Watling, R. & N.M. Gregory (1981)- Census Catalogue of World Members of the Bolbitiaceae. Bibliotheca Mycologica, 91. Vaduz

Watling, R. & H. Knudsen (1961)- Fire interessante arter i Gulhatfamilien (Bolbitiaceae) fra Danmark. Svampe *4:74-76.*

Die Mykorrhiza und ihre Entwicklung unter dem Einfluß verschiedener Umweltfaktoren

The author gives a survey of todays knowledge about the research on ectomycorrhiza. The symbiosis between trees and higher fungis serves the supply of the fungi with carbohydrates as well as to provide the host with water and minerals. Besides the function as a reserve the sheating with mycelium protects the tree's roots against parasites and immissions.

Dependent of the species mycorrical fungi show differences of the optimal pH value, the scale of temperature, the demands concerning soil and light.

Mycorrhical fungi increase the development of trees; many delicious mushrooms are among them. Therefore, mycorrhiza is used for affore-station and a technology for cultivating truffles was developed.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird eine Übersicht über den heutigen Kenntnisstand der Ektomy-korrhizaforschung gegeben.
Die Symbiose zwischen Bäumen und höheren Pilzen dient einerseits der Kohlehydratversorgung des Pilzes, zum anderen der Wasser- und nineralstoffanlieferung an den Wirtsbaum. Neben der Funktion als Reserveorgan kann die Ummantelung mit Mycel die Baumwurzel gegen Parasiten und Immissionen schützen.
Mykorrhizapilze zeigen artabhängige Unterschiede in Bezug auf den optimalen pH-Wert, das Temperaturspektrum sowie Boden- und Lichtansprüche.

Die Wachstumsförderung von Mykorrhizapilzen an Bäumen und die Tatsache, daß sich unter ihnen geschätzte Speisepilze befinden, führte zu ihrer Nutzung bei Aufforstungen und der Entwicklung einer Technologie zur Trüffelkultur.

EINLEITUNG

Als Frank (1685) "Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze" berichtete, wurde der Grundstein für die heutige Mykorrhizaforschung gelegt.

Die Mykorrhiza wird als "Zusammenleben von Pilzen mit einer hoheren Grünpflanze" definiert (Srvcek et al., 1979), wobei das Pilzmyzel entweder in die Wurzelzellen hineinwächst (endotrophe Mykorrhiza) oder die Wurzel durch den Pilz ummantelt wird, der zwischen den Zellen in die Wurzelrinde eindringt (Abb. 1) (Jahn, 1949; Harley, 1971a). Dieser Art der Symbiose, der ektotrophen Mykorrhiza, soll im Folgenden unsere Aufmerksamkeit gelten, da sie hauptsächlich von hoheren Pilzen gebildet wird.

