

Konkurrenzverhalten von *Amanita muscaria* und *Cenococcum geophilum* bei *in vitro*-Ektomykorrhizasynthesen an *Picea abies**

S. Thurner¹ & R. Pöder²

¹ Europastraße 50, I-39058 Sarnthein, Italy

² Institut für Mikrobiologie, Leopold-Franzens-Universität Innsbruck, A-6020 Innsbruck, Austria

Thurner, S. & R. Pöder (1995). Konkurrenzverhalten von *Amanita muscaria* und *Cenococcum geophilum* bei *in vitro*-Ektomykorrhizasynthesen an *Picea abies*. – Beih. Sydowia X: 192–205.

The aim of this study was to investigate a potential competitive behavior between the ectomycorrhizal fungi *Amanita muscaria* and *Cenococcum geophilum* on the root system of *Picea abies*. For this purpose mixed inoculations have been compared both with pure inoculations of each species and uninoculated control seedlings. The inoculated spruce seedlings produced a significantly higher biomass than the controls in which the highest increase in biomass was found in the sample exclusively inoculated with *A. muscaria*. The frequency of formed mycorrhizae, as compared to the pure samples, was significantly less pronounced in the mixed sample. However, in this mixed sample the root tips were colonized with the same frequency by both mycelia. Moreover, in the *C. geophilum*-inocula a highly significant, negative correlation between mycorrhiza frequency and biomass, shoot and root length and the total number of root tips was observed.

Keywords: Ectomycorrhiza, *Amanita*, *Cenococcum*, competitive behavior, *Picea*.

Aktuelle Untersuchungen in Waldschadensgebieten belegen einen Rückgang der Ektomykorrhizen-Artenvielfalt zugunsten eines zuweilen massiven Auftretens des Ektomykorrhizabildners *Cenococcum geophilum* bei gleichbleibender Mykorrhizafrequenz (Pigott, 1982; Blaschke, 1986; Holopainen, 1989; Meier & al., 1989; Meier, 1991). Hiervon betroffen sind vor allem Waldstandorte unter dem Einfluß hoher Luftverschmutzung, Bodenversauerung und Wasserstreß (z. B. längere Trockenperioden). Entscheidend dafür dürfte die große Anpassungsfähigkeit von *C. geophilum* an extreme Bedingungen sein. Untersuchungen über die Auswirkung von Bodenversauerung auf *C. geophilum* zeigen für den Pilz in Reinkultur ein Wachstumsminimum bei pH-Werten um 3 (Hung & Trappe, 1983), optimales Wachstum bei

* Dieser Aufsatz ist Herrn Prof. M. Moser anlässlich seines 70. Geburtstages gewidmet.

pH 4. Ektomykorrhizabildung an *Pinus sylvestris* konnte in Laborversuchen noch bei pH 3 festgestellt werden (Metzler & Oberwinkler, 1989). Zudem zeigt *C. geophilum* eine hohe Trockenresistenz: Mexal & Reid (1973) erzielten bei *C. geophilum* maximales Myzelwachstum bei einem Wasserpotential von -15 bar (in dieser Größenordnung liegt der permanente Welkepunkt der höheren Pflanzen). Pigott (1982) führt die hohe Trockenresistenz auf die dicken, gelatinösen Wände der äußeren Mantelzellen zurück. Diese bieten auch einen effizienten Schutz gegenüber pilzfressenden Bodentieren (Ponge, 1990). Hohe Salztoleranz (Sahle-Rastin, 1976) und das breite Wirtsspektrum (Trappe, 1964) tragen ebenfalls zum massiven Auftreten von *C. geophilum* an extremen Standorten bei. Welche Bedeutung der Rückgang der Ektomykorrhizen-Artenvielfalt bei gleichzeitigem Vormarsch von *C. geophilum* für die betroffenen Wirtspflanzen hat, ist noch weitgehend ungeklärt oder umstritten. Einerseits wird *C. geophilum* für die Beimpfung von Aufforstungsflächen an extremen Standorten in Betracht gezogen (Shaw & Sidle, 1983; Meyer, 1987), andererseits wird die *Cenococcum*-Mykorrhiza als wenig effektiv in der Nährsalzaufnahme (Mejstrik & Krause, 1973) bzw. als wenig effektives System hinsichtlich der Pflanzenwuchsstimulation angesehen (Pigott, 1982; Ponge, 1990). Zudem zeigt *C. geophilum* unter Streßbedingungen ein für Mykorrhizapilze untypisches, massives Kolonisieren von Langwurzeln sowie ein ungewohnt aggressives Verhalten wie intrazelluläres Eindringen und Abbau von Rinden- und Epidermiszellen der Pflanzenwurzeln (Holopainen, 1989; Ponge, 1990).

