on seedling growth and development. *Trans. Br. mycol. Soc.* 76: 417 - 423.
- Alexander, I. J. (1983): The significance of ectomycorrhizas in the nitrogen cycle. In: Lee, Neill & Rorison (eds.) - Nitrogen as an ecological factor. 22nd Symp. Br. Ecol. Soc. 1981 (Blackwell Oxford): 69 - 93.
- Ashton, D. H. (1976): Studies of the mycorrhizae of *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Aust. J. Bot.* 27: 723 - 741
- Benecke, U. & Göbl, F. (1974): The influence of different mycorrhizae on growth, nutrition and gas-exchange of *Pinus mugo* seedlings. *Plant and Soil* 40: 21 - 32.
- Björkmann, E. (1942): Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. Uppsala: A. - B. Lundequistska Bokhandeln (1. Distribution).
- Blaschke, H. (1985): Wurzelschäden und Waldsterben: Degradationserscheinungen an Feinwurzeln und Mykorrhizen. *Proc, Int. Workshop Mykorrhiza Res. Vienna.*
- Blaschke, H. (1987): Vorkommen und Characterisierung der Ektomycorrhizaassoziation *Tuber puberulum* mit *Picea abies*. *Z. Mycol.* 53(2): 283 - 288.
- Blasius, D., Kottke, I. & Oberwinkler, F. (1985): Zur Bewertung der Güte von Fichtenwurzeln geschädigter Bestände. *Forstw. Cbl.* 104: 318 - 325.

- Brand, F. & Agerer, R. (1986): Studien an Ektomykorrhizen VIII. Die Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis*, *Lactarius vellereus* und *Laccaria amethystina* an Buche. Z. Mykol. 52 (2): 287 - 320.
- Brand, F. & Agerer, R. (1988): Studien an Ektomykorrhizen XIII. Drei häufige Ektomykorrhizen der Buche (*Fagus sylvatica* L.). Charakterisierung und unsterile Kultivierung von Buchenmykorrhizen. Sydowia 40: 1 - 37.
- Brownlee, C., Duddridge, J. A., Malibari, A. & Read, D. J. (1983): The structure and function of mycelial systems of ectomycorrhizal roots with special reference to their role in forming inter - plant connections and providing pathways for assimilate and water transport. Plant and Soil 71: 433 - 443.
- Butin, H. (1983): Krankheiten der Wald- und Parkbäume. Thieme Verlag, Stuttgart.
- Caprez, G., Fischer, F., Stadler, F. & Weiersmüller, R. (1987): Wald und Luft. Verlag Paul Haupt, Bern und Stuttgart.
- Chakravarty, P. & Unestam, T. (1986): Role of mycorrhizal fungi in protecting damping-off of *Pinus sylvestris* L. seedlings. In: V. Gianinazzi-Pearson & S. Gianinazzi. Physiological and genetical aspects of mycorrhizae. INRA, Paris.
- Chilvers, G. A. & Gust, L. W. (1982 a): The development of mycorrhizal populations of pot-grown seedlings of *Eucalyptus st-johnii* R. T. Bak. New Phytol. 90: 677 - 699.
- Chilvers, G. A. & Gust, L. W. (1982 b): Comparisons between the growth rates of mycorrhizas, uninfected roots and a mycorrhizal fungus of *Eucalyptus st-johnii* R. T. Bak. New Phytol. 91: 453 - 466.
- Chu-Chou, M. & Grace, L. J. (1983): Characterization and identification of mycorrhizas of *Radiata* pine in New Zealand. Austral. Forest. Res. 13: 121 - 132.
- Clowes, F. A. L. (1951): The structure of mycorrhizal roots of *Fagus sylvatica*. New Phytol. 50: 1 - 16.
- Clowes, F. A. L. (1981): Cell proliferation in ectotrophic mycorrhizas of *Fagus sylvatica*. New Phytol. 87: 547 - 555.
- Dighton, J., Skeffington, R. A. & Brown, K. A. (1986): The effects of sulphuric acid (pH 3) on roots and mycorrhizas of *Pinus sylvestris*. In: V. Gianinazzi-Pearson & Gianinazzi. Physiological and Genetical Aspects of Mycorrhizae. INRA, Paris.
- Dennis, R. W. G. (1981): British ascomycetes. J. Cramer, Vaduz.
- Dominik, T. (1969): Key to Ectotrophic Mycorrhizae. Folia Forest. Polon. Ser. A, 15: 309 - 328.