PARTNER DER MYKORRHIZA

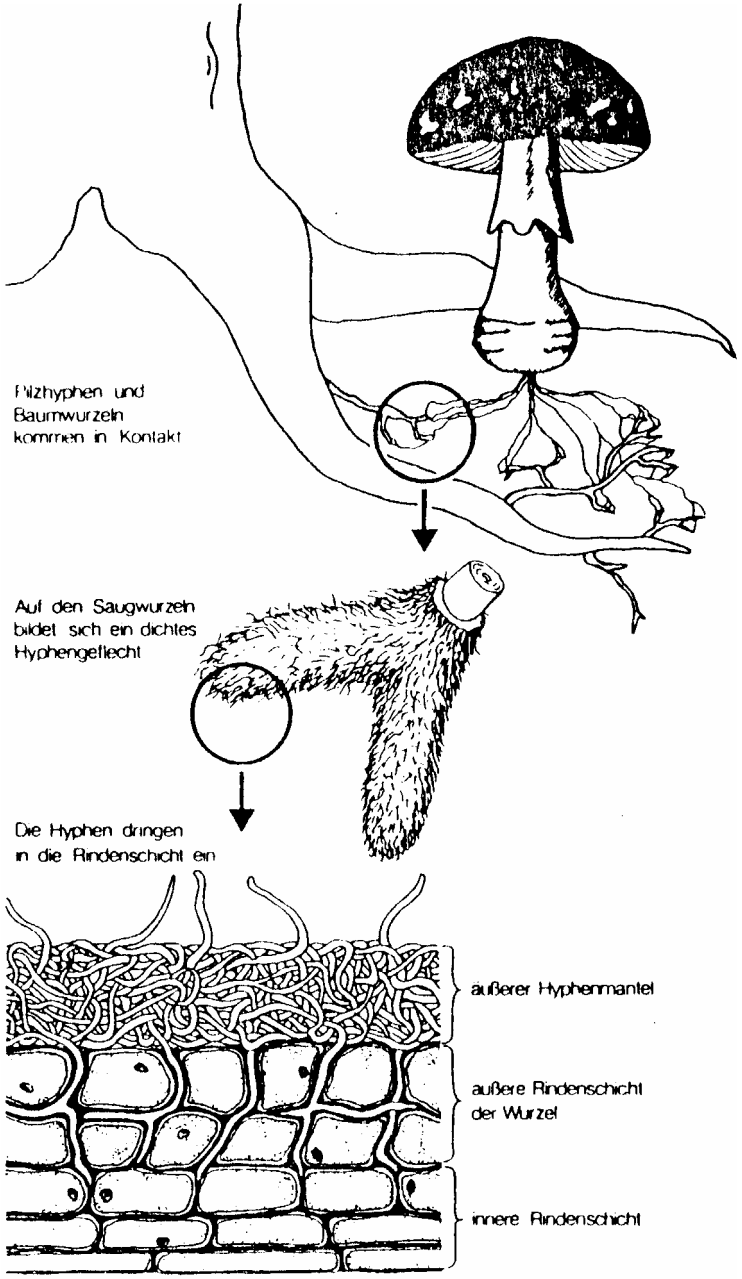
Über 100 Basidiomyceten, darunter so beliebte Arten wie der Steinpilz oder der Pfifferling, wurden bis heute als Mykorrhiza-bildner erkannt (Harley, 1971a). Sie sind meist unfähig, Cellulose und Lignin abzubauen (Harley, 1971a; Oelbe, 1981/82). Hierdurch unterscheiden sie sich von pilzlichen Saprophyten. Zur Deckung ihres Kohlehydratbedarfes sind sie auf andere Quellen, nämlich die Versorgung durch einen Wirtsbaum, angewiesen. Harley (1973) schätzte, daß 10 % der vom Gastbaum gebildeten Kohlenhydrate von Ektomykorrhizapilzen verbraucht werden.

Bei der Wahl des Wirtes bestehen erhebliche Unterschiede zwischen den Pilzarten. Während Amanita muscaria sowohl mit Lärche, Kiefer, Fichte, Douglasie als auch mit der Birke in Symbiose leben kann (Melin, 1923b; 1925; Mason et al., 1983), ist Suillus placidus so spezialisiert, daß er nur mit fünfnadeligen Kiefern - bei uns der Weymouthkiefer - eine Mykorrhiza ausbildet (Jahn, 1949). Man nimmt an, daß die "Partnerwahl" der Symbionten genetisch kontrolliert wird (Mason et al., 1963). Tabellarische Aufstellungen von Basidiomyceten mit ihrem Symbionten sind bei Mou-sain (1978), Moser (1958a) und Harley und Smith (1983) nachzuschlagen.