Material und Methoden

Pilzkulturen

Die Myzelien von *Amanita muscaria* (L.: Fr.) Hooker stammen von Fruchtkörper-Gewebekulturen (Funddaten: Subalpiner Fichtenwald, Öttenbach bei Sarnthein, Prov. Bozen, Italien; Okt. 1991; leg. S. Thurner). Kulturen von *Cenococcum geophilum* Fr. wurden uns von Mag. M. Berreck (Isolat R1 aus Sklerotien; Kulturensammlung des Institutes für Mikrobiologie, Universität Innsbruck) zur Verfügung gestellt. Beide Myzelien wurden sowohl getrennt als auch gemeinsam auf MMN(b) Agarplatten kultiviert und alle 3-4 Wochen auf frische Platten überimpft.

Nährlösungen

Die Nährlösungen MMN („Modified Melin Norkrans“) wurden nach Kottke & al. (1987) hergestellt.

MMN(a): CaCl_2 0.05 g; NaCl 0.025 g; KH_2PO_4 0.5 g; $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ 0.5 g; $\text{FeCl}_3 \times 6 \text{H}_2\text{O}$ 1 mg; Thiaminhydrochlorid 100 μg ; Glucose $\times 1\text{H}_2\text{O}$ 5 g; Spurenelementlösung 10 ml; dest. H_2O 1000 ml.

MMN(b): wie (a) aber: $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ 0.25 g; Glucose $\times 1\text{H}_2\text{O}$ 10 g; Malzextrakt 5 g; Pepton aus Casein 1 g.

MMN-Agar: 2% (w/v) Agar-Agar wird zu MMN zugegeben.

Spurenelementlösung: KCl 3.728 g; H_3BO_3 1.546 g; $\text{MnSO}_4 \times 1\text{H}_2\text{O}$ 0.845 g; $\text{ZnSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ 0.575 g; $\text{CuSO}_4 \times 5\text{H}_2\text{O}$ 0.125 g; dest. H_2O 1000 ml.

Anzucht der Pflanzen

Im Fachhandel erhältliche Samen von *Picea abies* (L.) Karst. wurden durch leichtes Schwenken in 30%igem H_2O_2 für 25 min bei Raumtemperatur oberflächensterilisiert und anschließend zweimal in 500 ml sterilem aqua dest. gewaschen. Die Keimung erfolgte auf MMN(a) Agarplatten. Der im Medium enthaltene Zucker diente zum Nachweis von Kontaminationen und wird von der Pflanze zum Wachstum nicht benötigt. Nach Entwicklung der Keimblätter wurden die Keimlinge in 500 ml Erlenmeyerkolben überführt. Die Kolben enthielten je 300 ml einer Mischung von Torf und Perlit (90/10), die mit 150 ml MMN(a) Nährlösung angefeuchtet wurde. Die Kolben wurden mit Wattestopfen verschlossen und 4 Wochen in einer Wuchskammer gehalten (16 h Licht, 7000 lux; Lampen: Osram L36 W77 FLUORA und Osram 36/25 Weiß Universal/White; 8 h Dunkelheit; 22° C).

Inokulation

Nach vier Wochen wurden die Sämlinge mit Pilzmyzel beimpft. Die Kolben wurden in vier Gruppen geteilt, wobei darauf geachtet wurde, daß jeder Gruppe (n = 30) gleichviele gut bzw. verzögert wachsende, aber gesund erscheinende Pflanzen zugeteilt wurden.

Gruppe A: Beimpfung mit *A. muscaria*

Gruppe B: Beimpfung mit *C. geophilum*

Gruppe C: Beimpfung mit beiden Pilzen (= Mischbeimpfung)

Gruppe D: ohne Beimpfung (Kontrolle)

Die Kolben wurden jeweils mit zwei gleichgroßen (1 cm Durchmesser) Myzelstücken einer drei Wochen alten Agarkultur beimpft (ein Myzelstück jeder Art bei der Mischbeimpfung) und mit 10 ml steriler MMN(a) Lösung versetzt.

Sechs Wochen nach dem Beimpfen wurden erneut jeweils 10 ml sterile MMN(a)-Lösung zugegeben. Nach 14 Wochen wurde der Versuch beendet.

Parameter und Auswertungsverfahren

Die Pflänzchen wurden an der Bodengrenze in Sproßteil und Wurzelsystem getrennt, die geernteten Wurzelsysteme in temperiertem Leitungswasser gereinigt und bis zur weiteren Auswertung in FAA-Fixiermittel (Agerer, 1991) bei 4° C gelagert. Folgende Parameter wurden bestimmt:

Sproß- und Wurzellänge: Beim Sproßteil der Pflanzen wurde sowohl die Länge des Sprosses insgesamt, als auch die Länge des nadeltragenden Sproßteiles vermessen. Zur Bestimmung der Wurzellänge wurden alle Haupt- und Seitenwurzeln ab einer Länge > 5 mm berücksichtigt, nicht jedoch die Längen der einzelnen Ektomykorrhizen. Für eine möglichst exakte Vermessung wurden intakte Wurzelsysteme oder Fraktionen derselben zwischen Transparentfolien im Maßstab von 1 : 1 fotokopiert.