- Duddridge, J. A., Malibari, A. & Read, D. J. (1980): Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with reference to their role in water transport. *Nature* 287: 834 - 836.
- Duddridge, J. A. & Read, D. J. (1984 a): The development and ultrastructure of ectomycorrhizas I. Ectomycorrhizal development on pine in the field. *New Phytol.* 96: 565 - 573.
- Duddridge, J. A. & Read, D. J. (1984 b): The development and ultrastructure of ectomycorrhizas II. Ectomycorrhizal development of Pine in vitro. *New Phytol.* 96: 575 - 582.
- Duddridge, J. A. & Read, D. J. (1984 c): Modification of the host-fungus interface in mycorrhizas synthesized between *Suillus bovinus* (Fr.) O. Kuntz and *Pinus sylvestris* L. *New Phytol.* 96: 583 - 588.
- Ehrendorfer, F. (1978): *Spermatophyta*. In: *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*, begr. von E. Strasburger - 31. Aufl. Stuttgart, New York.
- Fassi, B. & Fontana, A. (1966): Researches on ectotrophic mycorrhizae of "*Pinus strobus*" in Nurseries. II. Mycorrhizae of *Thelephora terrestris* Ehrh. ex Fries, of *Laccaria laccata* (Scop.) Berk. et Br. and of *Hebeloma mesophaeum* Pers. ex Fries. *Allionia* 12: 47 - 53.
- Fassi, B. & Vecchi, E. de (1962): Researches in ectotrophic mycorrhizae of "*Pinus strobus*" in nurseries. *Allionia* 8: 133 - 152.
- Ferrier, R. C. & Alexander, I. J. (1985): Persistence under field conditions of excised fine roots and mycorrhizas of spruce. *Ecological Interactions in Soil. spec. Publ.* 4: 175 - 179.
- Fontana, A. (1961): *Micorrize dei Pioppi*. *Allionia* 7: 87 - 129.
- Fortin, J. A., Piche, Y. & Lalonde, M. (1980): Technique for the observation of early morphological changes during ectomycorrhiza formation. *Can. J. Bot.* 58: 361 - 365.
- Foster, R. C. & Marks, G. C. (1966): The fine structure of the mycorrhizas of *Pinus radiata* D. Don. *Austral. J. Biol. Sci.* 19: 1027 - 1038.
- Frank, B. (1888): Ueber die physiologische Bedeutung der Mykorrhiza. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 6: 248 - 269.
- Fusconi, A. (1983): The development of the fungal sheath on *Cistus incanus* short roots. *Can. J. Bot.* 61: 2546 - 2553.
- Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München (1987): Bericht 26/87 - Die Rolle von Photooxidation und anderer Spurensstoffen in der Atmosphäre im Zusammenhang mit den neuartigen Waldschäden im Alpenraum. Neuherberg.

