

Zur Mykorrhizaforschung bei Waldbäumen

Von H. BLASCHKE

1 Einleitung

Unter den pflanzlichen Symbiosen ist die Mykorrhiza der Waldbäume, der man auf Grund fossiler Funde ein sehr hohes Alter bescheinigen kann, von großer forstlicher Bedeutung.

Der Begriff *Mykorrhiza*, bereits 1885 von FRANK geprägt, erfaßt histologisch klar nachweisbare Symbiosen. Er steht aber auch für die speziellen Organe, die durch eine definierte Assoziation zwischen Pilzen einerseits und den Feinwurzeln der Gehölzpflanzen andererseits entstehen. Es bilden sich in charakteristischer Weise typisch ausgeformte Kurzwurzeln.

Allein die Koniferen besitzen – so schätzt man – tausendfach verschiedene Mykorrhizaassoziationen, wovon nur etwa 90, dank der durchgeführten Syntheseversuche und durch Bestimmung des Pilzpartners identifiziert werden konnten. Erste richtungweisende Aktivitäten fanden in Skandinavien statt (BJÖRKMANN 1942; MELIN 1954). Derzeit befindet sich der Schwerpunkt der Mykorrhizaforschung in den USA. Ausgehend von der übersichtlich zusammengestellten Arbeit SCHAEDE's (1962), haben die in den zurückliegenden Jahren sporadisch erschienenen deutschen Veröffentlichungen über Gehölzmykorrhizen meist die Form von Sammelreferaten (CERNY 1974; RITTER 1976; MEYER 1977). Grundlegend neue experimentelle Befunde oder Ergebnisse von Freilanduntersuchungen hinsichtlich der Ökologie und Physiologie der Mykorrhiza von Waldbäumen werden kaum mitgeteilt (MEYER und GÖTTSCHE 1971; GÖTTSCHE 1972; BÜCKING 1979). So ist leicht zu verstehen, warum die Gehölzmykorrhizen, besonders für den Laien, eine nur schwer durchschaubare Vielfalt aus Formen und Farben darstellen.

2 Beziehungen Baumwurzel-Symbiont

Das Zustandekommen der Gehölzmykorrhiza läßt sich nach HACSAYLO (1972) wie folgt beschreiben:

Das Wachstum der Pilzhyphen, die aus Sporen oder anderen Verbreitungseinheiten hervorgegangen sind, wird durch Wurzelexudate stimuliert. Wachstumsfaktoren wie z. B. Vitamine sind hier von Bedeutung (MELIN 1954). Ebenso spielt der Gehalt an löslichen Kohlenhydraten in der Wurzel eine wesentliche Rolle (BJÖRKMANN 1942). Die Hyphen umwachsen die Feinwurzeln und bilden einen Pilzmantel. Gleichzeitig wird durch pektinolytische Enzyme das Eindringen der Pilzhyphen zwischen die äußeren Wurzelrindenzellen ermöglicht.

Dieser Vorgang kann zur Bildung eines interzellulären Hyphengeflechtes (HARTIG'sches Netz) führen. Die Tiefe des Eindringens der Pilzhyphen in die Wurzelrinde der Feinwurzeln wird wahrscheinlich von endogenen Inhibitoren kontrolliert.

Verbunden mit der Pilzinfektion sind makromorphologische Veränderungen im Feinwurzelbereich der Waldbäume. Die Pilz- oder Kurzwurzeln sind meist einfach oder monopodial verzweigt. Sie können aber auch eine pyramidale Form annehmen wie z. B. bei der Weiß-

tanne. Andere Mykorrhizen haben eine dichotome Form. Dies führt unter Umständen zu einer koralloiden Mykorrhiza, wie man sie bei anderen Pinaceen beobachten kann (vgl. Abb. 1).