Anzahl der Wurzelspitzen: Das Zählen erfolgte in mit Leitungswasser gefüllten Petrischalen unter einer Stereolupe bei ca. 10- bis 15facher Vergrößerung. Es wurde jeweils die Gesamtanzahl ermittelt, wobei mykorrhizierte und nicht-mykorrhizierte Wurzelspitzen getrennt gezählt wurden. Dabei ergaben sich für die stets deutlich ausgebildeten, weißen *Amanita*-Mykorrhizen keine Schwierigkeiten bei der Zuordnung, wohl aber für die *Cenococcum*-Mykorrhizen, welche häufig keine oder nur sehr fragmentarische Hyphenmäntel ausbildeten. Letztere erschienen jedoch gegenüber nicht-mykorrhizierten Wurzelspitzen schwach verdickt und etwas stärker pigmentiert. Anatomische Untersuchungen an Kryotomschnitten (vgl. Agerer, 1991) ließen aber ein deutlich ausgeprägtes, bis zum Zentralzylinder reichendes Hartigsches Netz erkennen.

In den Mischbeimpfungen erfolgte eine Unterscheidung zwischen reinen *Amanita*-, reinen *Cenococcum*- und „gemischten“ Mykorrhizen, wobei letztere sich als vollständig ausgebildete *Amanita*-Mykorrhizen mit sekundärer Kolonisierung durch *C. geophilum* darstellten.

Bestimmung der Mykorrhizafrequenz (MF): Prozentanteil an mykorrhizierten Wurzelspitzen bezogen auf die Gesamtanzahl (100%) der gebildeten Wurzelspitzen.

Biomasse: Die Biomasse wurde durch Trocknen der Sproß- und Wurzelanteile bis zur Gewichtskonstanz während 24 h bei 105° C bestimmt. Anorganische Partikel an den Wurzelsystemen konnten durch mehrmaliges Waschen weitestgehend entfernt werden.

Statistische Verfahren

Die Datenanalyse (Stichprobenumfang jeweils 30) wurde mit den Statistikprogrammen BMDP (EDV-Zentrum der Universität Innsbruck) und dem Programm ORIGIN (Microsoft) durchgeführt (Signifikanzniveau: $p < 0,05$). Errechnet wurden jeweils Mittelwert \pm Standardabweichung, der Standardfehler des Mittelwertes, ein Vergleich der Mittelwerte durch paarweises Testen mit dem Student's t-Test sowie entsprechende Korrelationen.

Ergebnisse

Biomasse

Einen empfindlichen Indikator für die Beeinflussung der Fichtensämlinge durch den jeweiligen Mykorrhizapartner stellt neben der Mykorrhizafrequenz der Zuwachs an Biomasse dar. Gegenüber den unbeimpften Kontrollen konnte in den beimpften Ansätzen jeweils eine signifikante Wachstumssteigerung beobachtet werden (Abb. 1, Tab. 1). Die Zuwachsraten sind dabei für die jeweiligen Sproß- und Wurzelanteile ungefähr gleich hoch. Die Gewichtszunahme der Sproßanteile ist vor allem auf deren Dickenwachstum, weniger auf deren Längenwachstum zurückzuführen (Tab. 1). Die mit *A. muscaria* beimpften Sämlinge erreichten dabei das mit Abstand höchste Gesamt-Trockengewicht. Dieser gegenüber den Kontrollen (plus 100%) und dem *Cenococcum*-Ansatz (plus 30%) wachstumssteigernde Effekt von *A. muscaria* ist in den Mischbeimpfungen (*C. geophilum* und *A. muscaria*) kaum mehr nachweisbar. Die Bio-

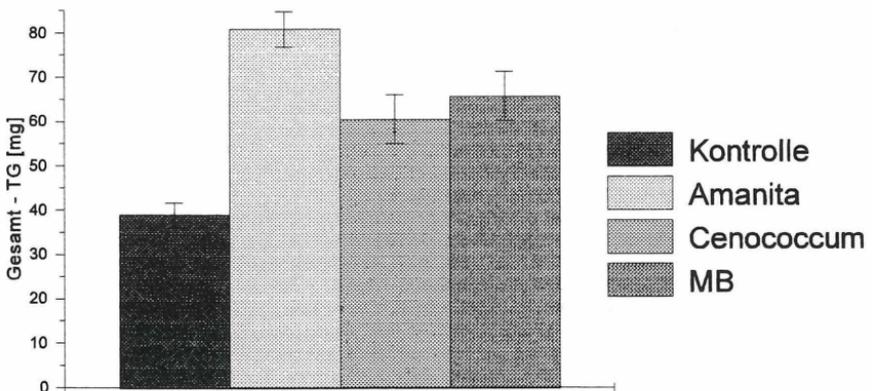


Abb. 1. – Biomasse der Fichtensämlinge nach 14wöchiger Inkubation. Die Fehlerbalken markieren den Standardfehler. MB: Mischbeimpfung.

massewerte der Pflanzen aus der Mischbeimpfung lagen nur geringfügig über den Werten des *Cenococcum*-Ansatzes (plus 8%).