AUSBILDUNG UND LEBENSZYKLUS DER MYKORRHIZA

Die Infektion der Wurzel der höheren Pflanze durch den Pilz erfolgt vom Boden aus, wobei das Inokulum in Abhängigkeit von der Pilzart in verschiedenen Formen vorliegen kann. Es kann sich dabei sowohl um Sparen als auch um Mycel handeln. Die Übertragung durch Sporen ist in vielen Fällen relativ einfach, so daß sie bereits - wie im Fall von Tuber spp. - im großtechnischen Einsatz zur Anzucht von Mykorrhizabäumen angewandt wird (Moser, 1958a; Fox, 1978; Cevalier und Grente,

Abb. 1: Die Ausbildung der ektotrophen Mykorrhiza



1978). Bei Lactarius-Arten dagegen konnte über Sporen keine Mykorrhizabildung erreicht werden. Dieser Pilz besiedelt junge Birken nur über Mycelstränge, die noch mit dem "Mutterbaum" verbunden sind und somit ständig mit Nährstoffen versorgt werden (Flemming, 1983).Die Anziehungskraft der Baumwurzel auf den Pilz beruht auf der Ausscheidung selektiver Phytohormone, unter deren Einfluß das Hyphenwachstum um das 2-3fache gesteigert wird (Picea abies und Piloderma croceum) (Nylund und Unestam, 1982). Bei der Fichte werden die kurzen Wurzeln schnell von Mycel umsponnen und ein pseudoparenchymatischer Mantel gebildet, von dem aus die Hyphen mit Hilfe von Enzymsekretion an ihrer Spitze die Mittellamellen befallen. Nach dem Durchdringen von 2-3 Zellschichten erfolgen Verzweigungen, die schließlich als kompakte Schicht interzellularer Hyphen das sogenannte Hartig'sche Netz bilden (Hacskaylo, 1983). Dieser Vorgang ist für die Ektomykorrhizapilze typisch. Es gibt jedoch Unterschiede zwischen den Arten. So berichten Nylund und Unestam (1982), daß das Eindringen der Hyphen in der Mittellamelle von Tannen primär auf mechanischem Wege erfolgt.

Die weitere Entwicklung der Mykorrhiza hängt von dem Angebat an verfügbaren Kahlehydraten in und um der Gastwurzel ab: Je mehr Kohlenhydrate ausgeschieden werden, umso besser entwickelt sich der Pilz (Hacskaylo, 1983). So verwundert es nicht, daß bei schwach entwickelten Sämlingen sich nur schwer eine Mykorrhiza ausbildet (Melin, 1925) und schwache Zellen zuweilen durch den Angriff des Pilzes absterben (Nylund und Unestam, 1982).

Die Versorgung des Pilzes mit Assimilaten erfolgt durch die Bildung eines "sinks", der bewirkt, daß in verstärktem Maße Kohlenhydrate basi-petal transportiert werden (Harley, 1971a; Reid et al., 1983). Dadurch steigt die Photosyntheserate des Wirtsbaumes in prozentualer Proportion zum Wachstum des Pilzes (Kidd und Reid, 1981).

Der Anteil des Mykorrhizapilzes an der Biomasse im Wurzelsystem beträgt zwar nur ca. 10 %, jedoch werden 50 % der Wurzeln von Mycel ummantelt (Alexander und Fairley, 1983). Bei Birken befinden sich 40 % des Gesamt-mycels innerhalb der Pflanzenwurzel (Harley, 1971a). In seinem Gewebe kontrolliert der Wirt den Pilz durch eine Unterdrückung der Enzymaktivität und die Regelung der Morphologie (Nylund und Unestam, 1982) sowie durch Hormone. So wirken Auxine und Giberelline hemmend, und Cytokinin bis zu einer bestimmten Konzentration stimulierend auf das Wachstum (Gogala, 1981).

Nicht nur der Baum, auch der Mykorrhizapilz bildet Wachstums-regulatoren, die auf den Wirt einwirken. So wird einerseits die Wurzelausbildung in Länge und Anzahl gefördert (David et al., 1983; Mason et al., 1983; Rothwell et al., 1983), zum anderen die Vitalität des Organismus gesteigert (Alexander und Fairley, 1983; Nylund und Unestam, 1982).