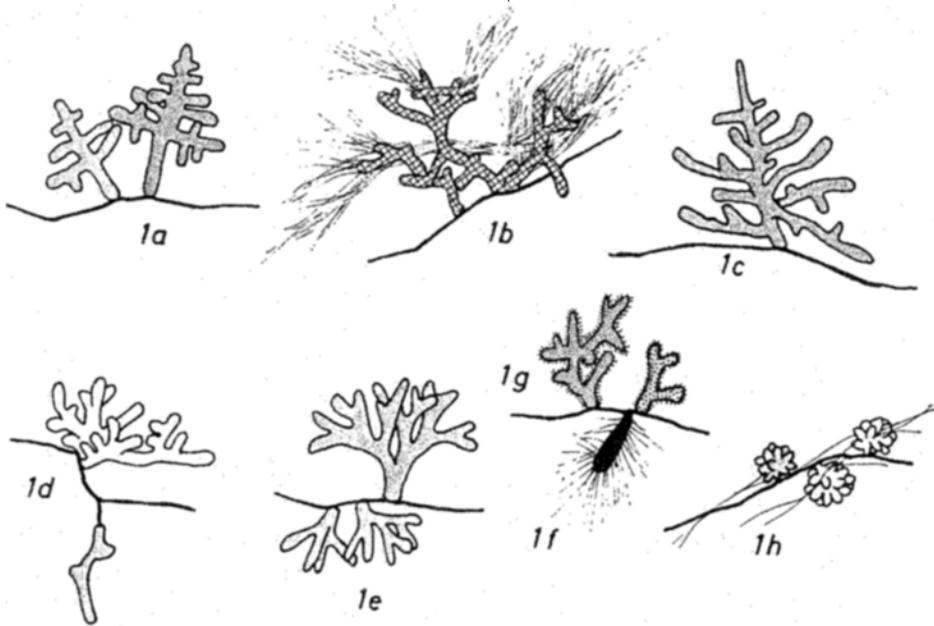


Abb. 1. Verschiedene Ektomykorrhiza-Typen an Feinwurzeln von Pinaceen; a. regelmäßig monopodial-pinnate Form, b. unregelmäßig verzweigte Form mit losem Hyphenmantel (*Corticium bicolor* Peck.) c. monopodial-pyramidale Form, d. einfach und zusammengesetzt koralloide Form, e. dichotome Form (verschiedene Stadien), f. *Cenococcum graniforme*, g. koralloide Form mit Hyphenmantel (Mykoclaena mit haariger Bekleidung), h. Knollen-Form mit Rhizomorphen

Fig. 1. Various forms of ectomycorrhizae on fine roots of Pinaceae: a. regular monopodial-pinnate mycorrhizae, b. irregular ramiform mycorrhizae with loose attached mycelium (*Corticium bicolor* Peck.), c. monopodial-pyramidal mycorrhizae, d. simple and multiple coralloid mycorrhizae, e. forked mycorrhizae, f. *Cenococcum graniforme*, g. coralloid mycorrhizae with surface texture, h. sessile tuberous mycorrhizae with rhizomorphs

Die physiologischen Effekte der Ektomykorrhiza¹, soweit heute bekannt und durch Experimente und Freilandbeobachtungen bestätigt, lassen sich wie folgt zusammenfassen:

Verschiedenartige Einflüsse der Ektomykorrhiza auf die Ernährung und Entwicklung der Waldbäume wurden schon frühzeitig erkannt, ebenso die Beteiligung der mykorrhizabildenden Symbionten an mehreren physiologischen Schlüsselprozessen im Feinwurzelbereich. Mit Blick auf die mineralische Ernährung und die Wasserversorgung können die Ektomykorrhizen der Waldbäume auf Grund ihrer Morphologie ein viel größeres Bodenvolumen erschließen als unverpilzte, d. h. nichtmykorrhizierte Feinwurzeln. Am besten untersucht sind die Wirkungen der Mykorrhiza hinsichtlich der Phosphat- und Stickstoffaufnahme (MARKS und KOZŁOWSKI 1973; MEYER 1978).

Hinzu kommt eine höhere biotische Aktivität in der Rhizosphäre, auch hervorgerufen durch die Mikroflora, die mit der Ektomykorrhiza im Feinwurzelbereich der Waldbäume vergesellschaftet ist.

¹ Charakteristisch für die Ektomykorrhiza ist ein Pilzmantel, der die Kurzwurzeln umgibt, sowie das interzelluläre Hyphennetz in der Wurzelrinde.