Mykorrhizafrequenz

An den mit *A. muscaria* beimpften Pflanzen konnte die mit Abstand höchste Mykorrhizafrequenz (77%) beobachtet werden. *C. geophilum* kolonisiert nur 27% der Wurzelspitzen. Sehr wenige Wurzelspitzen (insgesamt etwa 26%) wurden in der Mischbeimpfung mykorrhiziert (Tab. 1). Eine qualitative Aufgliederung der Mykorrhizafrequenz in der Mischbeimpfung nach beiden Pilzarten zeigt, daß *A. muscaria* ca. 9% der Wurzelspitzen (77% in der Reinbeimpfung), *C. geophilum* ca. 7% (27% in der Reinbeimpfung) kolonisierte. Zusätzlich wurden 10% der einzelnen Wurzelspitzen von beiden Pilzen gemeinsam beansprucht (Tab. 2), wobei in allen Fällen bereits gut ausgebildete *Amanita*-Mykorrhizen von *Cenococcum* sekundär besiedelt wurden. Bei solchen ‚Doppelinfektionen‘ wurde der Pilzmantel der *Amanita*-Mykorrhizen, meist von der Basis der einzelnen Wurzelspitzen ausgehend, von *Cenococcum*-Hyphen überwachsen bzw. infiltriert. Weniger häufig wurden die *Amanita*-Mykorrhizen an ihrer Spitze (bis zu einer Länge von ca. 0.5 mm) von *Cenococcum* abgelöst, wobei in Längsschnitten bereits erste Mantelstrukturen und ein Hartigsches Netz nachweisbar waren.

Biomasse und Mykorrhizierungsgrad

Bezieht man den Gesamtbiomassezuwachs (in mg TG gegenüber dem unbeimpften Kontrollansatz) auf die Gesamtanzahl der jeweils mykorrhizierten Wurzelspitzen (Tab. 1), so sprechen die errechneten Verhältniszahlen für eine bemerkenswerte Effizienz von *C. geophilum* pro Mykorrhiza: Bei durchschnittlich 20.4 gebildeten Mykorrhizen beträgt der Biomassezuwachs gegenüber der Kontrolle durchschnittlich 21.6 mg (= 1.06 mg \times Mykorrhiza⁻¹). Für *A. muscaria* ist dieser Wert wesentlich geringer (0.42 mg \times Mykorrhiza⁻¹).

Wurzellängen-Wurzelspitzen

Bezüglich der Ausdehnung des Wurzelsystems (Wurzellängen) zeigen alle drei Beimpfungsarten eine ähnlich hohe, nicht signifikant unterschiedliche Wirkung, obwohl sich ein Trend (in absteigender Reihenfolge) vom *Amanita*-Ansatz über die Mischbeimpfung zum *Cenococcum*-Ansatz abzeichnet (Tab. 1). Die entsprechenden, gut unterscheidbaren Biomassewerte sind auch hier (vgl. Sproßwachstum) vorwiegend auf ein verstärktes Dickenwachstum zurückzuführen.

Tab. 1. – Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 30) der an Fichtenpflänzchen untersuchten Parameter nach 14wöchiger Inkubation mit den Pilzpartnern. Die „Mischbeimpfung“ wurde mit aliquoten Myzelanteilen von *Amanita muscaria* und *Cenococcum geophilum* beimpft. WS: Wurzelspitzen (mykorrhizierter und nicht mykorrhizierter), MF: Mykorrhizafrequenz [%].

	Kontrolle	<i>A. muscaria</i>	<i>C. geophilum</i>	Mischbeimpfung
Spross-TG [mg]	32.13±12.07	65.79±21.29	49.59±23.47	52.40±21.94
Wurzel-TG [mg]	8.05±4.68	18.33±9.70	11.17±6.47	13.35±8.00
Gesamt-TG [mg]	38.88±14.96	80.88±26.94	60.49±29.14	65.75±29.37
Mykorrhizen		99.00±56.19	20.39±8.75	29.64±20.66
WSgesamt	62.13±31.11	121.59±56.45	95.68±58.90	104.44±63.66
MF		77.0±11.6	27.2±12.8	26.1±13.8
Wurzellänge [cm]	24.04 ±12.32	40.53±15.91	34.20±17.54	36.40±17.90
Sprosslänge [mm]	55.23±9.27	66.57±11.29	57.26±13.87	64.36±18.61

Tab. 2. – Prozentueller Anteil der reinen *Amanita*-Mykorrhizen, der reinen *Cenococcum*-Mykorrhizen, der schwach von *C. geophilum* kolonisierten *Amanita*-Mykorrhizen (+) und der stark von *C. geophilum* kolonisierten *Amanita*-Mykorrhizen (++) an der Gesamtzahl der Wurzelspitzen (= 100%).