- Gesellschaft für Strahlen- und Umweltforschung München (1988): Bericht 17/88 - Verteilung und Wirkung von Photooxidantien im Alpenraum. Neuherberg.
- Gisin, H. (1960): Collembolenfauna Europas. Museum D' Histoire Naturelle, Geneve.
- Godbout, C. & Fortin, J. A. (1985): Synthesized ectomycorrhizae of aspen: fungal genus level of structural characterization. Can. J. Bot. 63: 252 - 262.
- Grenville, D. J., Peterson, R. L. & Ashford, A. E. (1986): Synthesis in growth pouches of mycorrhizae between *Eucalyptus pilularis* and several strains of *Pisolithus tinctorius*. Austral. J. Bot. 34: 95 - 102.
- Gronbach, E. (1988): Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen in einem Fichtenbestand mit Untersuchungen zur Merkmalsvariabilität in sauer beregneten Flächen. Bibl. Mycol. 125: 1 - 216, tt.
- Harley, J. L. & Smith, S. E. (1983): Mycorrhizal symbiosis. Academic Press. London, New York.
- Harvey, A. E., Larsen, N. J. & Jurgensen, M. F. (1976): Distribution of ectomycorrhizae in a mature douglas-fir/larch forest soil in western Montana. Forest Sci. 22: 393 - 398.
- James, H., Court, M. N., MacLeod, D. A. & Parsons, J. W. (1978): Relationships between growth of sitka spruce (*Picea sitchensis*), soil factors and mycorrhizal activity on basaltic soils in western scotland. Foresty 51, 2: 105 - 119.
- Jülich, W. (1984): Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. In: Gams, Kleine Kryptogamenflora. 2B(1). Fischer, Stuttgart.
- Keller, T. (1983): Oekophysiologische Folgen niedriger aber langdauernder SO₂ - Konzentrationen für Waldbaumarten. GSF - Bericht A3/83: 31 - 47.
- Kern, K. G., Moll, W. & Braun, H. J. (1961): Wurzeluntersuchungen in Rein- und Mischbeständen des Hochschwarzwaldes (Vfl. Todtmoos 2/I-IV). Allg. Forst- u. Jagdzeitung 132: 241 - 260.
- Kidston, R. & Lang, J. H. (1921): On old red sandstone plants showing structure, from rhynie chertbed, Aberdeenshire. Part V. Trans. of the Roy. Soc. Edinburgh 52: 855 - 902.
- Köstler, J. N., Brückner, E. & Biebelriether H. (1968): Die Wurzeln der Waldbäume. Paul Parey. Hamburg und Berlin.
- Kottke, I. (1986): Charakterisierung und Identifizierung von Mykorrhizen. In: Einsele, G. (Ed.): Das Landschaftsökologische Forschungsprojekt Naturpark Schönbuch. DFG - Forschungsbericht, Weinheim: 463 - 480.

- Kottke, I., Guttenberger, M., Hampp, R. & Oberwinkler, F. (1987): An in vitro method for establishing mycorrhizae in coniferous tree seedlings. *Trees* 1: 191 - 194.
- Kottke, I. & Oberwinkler, F. (1986): Root - fungus interactions on initial stages of mantle formation and Hartig net establishment in mycorrhizas of *Amanita muscaria* on *Picea abies* in pure culture. *Can. J. Bot.* 64, 10: 2348 - 2354.
- Laiho, O. & Mikola, P. (1964): Studies on the effect of some eradicants on mycorrhizal development in forest nurseries. *Acta Forest. Fenn.* 77: 1 - 33.
- Liss, B., Blaschke, H. & Schütt, P. (1984): Vergleichende Feinwurzeluntersuchungen an gesunden und erkrankten Altfichten auf zwei Standorten in Bayern - ein Beitrag zur Waldsterbensforschung. *Eur. J. For. Path.* 14: 90 - 102.
- Malloch, D. W., Pirozynski, K. A. & Raven, P. H. (1980): Ecological and evolutionary significance of mycorrhizal symbioses in vascular plants. *Proc. Natl. Acad. USA* 77: 2113 - 2118.
- Marks, G. C. & Foster, R. C. (1973): Structure, Morphogenesis and Ultrastructure of Ectomycorrhizae. In: Marks, G. C. & T. T. Kozlowski (Eds.): *Ectomycorrhizae - Their ecology and physiology*. Academic Press, New York and London.
- Marx, D. H. (1969): The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of pine roots to pathogenic infections. I. Antagonism of mycorrhizal fungi to root pathogenic fungi and soil bacteria. *Phytopathology* 59: 153 - 163.
- Marx, D. H. & Davey, C. B. (1969 a): The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on the resistance of Pine roots to pathogenic infections. III. Resistance of aseptically formed mycorrhizae to infection by *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology* 59: 549 - 558.
- Marx, D. H. & Davey, C. B. (1969 b): The influence of ectotrophic mycorrhizal fungi on resistance of pine roots to pathogenic infections. IV. Resistance of naturally occurring mycorrhizae to infections by *Phytophthora cinnamomi*. *Phytopathology* 59: 559 - 565.
- Massicotte, H. B., Peterson, R. L., Ackerley, C. A. & Piche, Y. (1986): Structure and ontogeny of *Alnus crispa* - *Alpova diplophlaeus* ectomycorrhizae. *Can. J. Bot.* 64: 177 - 192.
- Metzler, B. & Oberwinkler, F. (1987): The in-vitro-mycorrhization of *Pinus sylvestris* L. and its dependence on the pH-value. *Eur. J. For. Path.* 17: 385 - 397.
- Meyer, F. H. (1963): *Laccaria amethystina* (Bolt. ex Fr.) Berk. et. Br., ein zur Mykorrhizabildung an Buche befähigter Pilz. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 76: 90 - 96.