Die Abb. 2a–d sollen einen Einblick in die Verhältnisse im Fein- und Feinstwurzelbereich von *Abies alba* Mill. geben.

In neuerer Zeit wird auch den hormonellen Wechselbeziehungen zwischen dem Mykorrhizapilz und der Baumwurzel besondere Beachtung geschenkt (SLANKIS 1973). Das Ausmaß der hormonellen Wirkung der ektomykorrhizabildenden Pilze auf die Waldbäume ist jedoch nicht bekannt. Dagegen gibt es mehrere konkrete Hinweise auf die Rolle der Ektomykorrhiza bei der Abwehr von pathogenen Pilzen im Wurzelbereich (ZAK 1964). So konnte MARX (1972) zeigen, daß die Ektomykorrhiza von *Pinus taeda* eine Abschreckung gegen *Phytophthora cinnamomi* darstellt. Als weiterführende Literatur sei auf die Monographie „Ectomycorrhizae“ (MARKS und KOZLOWSKI 1973) verwiesen.

3 Forstökologische Bedeutung

Während die oberirdischen Bestandteile von Waldökosystemen vielfach Gegenstand detaillierter Untersuchungen waren, sind die Kenntnisse von der Ökologie des Wurzelraumes unserer Waldbäume eher fragmentarisch (FROIDEVAUX und SCHWÄRZEL 1977). Aus biologischer Sicht kann man die unterirdische Biomasse, die sich aus der Gesamtheit der Bodenorganismen und aus der pflanzlichen Biomasse zusammensetzt, als gleichbedeutend der über dem Boden befindlichen Biomasse gegenüberstellen (BERGSTROM 1976).

Um grundlegende Funktionen und Strukturen im Leben der Waldbäume zu verstehen, müssen Ökologie und Waldbau vielfach auf die Bodenbiologie zurückgreifen, eine wissenschaftliche Disziplin, die nicht nur auf Grund der großen Mannigfaltigkeit der Makro- und Mikroorganismen des Waldbodens in viele Problemkreise zerfällt. Besonders im Wurzelbereich der Waldbäume werden die engen wechselseitigen Beziehungen zwischen dem Boden und der Pflanze deutlich. Im Zusammenhang mit dem Tannensterben wird dieser Aspekt unter Einbeziehung hydrothermischer Faktoren an verschiedenen Stellen hervorgehoben (SCHÜTT 1977). Ferner wird auf die Wechselbeziehungen Wurzel-Sproß hingewiesen, wobei der Wasserhaushalt der Waldbäume, der letztlich auch von der physiologischen Leistung einzelner Ektomykorrhizen abhängig ist, eine zweifellos wichtige Einflußgröße darstellt.

Ökologisch bedeutsam ist es außerdem, daß die Wurzelkonkurrenz im Bestand bei guter Mykorrhizaentwicklung erheblich eingeschränkt ist. Dies kommt in einem niedrigen Sproß/Wurzel-Verhältnis zum Ausdruck (RITTER 1976).

In „Ektotrophwäldern“ der kalten und gemäßigten Klimazonen erweist sich die Mykorrhiza nicht nur für einzelne Gehölze von Wert, sondern sie begünstigt das Entstehen geschlossener Waldbestände dann, wenn die vorhandenen Mykorrhizapilze unter den edaphischen, hydrothermischen und sukzessionsbedingten Gegebenheiten in der Lage sind mit anderen Organismen zu konkurrieren oder als Pionierelemente aufzutreten (SINGER 1963).

Gerade die Erfolge, die man bisher bei Koniferenaufforstungen, besonders durch künstliche Beimpfung mit Mykorrhizapilzen begleitet, erzielen konnte, haben sich seit den Versuchen in Österreich mehrfach auch in der Schweiz, in Frankreich und in den USA gezeigt (FROIDEVAUX und SCHWÄRZEL 1977, MARX et al. 1978).

Damit wird unterstrichen, daß es sich bei der Ektomykorrhiza der Waldbäume um eine wichtige Symbiose handelt, die es den Bäumen erlaubt unter ungünstigen Bedingungen kritische Phasen zu überstehen.