	<i>Amanita</i> -Mykorrhizen	<i>Cenococcum</i> -Mykorrhizen	(+)	(++)
Mittelwert	8.8	7.3	6.5	3.5
Standardabweichung	7.8	5.7	6.8	3.8
Standardfehler	3.2	1.1	1.3	0.7

Die Gesamtanzahl der gebildeten Wurzelspitzen wurde durch die unterschiedlichen Beimpfungsarten nur unwesentlich bzw. nicht signifikant beeinflusst. Die Gesamtanzahl der Wurzelspitzen ist jeweils nur gegenüber dem Kontrollansatz signifikant erhöht.

Korrelationen

Die Ergebnisse der Überprüfung eventueller Parameterkorrelationen werden in den Tab. 3–5 wiedergegeben. Für die mit *A. muscaria* beimpften Pflanzen konnten signifikante positive Korrelationen zwischen fast allen bestimmten Parametern gefunden werden (Tab. 3). Einzig die Mykorrhizafrequenz korreliert mit keinem der übrigen Parameter. Die Mykorrhizafrequenz ist bei größeren bzw. kleineren Pflanzen, welche in jedem Ansatz schon bei Versuchsbeginn vorhanden waren, durchschnittlich gleich groß (Abb. 2). Ein ähnliches Bild, wenn auch weniger deutlich ausgeprägt, ergibt sich für die Mischbeimpfung (Tab. 5).

Auch im *Cenococcum*-Ansatz konnten signifikante positive Korrelationen zwischen fast allen Parametern berechnet werden. Die Mykorrhizafrequenz korreliert jedoch mit den übrigen Parametern signifikant negativ (Tab. 4). Bei schwächer entwickelten Pflanzen (= geringere Gesamtbiomasse) war eine wesentlich höhere Mykorrhizafrequenz beobachtbar als bei besser entwickelten Pflanzen (Abb. 3).

Diskussion

Unter den gegebenen Kulturbedingungen konnte eine signifikante Biomassesteigerung der mit den Ektomykorrhizapilzen *A. muscaria* und *C. geophilum* getrennt und in Mischkultur beimpften Pflanzen gefunden werden. Darüberhinaus waren die unbeimpften Fichtensämlinge zu Versuchsende hinsichtlich der Wurzel- und Sproßlänge und der Gesamtanzahl der gebildeten Wurzelspitzen am wenigsten entwickelt. Im Vergleich ist besonders der hohe Biomassewert der mit *A. muscaria* beimpften Pflanzen auffallend. Die ausschließlich bzw. auch mit *C. geophilum* beimpften Pflanzen (vgl. Mischbeimpfung) produzieren deutlich weniger Biomasse. Dieser Biomassezuwachs ist vorwiegend auf ein vermehrtes Dickenwachstum von Sproß- und Wurzelanteilen zurückzuführen. *C. geophilum* wirkt sich allgemein weniger effektiv auf das Pflanzenwachstum aus (vgl. Mejstrik & Krause, 1973). Auch Pigott (1982) beschrieb die *Cenococcum*-Mykorrhiza als ein kurzfristig wenig effizientes Versorgungssystem für die Pflanze; einzig an extrem trockenen Standorten würde die Assoziation der Pflanzen mit diesem Pilz langfristig durchaus Vorteile aufweisen. In der Mischbeimpfung war