- Meyer, F. H. (1979): Ektomykorrhizen in vermorschten Stämmen von *Tilia*. Mitt. Deutsch. Dendrol. Ges. 71: 223 - 228.
- Meyer, F. H. (1984): Mykologische Beobachtungen zum Baumsterben. Allg. Forstz. 9/10: 212 - 228.
- Meyer, F. H. (1985): Einfluß des Stickstoff - Faktors auf den Mykorrhizabesatz von Fichtensämlingen im Humus einer Waldschadensfläche, Allg. Forstz. 9/10: 208 - 219.
- Meyer, F. H. (1986): Das Waldsterben aus ökologischer Sicht. Automobil-Industrie 4/86: 473 - 483.
- Meyer, F. H. (1987): Der Verzweigungsindex, ein Indikator für Schäden am Feinwurzelsystem. Forstw. Cbl. 106: 84 - 92.
- Moser, M. (1983): Die Röhrlinge und Blätterpilze. In: Gams, Kleine Kryptogamenflora. 2b(2). Fischer, Stuttgart.
- Mullette, K. J. (1976): Studies of Eucalypt mykorrhizas. I. A method of mycorrhiza induction in *Eucalyptus gummifera* (Gaertn. & Hochr.) by *Pisolithus* (Pers.) Coker & Couch. Aust. J. Bot. 24: 193 - 200.
- Nylund, J. E. & Unestam, T. (1982): Structure and physiology of Ectomycorrhizae I. The process of mycorrhiza formation in norway spruce in vitro. New Phytol. 91: 63 - 79.
- Oort, A. J. P. (1981): Nutritional requirements of *Lactarius* species, and cultural characters in relation to taxonomy. Verh. Koninkl. Ned. Akad. Wetensch., Natuurkde. 76: 1 - 95.
- Palenzona, M. (1969): Mycorrhizal synthesis between "*Tuber aestivum*" Vitt., "*Tuber brumale*" Vitt., "*Tuber melanosporum*" Vitt. and seedlings of "*Corylus avellana*" L. Allionia 15: 121 - 131.
- Palenzona, M., Chevalier, G. & Fontana, A. (1972): Mycorrhizal synthesis between the mycelia in culture of "*Tuber brumale*", "*T. melanosporum*", "*T. rufum*", and conifer and broad-leaved seedlings. Allionia 18: 41 - 52.
- Piche, Y., Peterson, R. L., Howarth, M. J. & Fortin, J. A. (1983): A structural study of the interaction between the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius* and *Pinus strobus* roots. Can. J. Bot. 61: 1185 - 1193.
- Read, D. J., Francis, R. & Finlay, R. D. (1985): Mycorrhizal mycelia and nutrient cycling in plant communities. In: Fitter A. H., Ecological interactions in soil: 193 - 217.
- Rehfuess, K. E. (1986): Wirkungen des Fichtenanbaus auf den Boden. In: Schmidt-Vogt, H. (ed.): Die Fichte. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