4 Mykorrhizaverteilung am Standort

Detaillierte Untersuchungen mit ökologischer Blickrichtung wurden von GÖTTSCHKE (1972) im Rahmen des Solling-Projektes der DFG durchgeführt. Diese Freilanduntersuchungen, die Arbeiten von GÖBL (1965, 1967), von FASSI (1963), sowie eigene Untersuchungen in

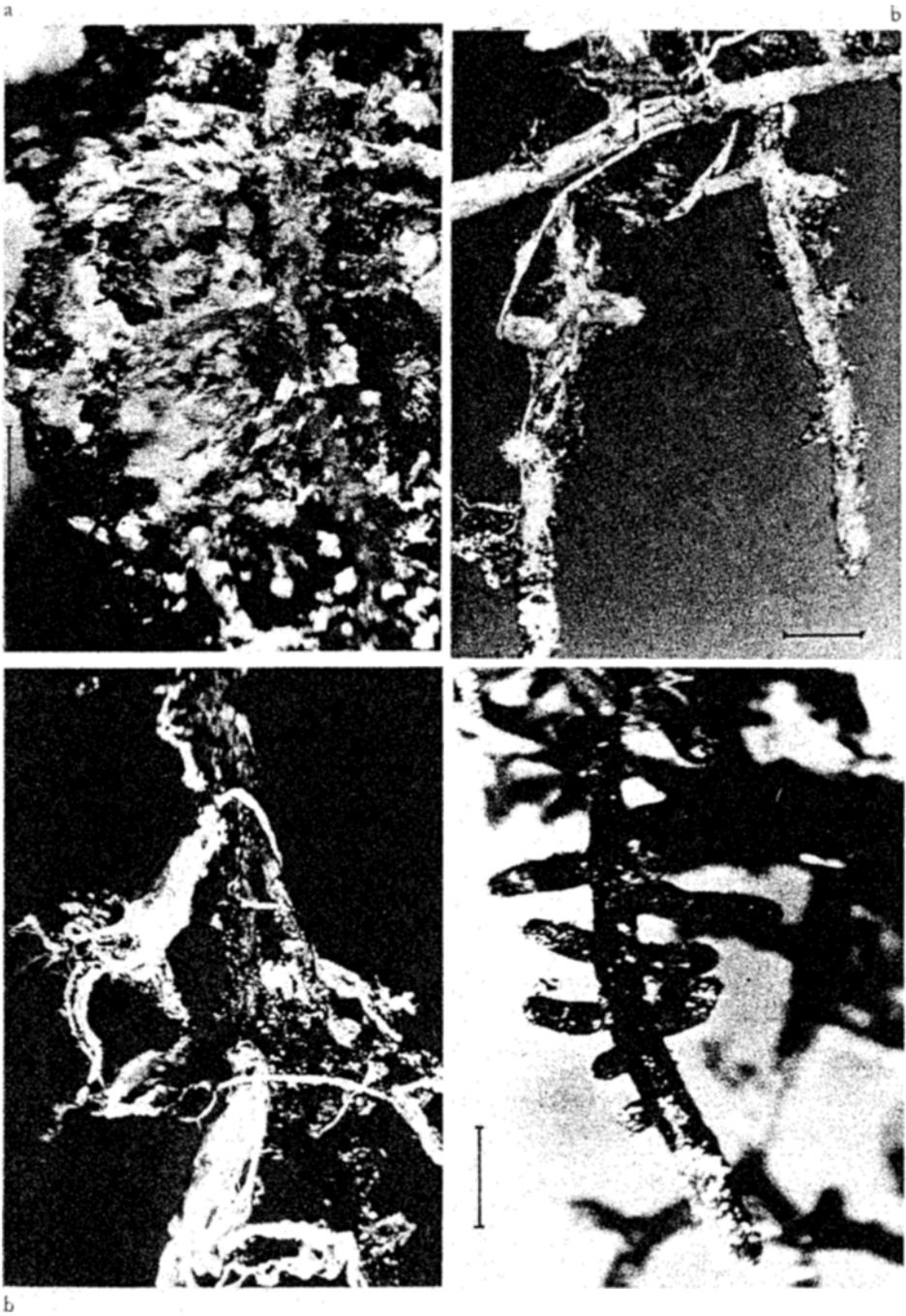


Abb. 2. Vier Ektomykorrhizen aus dem Feinwurzelbereich von *Abies alba* Mill.: a. schwarze pinnate Mykorrhiza in der Förna, b. gelbe Mykorrhiza eingehüllt von Mycel und Rhizomorphen (*Corticium bicolor* Peck.), c. rosarote Mykorrhiza aus der Humusschicht, d. braun-weiße Mykorrhiza an einem Hypogäen-Fruchtkörper (*Elaphomyces granulatus* Fr.). Teilstriche entsprechen 2 mm