Die Lebensfähigkeit von Feinwurzeln mit ihrer Mykorrhiza wird auf 1-3 Jahre geschätzt. Es wurde jedoch auch von 8 Jahre alten Mykorrhizen berichtet. Das Altern, begleitet von Zersetzung, also das Absterben der Pilzmycelien, wird durch Streß des Baumes, wie Trockenheit, Staunässe, Entblätterung, extreme Bodentemperaturen, Parasitismus, sowie die innere Hormonsteuerung des Baumes ausgelöst (Fogel, 1980).

DIE FUNKTIONEN DES MYKORRHIZAPILZES IN HINBLICK AUF DEN BAUM

- Wachstumsstimulierung

Nach der Etablierung des Mykorrhizapilzes vollziehen sich sichtbare Veränderungen am Wirtsbaum. Mason und seine Mitarbeiter (1977) beobachteten Veränderungen der Stammstruktur nach der Inokulation von Birkensämlingen mit Amanita muscaria: Der Stammdurchmesser wuchs erheblich, die Neubildung und Entwicklung der Borke vollzog sich sehr viel schneller, die Xylemnverdickung erfolgte gleichmäßiger und intensiver. Last und Mitarbeiter (1983) konnten zudem durch Laccaria laccata an Sitkafichten eine Lipidanreicherung in den subepidermalen Zellschichten feststellen. über diese Veränderungen, die jungen Bäumen nach dem Auspflanzen eine bessere Entwicklung ermöglichen, wurde von vielen Autaren berichtet. So stellten Bledsoe und Zasoski (1983) eine Erhöhung der Trockensubstanz an Wurzel und Sproß, Melin (1983) eine größere aktive Wurzeloberfläche und damit eine erhöhte Stoffwechselaktivität fest.

Bei Sitkafichten kannte der. Zuwachs um 100 % erhöht (Mason et al., 1983), bei verschiedenen Kiefernarten sowohl eine 2-3fache Steigerung der organischen Substanz (Mousain et al., 1978) als auch eine Stimulierung des Hohenwachstums durch Pisolithus tinctorius um 36-69 % erzielt werden (Lee und Koo, 1983). Ein derartiger Effekt trat bei der Beimpfung mit Thelephora Tabelle nicht auf. Es fördert also nicht jeder Mykorrhizapilz die Entwicklung seines Wirtes.

Möglicherweise sind die Erfahrungen von Valjalo (1978) mit Hebelama cylindrosporum und Castanea sativa sowie von Molina (1982) mit Laccaria laccata an Koniferensämlingen auf dieses Phänomen zurückzuführen. Molina vermutet jedoch auch, daß der Assimilationsverbrauch des Pilzes zu hoch für die Jungbäume war, so daß mykorrhizalose Sämlinge schneller wuchsen.

Diese Berichte sind jedoch in der Minderzahl. Die Förderung der Bäume, besonders auf suboptimalen Standorten, durch eine Ektomykorrhiza beruht auf mehreren Faktoren, wie Nährstoff- und Wasserzufuhr, hormonelle Beeinflussung des Wirtes, sowie Schutz vor Parasiten.

- Nährstoffaufnahme

Tab. 1 zeigt, daß vor allem die Phosphataufnahme erhöht wird. Dieser Effekt ist nicht nur auf den Transport von Phosphat über Mycelien an die Wurzel, sondern auch auf die spezielle Fähigkeit von Mykorrhizapilzen zur Phosphataseproduktion zurückzuführen. Das Enzym wird in Abhängigkeit von organischem Phosphor im Substrat gebildet: Je ärmer das Nährmedium ist, desto mehr Phosphatasen werden vom Pilz produziert (Digh-ton, 1983). So lassen sich die Differenzen zwischen den Angaben verschiedener Autaren auf Unterschiede im Substrat zurückführen. Zusätzlich muß darauf hingewiesen werden, daß nicht jeder Pilz die gleiche Fähigkeit zum Nährstaffaufschluß besitzt, wodurch die Unterschiede noch verstärkt werden.

Während Melin (1958) davon ausging, daß Stickstoff von Mykorrhizapilzen nur als Ammonium-Ion aufgenommen wird, stellte Littke (1982) auch Nitrat-adsorbtion, vor allem bei geringerem Nitratgehalt des Bodens, fest. Die Weitergabe an den Wirt erfolgt wahrscheinlich als organische N-Verbin-dung (Melin, 1958).