- Reich, P. B., Stroo, H. F., Schoettle, A. W. & Amundson, R. G. (1986): Acid rain and ozon influence mycorrhizal infection in tree seedlings. *Journal of the Air Pollution Control Association* 36/6: 724 - 726.
- Reiter, I. (1988): Morphologische und biochemische Untersuchungen zur Mykorrhizierung von Fichtenkeimlingen. Diplomarbeit München.
- Robertson, N. F. (1954): Studies on the mycorrhiza of *Pinus sylvestris* I. The pattern of development of mycorrhizal roots and its significance for experimental studies. *New Phytol.* 53: 253 - 283.
- Rose, R. W., Van Dyke, C. G. & Davey, C. B. (1981): Scanning electron microscopy of three types of ectomycorrhizae formed on *Eucalyptus nova-anglica* in the southeastern United States. *Can. J. Bot.* 59: 683 - 688.
- Sampangi, R. & Perrin, R. (1986): Attempts to elucidate the mechanisms involved in the protective effect of *Laccaria laccata* against *Fusarium oxysporum*. In: V. Gianinazzi-Pearson & S. Gianinazzi. *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae*. INRA, Paris.
- Sampangi, R., Perrin, R. & Le Tacon, F. (1986): Disease suppression and growth promotion of norway spruce and douglas-fir seedlings by the ectomycorrhizal fungus *Laccaria laccata* in forest nurseries. In: V. Gianinazzi-Pearson & S. Gianinazzi. *Physiological and genetical aspects of mycorrhizae*. INRA, Paris.
- Scannerini, S. & Palenzona, M. (1967): Researches on ectomycorrhizae of "*Pinus strobus*" in nurseries. III. Mycorrhizae of "*Tuber albidum*" Pico. *Allionia* 13: 187 - 194.
- Schmidt-Vogt, H. (1977): *Die Fichte*. Band 1. Verlag Paul Parey. Hamburg und Berlin.
- Schütt, P., Blaschke, H., Hoque, E., Koch, W., Lang, K. J. & Schuck, H. J. (1983): Erste Ergebnisse einer botanischen Inventur des "Fichtensterbens". *Forstw. Cbl.* 102: 158 - 166.
- Schwerdtfeger, F. (1981): *Die Waldkrankheiten*. Ein Lehrbuch der Forstpathologie und des Forstschutzes. Paul Parey Verlag, Hamburg.
- Singer, R. (1986): *The Agaricales in modern Taxonomy*. Koeltz Scientific Books.
- Steilin, H. (1984): Das Waldsterben - ein Problem der industrialisierten Welt. *Holz-Zentralblatt* 33: 3 - 14.
- Stüttgen, E. (ed.) (1987): Statusseminar zum BMFT - Föderschwerpunkt Ursachenforschung zu Waldschäden. Spezielle Berichte der Kernforschungsanlage Jülich Nr. 413: 1 - 350.

- Thomas, G. W. & Jackson, R. M. (1979): Sheathing mycorrhizas of nursery grown *Picea sitchensis*. Trans. Br. mycol. Soc. 73(1): 117 - 125.
- Turner, C.; Rich, S. & Waggoner, P. E. (1973): Removal of Ozon by Soil. J. Environ. Quality, Vol. 2, 2: 259 - 264.
- Tyler, G. (1985): Macrofungal flora of Swedish beech forest related to soil organic matter and acidity characteristics. For. Ecol. Management, 10: 13 - 29.
- Uhl, M. (1988): Identifizierung und Charakterisierung von Ektomykorrhizen an *Pinus silvestris* und Ektomykorrhizen aus der Gattung *Tricholoma*. Dissertation München.
- Voiry, P. H. (1981): Morphological classification of oak and beech ectomycorrhiza in the north-east of France. Eur. J. For. Path. 11: 284 - 299.
- Weiss, M. & Agerer, R. (1986): Reaktionen des Wurzelsystems von *Picea abies* (L.) Karst. auf Mineralstoffernährung und auf Belastung des Sprosses mit Ozon und saurem Nebel. Forstw. Cbl. 105: 230 - 233.
- Weiss, M. & Agerer, R. (1988): Studien an Ektomykorrhizen XII. Drei nichtidentifizierte Mykorrhizen an *Picea abies* (L.) Karst. aus einer Baumschule. Eur. J. For. Path. 18: 26 - 43.
- Wilcox, H. E. (1968): Morphological studies of the roots of red pine, *Pinus resinosa*. II. Fungal colonization of roots and the development of mycorrhizae. Amer. J. Bot. 55(6): 686 - 700.
- Yang, C. S. & Wilcox, H. E. (1984): Technique for observation of mycorrhizal development under monoxenic conditions. Can. J. Bot. 62: 251 - 254

Lebenslauf

Am 27. März 1959 wurde ich in Freising geboren. Meine Schulzeit endete 1978 mit dem Erwerb der allgemeinen Hochschulreife (LK: Math. / Phy.). Nach der Ableistung meines Wehrdienstes begann ich ab dem Wintersemester 1979/80 an der Universität München mit dem Studium der Biologie / Diplom. Mit dem Thema: Reaktionen des Wurzelsystems von *Picea abies* (L.) Karst. auf Magnesium - Calcium Düngung und auf Belastung des Sprosses mit Ozon und saurem Nebel erhielt ich im Juli 1986 das Diplom. Daran schloß sich unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. R. Agerer die Anfertigung der vorliegenden Arbeit.