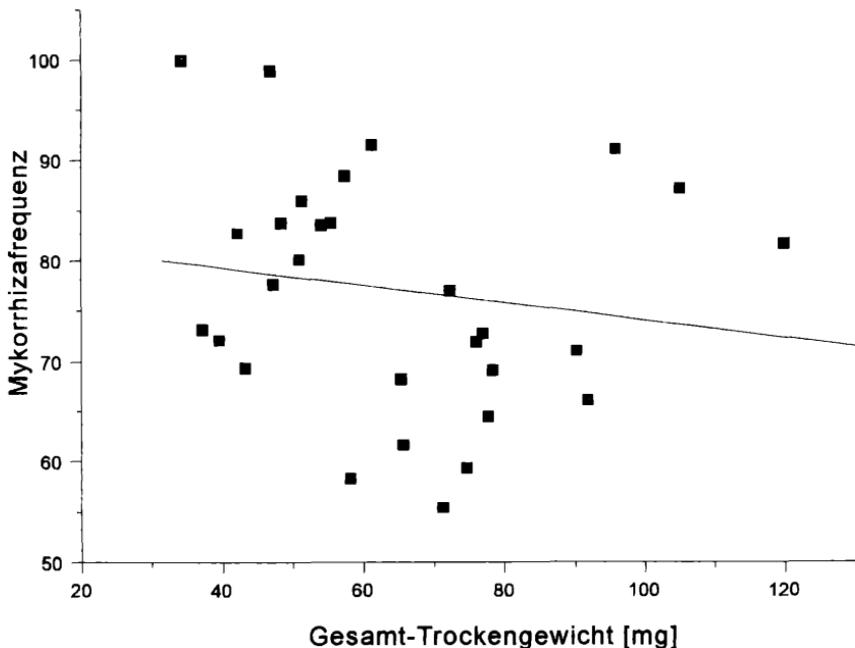


Abb. 2. – Zwischen der Mykorrhizafrequenz und der Gesamtbiomasse der ausschließlich mit *A. muscaria* beimpften Fichtensämlinge besteht keine Korrelation ($r = -0,16$; $p = 0,4$).

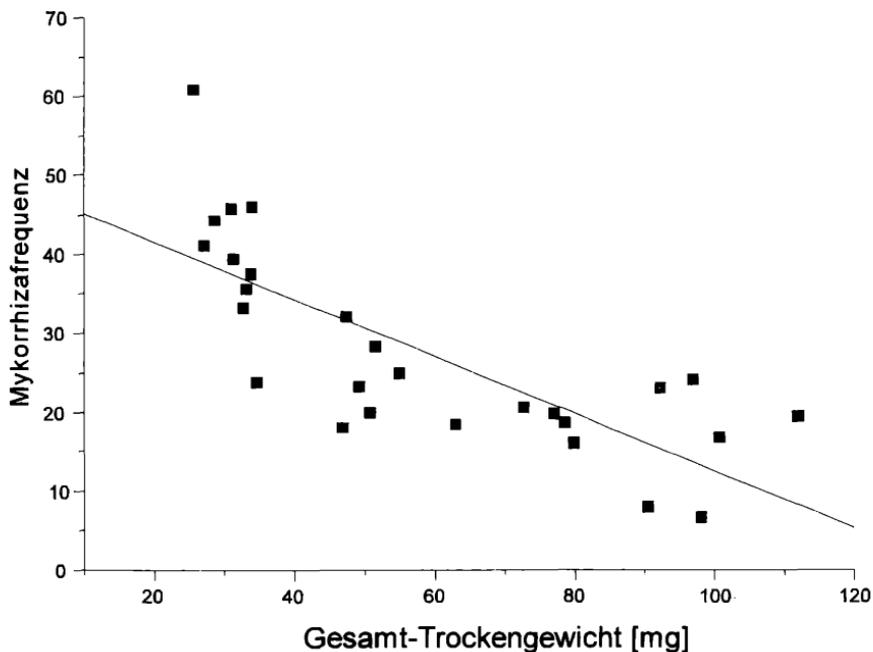


Abb. 3. – Gesamtbiomasse und Mykorrhizafrequenz der ausschließlich mit *C. geophilum* beimpften Pflanzen lassen eine hochsignifikante, negative Korrelation erkennen ($r = 0,77$; $p = 2,3 \times 10^{-6}$).

Tab. 3. - Korrelationstabelle für die mit *A. muscaria* beimpften Pflanzen. Angegeben sind jeweils der Korrelationskoeffizient (r), wobei nichtsignifikante Korrelationen ($p > 0.05$) durch kursive Schriftweise, signifikante Korrelationen ($p = 0.05$) durch „*“ und hochsignifikante Korrelationen ($p < 0.001$) durch „**“ gekennzeichnet sind. S-TG: Sproß-Trockengewicht; W-TG: Wurzel-Trockengewicht; G-TG: Gesamt-Trockengewicht; MR: Mykorrhizen; WS: Wurzelzspitzen gesamt; MF: Mykorrhizafrequenz; WL: Wurzellänge.

	S-TG	W-TG	G-TG	MR	WS	MF	WL
Sproß-TG							
Wurzel-TG	0.95**						
Gesamt-TG	0.99**	0.97**					
Mykorrhizen	0.82**	0.85**	0.83				
Wurzelzspitzen	0.85**	0.87**	0.86**	0.96**			
MR-Frequenz	-0.16	-0.14	-0.16		-0.08		
Wurzellänge	0.88**	0.15**	0.9**	0.87**	0.91**	-0.20	
Sprosslänge	0.77**	0.74**	0.77**	0.53*	0.57**	-0.20	0.59*

Tab. 4. - Korrelationstabelle für die mit *C. geophilum* beimpften Pflanzen.

	S-TG	W-TG	G-TG	MR	WS	MF	WL
Sproß-TG							
Wurzel-TG	0.90**						
Gesamt-TG	0.99**	0.93**					
Mykorrhizen	0.51*	0.51*	0.46*				
Wurzelzspitzen	0.89**	0.92**	0.90**	0.66*			
MR-Frequenz	-0.76**	-0.78**	-0.77**		-0.78**		
Wurzellänge	0.86**	0.96**	0.89**	0.45*	0.92**	-0.78**	
Sprosslänge	0.84**	0.74**	0.83**	0.62*	0.80**	-0.60*	0.70**

Tab. 5. – Korrelationstabelle für die Mischbeimpfung (*Amanita+Cenococcum*).