Die Aufnahme von Kalium, Zink und Kupfer wird durch den Pilz verstärkt, die von Kalzium vermindert (Mousain et al., 1978; Valjalo, 1978). Bei Mangan und Magnesium konnten keine Unterschiede festgestellt werden (Mousain et al., 1978).

- Wasserversorgung

Die wichtige Rolle des Mykorrhizamycels bei der Wasserzufuhr zeigt ein Experiment von Brownlee und seinen Mitarbeitern (1983), die erfolgreich die Wasserversorgung von Kiefern

Tabelle1: Die Erhöhung der Nährstoffaufnahme durch Mykorrhiza-pilze im Vergleich zur mykorrhizalosen Pflanzeterrestris

	Nährelement			
Baum/Pilz				Autor
	Stickstoff	Phosphor	Kalium	
Pinus sp.	86 %	234 %	75 %	Hatch, 1936
Pinus densi/ Pisolithus tinctor	188 %	144 %		Lee u. Koo, 1983
Pinus pineaster/ Hebeloma cylindrosporum	50 %	300-400 %		Mousain et al., 1978
Pseudots. menziesii		300 %		Bledsoe u. Zasoki, 1983

sämlingen für 10 Wachen nur über Mycel-stränge vornahmen. Die Ausbildung von Mykorrhizen kann bei Abnahme des verfügbaren Wassers sogar noch verstärkt werden (Pattulo und Marshal, 1977). Einige Mykorrhizapilze scheinen spezielle Mechanismen gegenüber einem Wassermangel entwickelt zu haben, die es ihnen ermöglichen, bei einer relativen Feuchte zu wachsen, die unter dem Welkepunkt von Pinus-arten liegt (Bowen und Theodorou, 1973; Mexal und Reid, 1973).

- Schutz- und Reservefunktion

Neben Wasser und Nährsalzen wird auch ein Assimilattransport über Mycel-stränge nachgewiesen (Brownlee et al., 1973! Reid und Woods, 1969). Die-se Stränge verbinden u. a. den "Mutterbaum" mit Sämlingen. Sie dienen zur Versorgung mit Kohlenhydraten, da die jungen Bäume ihren Bedarf aufgrund ungünstiger Lichtver-hältnisse, wie sie im Untergehölz häufig herrschen, nicht selbständig decken können. Hier spielt die Symbiose zwischen höherer Pflanze und Pilz eine wichtige Rolle für die Selbstverjüngung der Wälder.

Die Mykorrhiza ist jedoch nicht nur Transportmittel, sondern übernimmt auch die Funktion eines Reserveorgans. Sie ist in der Lage, Nährstoffe im Gewebe vor Auswaschung zu schützen (Fogel, 1980) und als Kohlenhydratreserve zu dienen (Harley, 1971a).

Die Ummantelung der Baumwurzel mit Mycel bietet eine biologische Barriere gegen Chlor und Toxine im Boden, sowie gegen Infektionen (Grente et al., 1974; Poitou und Delmas, 1978; Zak, 1964) (Tab. 2). So sind My-korrhizasämlinge der Kiefer im

Gegensatz zu ihrer sonstigen Empfindlichkeit resistent gegenüber einer Phytophtora-Infektion (Marx und Davey, 1967). Der Schutz der Rhizosphäre erfolgt durch flüchtige oder gut diffundierbare Hemmsubstanzen (Perrin und Grabaye, 1983) bzw. wasserlösliche Antibiotika des Pilzes (Sohn, 1981), sowie durch die Induktion zur Bildung phenolartiger Substanzen in der Wurzelrinde (Sylvia, 1983). Häufig beruht die fungizide Wirkung auf einer Hemmung der Sporenkeimung (Garrido et al., 1982; Sylvia, 1983).

Tabelle 2: Der biologische Schutz von Mykorrhizapilzen gegenüber Schaderregern.