Fig. 2. Four ectomycorrhizae occurring on fine roots of silver-fir (*Abies alba* Mill.): a. black pinnate mycorrhizae in the litter layer, b. yellow mycorrhizae with attached mycelium and rhizomorphs (*Corticium bicolor* Peck.), c. pinkish red mycorrhizae in the humus layer, d. brown white mycorrhizae attached to a sporocarp (*Elaphomyces granulatus* Fr.). Scale lines equal 2 mm

Tannenbeständen ergaben, daß die Mykorrhizafrequenz in den obersten Bodenhorizonten, besonders aber in der Förna und der Humusschicht, relativ hoch ist und in den darunterliegenden Bodenhorizonten geringer wird.

Unterschiede zwischen der Verteilung einzelner Mykorrhiza-Assoziationen in Tannenbeständen verschiedenen Alters wurden beobachtet (Tab. 1).

Tabelle 1

Verteilung der ektotrophen Mykorrhizen im Auflagehumus zweier Tannenbestände im FA Anzing/Isen^{1,2}

Distribution of ectomycorrhizae in the litter and humus layer in two stands of silver-fir

Bestand 1 (n=59) ³ : Naturverjüngung (5–10j)						
Mykorrhiza-Typ (entspr. Abb.)	I 1a, 1f	II 1c	III 1g	IV 1b	V 1d	VI 1g, 1d
$\sum O_{L/F}$	205	275	42	126	79	65
$\sum O_H$	112	295	49	52	68	26
Bestand 2 (n=33) ³ : Altannen (Einzelbäume 60–90j)						
Mykorrhiza-Typ (entspr. Abb.)	I 1a, 1f	II 1c	III 1g	IV 1b	V 1d	VI 1g, 1d
$\sum O_{L/F}$	136	173	39	1	33	16
$\sum O_H$	146	206	49	1	46	16
¹ Herrn cand. forest W. HAUGG danke ich für die Hilfe bei der Auswertung der Proben.						
² Datum der Probennahme: 20. 10. 78.						
³ Anzahl der Proben. Σ Summe der Kurzwurzel-Komplexe.						

Eine Beeinflussung der Mykorrhizafrequenz durch die Streuzersetzung und den damit verbundenen biotischen Aktivitäten scheint gegeben zu sein (BLASCHKE 1979).

In der organischen Auflage können die Fein- und Feinstwurzeln der Tanne nur über die Pilzhyphen den physiologischen Kontakt mit dem Mikrohabitat herstellen. Auf Grund des Fehlens der Wurzelhaare, die – wenn überhaupt vorhanden – nur eine sehr begrenzte Lebensfähigkeit besitzen, werden die Wasser- und Nährstoffversorgung im Feinwurzelbereich durch die mykorrhizierten Wurzeln ermöglicht; über deren Oberflächen wird das physiologisch freie Retentionswasser aufgenommen. Dieses Verhalten ist der Tanne und den meisten mykorrhizierten Holzarten eigen.

5 Ausblick

Eine Verbesserung des Wachstums der Waldbäume und der Entwicklung der Gehölzmykorrhizen – auch im Hinblick auf die Abwehrfunktion bei pathogenen Einflüssen – könnte erreicht werden, wenn man die wesentlichen Faktoren, deren Größenordnung und die im Feinwurzelbereich bestehenden wechselseitigen Beziehungen besser kennen würde. Das Zusammenwirken der einzelnen Faktoren wäre dann auf synökologischer Ebene zu erfassen.