	S-TG	W-TG	G-TG	MR	WS	MF	WL
SproB-TG	–						
Wurzel-TG	0.90*						
Gesamt-TG	0.99**	0.95**					
Mykorrhizen	0.86**	0.84**	0.87**				
Wurzelspitzen	0.58	0.73**	0.63**	0.80**			
MR-Frequenz	-0.38	-0.25	-0.35		0.34	–	
Wurzellänge	0.86**	0.79**	0.86**	0.83*	0.56*	-0.37	
Sprosslänge	0.89*	0.82**	0.89*	0.78**	0.55*	-0.37	0.92**

der Biomassesteigernde Effekt von *A. muscaria* kaum mehr meßbar. Die Pflanzen zeigten eine annähernd gleiche Entwicklung wie jene, welche ausschließlich mit *C. geophilum* beimpft wurden. Die Wurzelspitzen wurden dabei jedoch von beiden Pilzpartnern nahezu gleich häufig kolonisiert. Eine Ungleichverteilung der Mykorrhizen in der Mischbeimpfung zugunsten von *Cenococcum* scheidet somit als Erklärung für das oben geschilderte Phänomen aus. In Vorversuchen konnte anhand von Mischbeimpfungen auf Agar-Platten auch keine ein- bzw. gegenseitige Beeinträchtigung des Kolonienwachstums beobachtet werden.

Die mit *A. muscaria* beimpften Sämlinge entwickelten durchwegs deutlich ausgeprägte Mykorrhizen mit bis zu 50 µm dicken Hyphenmänteln. *C. geophilum* hingegen bildete häufig nur fragmentarische Mantelstrukturen, obwohl in allen Fällen stichprobenartiger anatomischer Untersuchungen ein gut ausgeprägtes, bis zum Zentralzylinder reichendes Hartigsches Netz beobachtet werden konnte. Darüberhinaus wuchs der Pilz häufig intrazellulär, wobei periphere Parenchymzellen abgebaut wurden. Dieses Kolonisierungsverhalten entspricht weitgehend einem Muster (Übergänge zwischen Ektomykorrhiza, Ektendomycorrhiza und Pseudomykorrhiza) wie es von Wilcox & Wang (1986) für vier weitere imperfekte Pilzarten dokumentiert wurde.

Shaw & al. (1982) fanden in ihrer Untersuchung an *Picea sitchensis*, daß *C. geophilum* im Vergleich zu *Laccaria laccata* und *Pisolithus tinctorius* unter streßfreien Bedingungen deutlich langsamer mykorrhiziert. In diesem Zusammenhang muß erwähnt werden, daß unsere Versuche bereits nach 3 Monaten ausgewertet wurden. Metzler & Oberwinkler (1989) führten ihre Versuche über einen Zeitraum von fünf Monaten nach der Beimpfung durch, Wilcox & Wang (1987) über sieben Monate. Hingegen kann *A. muscaria* auch bei relativ geringer Photosyntheserate der Wirtspflanze und somit auch an sehr jungen Pflanzen rasch Mykorrhizen ausbilden (Shaw & al., 1982). Bemerkenswert ist in diesem Zusammenhang die unerwartet niedrige Gesamtmykorrhizafrequenz von 26% in der Mischbeimpfung. Sowohl *A. muscaria* als auch *C. geophilum* wurden in ihrer Mykorrhizierungsfähigkeit signifikant beeinträchtigt, obwohl beide Pilze etwa gleich häufig die Wurzelspitzen besiedelten. Eine befriedigende Erklärung für dieses Phänomen kann trotz der relativen Einfachheit des verwendeten Versuchssystems zur Zeit nicht gegeben werden.

Als weiteres, eigentümliches Verhalten konnte im *Cenococcum*-Ansatz eine signifikant negative Korrelation der Mykorrhizafrequenz mit allen anderen Parametern wie Gesamtbiomasse, Sproß- und Wurzellänge, Gesamtanzahl der gebildeten Wurzelspitzen usw. gefunden werden. Auf schwächer entwickelten Pflanzen (bezogen auf