Baum / Pilz	bekämpfter Parasit	Autor
Pseudotsuga menziesii/ Laccaria laccata	Fusarium oxysporum	Sylvia, 1983
Pinus taeda/Pisolithus tinctorius	Fusarium oxysporum	Sohn, 1981
Pinus echinata/Mykorr.	Phytophtora cinnamoni	Marx u. Darvey, 1967
Fagus sp./Hebeloma crustuliniforme	Phytium spp.	Perrin u. Grabaye, 1983
Pinus sp./Russula sp.	Dothistroma pini Diplodia pinea Armillariella sp.	Garrido et al., 1982
Pinus sp., Picea sp., Tsuga sp./Tricholoma matsutake	Trichoderma sp. Mortierella sp.	Ogawa, 1974

Neben pilzlichen Schaderregern werden in der aktiv wachsenden Wurzelzone auch Aktinomyceten und Bakterien unterdrückt (Ogawa, 1974; Kawai und Ogawa, 1981).

NATÜRLICHE EINFLÜSSE AUF DIE MYKORRHIZA

- pH

Tabelle 3 zeigt, daß Mykorrhizapilze in einem sehr weiten pH-Spektrum, vor allem im sauren Bereich, wachsen. Die Milieuansprüche sind artenabhängig. So zieht Morchella sp. ein saures Substrat vor, während Tuber melanosporum einen Mindestgehalt an Kalk, bzw. einen höheren pH verlangt (Delmas und Poitou, 1978; Delmas et al., 1981). Der früher für Mykorrhizapilze angenommene optimale pH-Wert von 5 ist generell nicht zutreffend (Harley, 1971; Melin, 1925). Der pH hat jedoch einen erheblichen Einfluß auf die Physiologie des Mycelwachstums. Gyurko (1978) untersuchte einige Mykorrhizapilze (s. Tab. 3) in zwei verschiedenen Malzextraktlösungen, von denen eine einen pH unter, die andere einen pH-Wert über 5 besaß. Während im sauren Nährboden unter hohem Sauerstoffverbrauch und

Tabelle 3: Die Ansprüche von Mykorrhizapilzen an den pH-Wert des Nähr-substrats.

Pilz	pH-Wert			Autor
	Spanne	Optimum	Frukt	
Boletus edulis	4-7	ca. 5	5-6	Oyama et al., 1974
Morchella spongiola	ca. 7	-	un-	Delmas und
Morchella crassipes	5,5-7	-	ter	Poitou, 1978
Morchella costata	5,5-7	-	5,5	
Boletus sp.				Gyurko, 1978
Suillus sp.	3-6,8	-	-	
Amanita sp.				
Leccinum sp.				
Xerocomus sp.				
Hebeloma crustuliniforme		7	-	Hung und Trappe, 1981
Cenococcum geophile	3-6	4	-	
Rhizopogon vinicolor	3-6	3	-	
Philoderma bicolor	4-6	5	-	
Amanita muscaria		6	-	
Laccaria laccata	4-6	6	-	
Suillus laxei		6	-	
Pisolithus tinctorius				
var. 1	3-5	5	-	
var. 2	3-6	6	-	
Telespora americana	3-6	6	-	

Ansäuerung des Mediums üppiges Luftmycel gebildet wurde, wuchsen beim hohen pH-Wert primär submerse Kolonien, die eine intensive Stärkehydrolyse zeigten, die Wasserstoffionenkonzentration der Umgebung jedoch kaum beeinflußten. Gyurko bezeichnete den pH-Wert von 5 als kritischen Punkt. Er stellte die Theorie auf, daß unterhalb von ihm der Pilz das symbionti-sche Erdmycel ausbildet und oberhalb das Mycel entsteht, welches sich unter natürlichen Bedingungen in der Wirtswurzel befindet.