Gerade die Pilzsymbiose in Form der Ektomykorrhiza bei unseren Waldbäumen ist ein Beispiel, an dem man auf engstem Raum die vielfältigen Interaktionen zwischen Pilz und Wirt und die auf beide Symbiosepartner wirkenden Umwelteinflüsse besonders gut studieren kann..

Viele für Forstgehölze wichtige Schlüsselprozesse geschehen in deren Feinwurzelbereich und damit ist gleichzeitig die Mykorrhiza von zentraler Bedeutung, insbesondere für jene Waldbäume, die obligat mykotroph sind.

Herrn Prof. Dr. P. SCHÜTT danke ich für die Überantwortung des von ihm angeregten Themas sowie für die kritische Durchsicht des Manuskripts.

Zusammenfassung

Im vorliegenden Bericht wird die forstliche Bedeutung der Baummykorrhiza beschrieben und durch Beispiele belegt.

Die Entstehung, die Besonderheiten und die Rolle der Ektomykorrhiza bei der Wasser- und Nährstoffversorgung der Waldbäume, sowie einige wesentliche forstökologische Gesichtspunkte werden skizziert. Mitgeteilt werden Ergebnisse über die Verteilung von Mykorrhizaassoziationen in zwei Tannenbeständen.

Auf die synökologischen Wechselbeziehungen im Feinwurzelbereich der Waldbäume wird hingewiesen.

Summary

Mycorrhiza research on forest trees

This article illustrates and summarizes that ectomycorrhizae are of basic importance for growth and development and for water- and nutrient uptake of forest trees as well.

Results on the occurrence of silver fir mycorrhizae in the upper forest soil horizons are presented.

On a synecological basis these findings are discussed in regard to their implications for interrelations in the fine root environment of forest trees.

Literatur

- BERGSTROM, D., 1976: An underground boost for seedlings. For. Res.: What's new in the West.
- BJÖRKMANN, E., 1942: Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. Symb. Bot. Upsal. 6, 1-190.
- BLASCHKE, H., 1979: Beziehungen zwischen Enzymaktivitäten und der Retention von Wasser in Nadelstreu in Abhängigkeit von der Jahreszeit (in Vorbereitung).
- BÜCKING, ELISABETH, 1979: Fichten-Mykorrhizen auf Standorten der Schwäbischen Alb und ihre Beziehung zum Befall durch *Fomes annosus*. Eur. J. For. Path. 9, 19-35.
- CERNY, G., 1974: Mykorrhiza der Waldbäume - Entstehung, Bedeutung für den Ernährungszustand und für die Disposition zum Befall durch pathogene Pilze. Forstarchiv 45, 77-82.
- FASSI, B., 1963: Die Verteilung der ektotrophen Mykorrhizen in der Streu und in der oberen Bodenschicht der Gilbertodendron-Dewevrei (*Caesalpinaceae*) - Wälder im Kongo. In: Mykorrhiza Int. Symp. Weimar 1960. 297-302, Jena.
- FRANK, A. B., 1885: Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch Pilze. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges. 3, 128-145.
- FROIDEVAUX, L.; SCHWÄRZEL, C., 1977: Aspects qualitatifs et quantitatifs des champignons hypogés trufoides mycorrhiziques en forêt. Schweiz. Zeitschr. f. d. Forstwesen 128, 800-813.
- GÖBL, F., 1965: Mykorrhizauntersuchungen in einem subalpinen Fichtenwald. Mitteil. d. Forstl. Bundesversuchsanst. Mariabrunn 66, 173-195.
- , 1967: Mykorrhizauntersuchungen in subalpinen Wäldern. Mitt. d. Forstl. Bundesversuchsanstalt Wien 75, 335-356.
- GÖTTSCHE, D., 1972: Verteilung von Feinwurzeln und Mykorrhizen im Bodenprofil eines Buchen- und Fichtenbestandes im Solling. Diss. Hamburg.
- HACSKAYLO, E., 1972: The Ultimate in Reciprocal Parasitism. Bioscience 22, 577-583.
- MARKS, G. C.; KOZŁOWSKI, T. T., 1973: Ectomycorrhizae. Their Ecology and Physiology. New York and London: Academ. Press.
- MARK, D. H., 1972: Ectomycorrhizae as biological deterrents to pathogenic root infections. Ann. Rev. Phytopath. 10, 429-454.