die Biomasse) kolonisierte *C. geophilum* einen deutlich höheren Prozentsatz von Wurzelspitzen. In der Mischbeimpfung ist ein solches Verhalten nur andeutungsweise (nicht signifikant) zu erkennen. Die Mykorrhizafrequenz von *C. geophilum* korreliert u.a. auch mit der Anzahl der Wurzelspitzen negativ, was widersprüchlich erscheint, da Mykobionten nach erfolgter Mykorrhizierung durch synthetisierte Wachstumsstoffe die Pflanzenwurzeln im allgemeinen zu vermehrter Verzweigung anregen sollen. Solche positiven Korrelationen werden z. B. von Meyer (1989) illustriert. Im vorliegenden Fall könnte *C. geophilum* mehr Nährstoffe von den schwächeren, noch weniger assimilierenden Sämlingen abziehen, als diese ohne Einschränkung ihres eigenen Wachstums abzugeben vermögen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die Frage nach der wachstumsfördernden Effizienz von *C. geophilum* zu überraschenden Ergebnissen führt, wenn der erzielte Biomassezuwachs (Differenz gegenüber dem Kontrollansatz in mg TG) zur Anzahl der dabei gebildeten mykorrhizierten Wurzelspitzen in Beziehung gesetzt wird: Das errechnete Verhältnis für *C. geophilum* lag 2,5mal höher als für *A. muscaria*.

Literaturverzeichnis

- Agerer, R. (1991). Characterisation of ectomycorrhiza. – In: Norris, J. R. & al. (eds.). Methods in microbiology. Vol. 23. Academic Press, London: 25–73.
- Blaschke, H. (1986). Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung mykorrhizierter Feinwurzeln von Fichten in Waldschadensgebieten. – Forstw. Cbl. 105: 477–487.
- Holopainen, T. (1989). Ecological and ultrastructural responses of scots pine mycorrhizas to industrial pollution. – Agriculture, Ecosystems and Environment 28: 185–189.
- Hung, L. L. & J. M. Trappe (1983). Growth variation between and within species of ectomycorrhizal fungi in response to pH in vitro. – Mycologia 75: 234–241.
- Kottke, I., M. Gutenberger, R. Hampp & F. Oberwinkler (1987). An in vitro method for establishing mycorrhizae on coniferous tree seedlings. – Trees 1: 191–194.
- Meier, S. (1991). Quality versus quantity: optimizing evaluation of ectomycorrhizae for plants under stress. – Environ. Pollut. 73: 205–216.
- W. P. Robarge, R. I. Bruck & L. F. Grand (1989). Effects of simulated rain acidity on ectomycorrhizae of red spruce seedlings potted in natural soils. – Environ. Pollut. 59: 315–324.
- Mejstrik, V. K. & H. H. Krause (1973). Uptake of ^{32}P by *Pinus radiata* roots inoculated with *Suillus luteus* and *Cenococcum graniforme* from different sources of available phosphate. – New Phytol. 72: 137–140.
- Metzler, B. & F. Oberwinkler (1989). *Pinus sylvestris* mycorrhizae and their reaction to acidity in vitro—aspects of bioindication. – Agriculture, Ecosystems and Environment 28: 339–342.
- Mexal, J. & P. P. Reid (1973). The growth of selected mycorrhizal fungi in response to induced water stress. – Can. J. Bot. 51: 1579–1588.

- Meyer, F. H. (1987). Extreme Standorte und Ektomykorrhiza (insbesondere *Cenococcum geophilum*). – *Angew. Botanik* 61: 39–46.
- (1989). Fungi and decline of forests. In: *Centro Studi Per La Flora Mediterranea* (eds.). *Fungi Atque Loci Natura. Atti del IV Convegno Internazionale di Micologia 1987*. Borgo Val di Taro (PR), Italy: 53–82.
- Pigott, C. D. (1982). Survival of mycorrhiza formed by *Cenococcum geophilum* Fr. in dry soils. – *New. Phytol.* 92: 513–517.
- Ponge, J. F. (1990). Ecological study of a forest humus by observing a small volume. – *Eur. J. For. Path.* 20: 290–303.
- Saleh-Rastin, N. (1976). Salt-tolerance of the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. – *Europ. J. Forest. Pathol.* 6: 184–187.
- Shaw, C. G., R. Molina & J. Walden (1982). Development of ectomycorrhiza following of containerized Sitka and white spruce seedlings. – *Can. J. For. Res.* 12: 191–195.
- & R.C. Sidle (1983). Evaluation of planting sites common to a southeast Alaska clear-cut. Available inoculum of the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum*. – *Can. J. For. Res.* 13: 9–11.
- Trappe, J. M. (1964). Mycorrhizal hosts and distribution of *Cenococcum graniforme*. – *Lloydia* 27: 100–106.
- Wilcox, H. E. & C. J. K. Wang (1987). Mycorrhizal and pathological associations of dematiaceous fungi in roots of 7-month-old tree seedlings. – *Can. J. For. Res.* 17: 884–899.

(Manuscript accepted 6th June 1994)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia Beihefte](#)

Jahr/Year: 1995

Band/Volume: [10](#)

Autor(en)/Author(s): Thurner S., Pöder Reinhold

Artikel/Article: [Konkurrenzverhalten von Amanita muscaria und Cenococcum geophilum bei in vitro- Ektomykorrhizasynthesen an Picea abies 192-205](#)