- Boden

Auch bezüglich der Bodenart scheinen Mykorrhizapilze weitgehend tolerant zu sein. Delmas und seine Mitarbeiter (1981)

berichteten, daß es im Falle von Tuber melanosporum keinen typischen "Trüffelboden" gäbe. Es gibt jedoch artabhängige Anspruchsunterschiede. So wachsen Tirmania sp. und Terfezia sp. in Kies und Gipswüsten (Awaman und Alsheikh, 1978), während Morchella costata saure Lehmböden bevorzugt (Delmas und Poitou, 1974). Delmas und seine Mitarbeiter stellten in zahlreichen Arbeiten das Auftreten von Hebeloma sp., Morchella sp. und Tuber sp. auf den ver-schiedensten Bodenarten fest, sofern ein Minimum an Kalk und organischer Substanz vorhanden war (Delmas und Poitou, 1978; Delmas et al., 1981; Grente et al., 1974; Mousain et al., 1978).

Sie kamen jedoch zu dem Schluß, daß extreme Standorte wie auch Gartenerden mit zu hohem Nährstoffgehalt für eine Mykorrhizaausbildung ungünstig sind (Garbaye, 1983).

Die Sauerstoffversorgung ist durch das Wachstum der Pilze in einer Tiefe von 1-20 cm normalerweise gewährleistet (Fogel, 1980; Ogawa, 1974). Melin (1925) befürchtete jedoch bei älteren Rohhumusdecken einen ungenügenden Gasaustausch, und auch Grente und Mitarbeiter (1974) führen den Rückgang der französischen Trüffelernten unter anderem auf eine übermächtige Humusschicht zurück.

- Licht

Das Licht kann die Mykorrhiza sowohl direkt über den Pilz als auch direkt über den Wirt beeinflussen: Eine hohe Lichtintensität führt beim Baum zu einer intensiveren Photosynthese, einer höheren Kohlenhydrat-produktion und somit zu einer besseren Versorgung des Symbionten (Garbaye, 1983; Harley, 1969; Reid et al., 1983). Auch die Cytokininbil-dung in der Pflanze, die einen direkten Einfluß auf den Pilz hat, wird von Lichtintensität und Langtag gesteuert (Gogala, 1981). Maser (1958b) konnte keine Unterschiede zwischen Licht- und Dunkelkulturen von Suillus sp. feststellen. Bei Leccinum scabrum dagegen trat eine Hemmung unter dem direkten Einfluß des Lichts auf. Für den Anbau von Tuber melanosporum hat sich dagegen eine gemäßigte Lichtmenge von 50 % der Sonneneinstrahlung als optimal erwiesen (Grente et al., 1974).

- Temperatur

Die Daten für den optimalen Temperaturbereich von Mykorrhiza-pilzen sind für die einzelnen Arten sehr unterschiedlich und umfassen Spannen von 20-26° C (Moser, 1958c), 18-27° C (Harley, 1969) und 18-24° C (Parke et al., 1981). Während Boletus edulis, Boletus aereus, Lyophyllum aggregatum und Tricholoma matsutake ein Temperaturoptimum von 25-30° C besitzen, aber im Bereich von 20-35° C wachsen (Oyama et al., 1974), stellten Parke und Mitarbeiter (1981) bereits bei 24° C eine physiologische Störung und bei 29° C eine fast vollständige Dezimierung der Mykorrhiza an Pseudotsuga menziesii fest.

EINFLÜSSE DES MENSCHEN AUF DIE MYKORRHIZA

- Anbau und Nutzung

Der Rückgang der Trüffelproduktion Frankreichs in den letzten 100 Jahren um ca. 90 % veranlaßte zu weitreichenden Untersuchungen über die Ökologie und einen möglichen Anbau von Tuber spp. (Grente et al., 1974). Aufgrund der Forschungsergebnisse wurde eine Technologie für eine erfolgreiche Trüffelkultur erarbeitet (Chevalier und Grente, 1978).

Eine weitere Nutzung der Mykorrhiza erfolgte bei der Anzucht von Obstgehölzen und der Aufforstung schwieriger Gebiete, wie Hochlagen, Kar-sten und Dünen (Harley und Smith, 1983; Moser, 1956, 1958a, 1958b, 1958c; Rinaldelli, 1983).