- MARX, D. H.; MORRIS, W. G. and MEXAL, J. G., 1978: Growth and Ectomycorrhizal Development of Loblolly Pine Seedlings in Fumigated and Nonfumigated Nursery Soil Infested with Different Fungal Symbionts. *For. Sci.* 24, 193–203.
- MELIN, E., 1954: Growth factor requirements of mycorrhizal fungi of forest trees. *Svensk. Bot. Tidskr.* 48, 86–94.
- MEYER, F. H., 1977: Symbiosen: Mykorrhiza. *Progr. in Bot.* 39, 283–293.
- , 1978: Die Bedeutung der Mykorrhiza für die Nährstoffaufnahme. *Kali-Briefe (Büntehof)* 14, 51–60.
- MEYER, F. H.; GÖTTSCHE, D., 1971: Distribution of root tips and tender roots of beech. In: *Ecological Studies* (H. ELLENBERG, ed.), Vol. 2, 48–52, Springer, Berlin-New York 1971.
- PEYRONELL, B.; FASSI, B.; FONTANA, A.; TRAPPE, J. M., 1969: Terminology of Mycorrhizae. *Mycologia* 61, 410–411.
- RITTER, G., 1976: Ergebnisse der Mykorrhizaforschung an Forstgehölzen. *Beitr. f. d. Forstwirtschaft*, H. 1, 43–47.
- SCHAEDE, R., 1962: Die pflanzlichen Symbiosen. Stuttgart.
- SCHÜTT, P., 1977: Das Tannensterben. Der Stand unseres Wissens über eine aktuelle und gefährliche Komplexkrankheit der Weißtanne (*Abies alba* Mill.) *Forstw. Cbl.* 96, 177–186.
- SINGER, R., 1963: Der Ektotroph, seine Definition, geographische Verbreitung und Bedeutung in der Forstwirtschaft. In: *Mykorrhiza. Int. Symp. Weimar 1960.* 175–182 Jena.
- SLANKIS, V., 1973: Hormonal Relationships in Mycorrhizal Development. In: *Ectomycorrhizae. Their Ecology and Physiology* (G. C. MARKS and T. T. KOZLOWSKI, eds.) New York and London.
- ZAK, B., 1964: Role of mycorrhizae in root disease. *Ann. Rev. Phytopath.* 2, 377–392.
- Anschrift des Verfassers:* Dr. H. BLASCHKE, Forstbotanisches Institut, Amalienstraße 52, D-8000 München 40

Aus dem Waldbau-Institut der Universität Freiburg i.Br.

Öffnungszustand der Stomata, Xylem-Wasserpotential und Netto-Photosynthese junger Fichten vor und nach der Verpflanzung

VON K. GROSS

1 Einleitung

Die wirtschaftlich sehr wichtige Problematik des Verpflanzungsschocks wurde in den letzten 10–15 Jahren besonders intensiv bei Fichte (*Picea abies* [L.] Karst.) untersucht.

Aus mehreren breit angelegten Untersuchungen geht hervor, daß es sich dabei vornehmlich um Fragen des Wasserhaushalts handelt (SCHMIDT-VOGT und GÜRTH 1967; SCHMIDT-VOGT und GÜRTH 1969; GÜRTH 1970 a und b; von LÜPKE 1972, 1973 a und b; HAVRANEK 1975; SCHMIDT-VOGT und GÜRTH 1977; PARVIAINEN 1979). Ungünstiger Frischzustand vor bzw. nach der Verpflanzung, Beschädigung und teilweiser Verlust des Wurzelwerks, Verschlechterung des Sproß-Wurzelverhältnisses und ungenügender Kontakt der Wurzeln mit der Erde nach der Verpflanzung sind die wichtigsten Faktoren, die den Wasserhaushalt der Pflanzen nachhaltig stören können.

Wie in den meisten oben genannten Arbeiten betont wird, schließen Pflanzen, deren Wasseraufnahmefähigkeit gestört ist, ihre Stomata. Dadurch wird zwar die Transpiration eingeschränkt, gleichzeitig entstehen jedoch Produktionsverluste, da so auch die Photosynthese gedrosselt wird.