- Düngung

Die Mykorrhiza selbst wird oft, aufgrund ihrer physiologischen Wirkung, als "Dünger-Ersatz" angesehen (Harley, 1971a; Zak, 1964).

Ein hoher Nährstaffgehalt im Substrat scheint jedoch negativ mit der Ausbildung von Mykorrhizen zu korrelieren (Moser, 1958c; Reid et al., 1983; Rudawska, 1981; Slankis, 1973). So erfuhren Alexander und Fair-ley (1983), daß Cenococcum geophile nach einer Ammoniumsulfatdüngung von 300 kg N/ha Picea sitchensis im Vergleich zur ungedüngten Kontrolle um 15 % weniger besiedelte. Gleichzeitig wurde jedoch die Mortalität um 30 % verringert, so daß der Nährstoffzusatz bezüglich der Gesamtbiomas-se eine positive Bilanz ergab.

Auch andere Autoren berichten von positiven Effekten durch Düngergaben: 4,5 kg N/ha ermöglichen Pisolithus tinctorius die beste Ausbreitung an Pinus echinata, und der Besiedlungserfolg von Picea sitchensis stieg mit zunehmenden Ammoniumsulfatgaben

(75, 150, 300 kg N/ha) (Alexander und Fairley, 1981! Crowley und Maronek, 1981).

Poitou und Delmas (1978) empfehlen für den Trüffelanbau Düngergaben in Abhängigkeit von der Bodenart, wobei ein C:N-Verhältnis von 10 angestrebt wird.

Auch das C:P-Verhältnis hat einen erheblichen Einfluß auf die Pilzentwicklung. Die Erfassung der optimalen Werte scheint jedoch auf Schwierigkeiten zu stoßen.

Während Rupp und Mudge (1982) an Pinus mugo mit steigendem C:P parallel eine bessere Ausbreitung von Pisolithus tinctorius feststellten, erreichten Reid und seine Mitarbeiter (1983) die beste Entwicklung dieses Pilzes bei einem C:P-Verhältnis von 2, die schlechteste von 8. Eine Phosphatdüngung wird für die Mykorrhizaausbildung von Delmas et al. (1981) als unnötig, von Moser (1958c) als schädlich erachtet. Eine Kalkgabe ist höchstens bei kalkliebenden Pilzen angebracht, während Borgaben, wie sie zur Steigerung der Frosthärte im Forst angewandt werden, Mykorrhizapilze hemmen (Moser, 1958c).

- Pflanzenschutz

Tabelle 4 zeigt die Wirkung einiger Pflanzenschutz- und Desinfektionsmittel. Häufig sind Hemmungen festzustellen. Es ist jedoch hierbei zu berücksichtigen, daß die in Laborversuchen gefundene Unterdrückung der Pilze im Freiland oft nicht auftritt (Lake et al., 1981). So stellte Kelley (1982) zwei Monate nach einer Triadimefonausbringung keine Wirkung auf die Fruchtkörperbildung von Pisolithus tinctorius und Thelephora terrestris fest. Die Hemmwirkung von Herbiziden (Gramoxone) auf die Symbionten ist in Zusammenhang mit Schädigungen der Wirtspflanze zu sehen (Cudlin et al., 1983).

Interessant ist die selektive Wirkung von Pflanzenschutzmitteln auf Mykorrhizapilze und Nicht-Mykorrhizapilze (Tab. 5).

IMMISSIONEN

- Schwermetalle

Bei der Umweltbelastung durch Schwermetalle wird besonders auf die mögliche Schädigung durch Aluminium- und Mangan-Ionen, deren Menge aufgrund einer Verschiebung der Bodenlösung in einen niedrigen pH-Bereich zunimmt, hingewiesen (Ulrich, 1983). Es wird vermutet, daß hohe Aluminiumkonzentrationen die Pilz-

Tabelle 4: Wirkung verschiedener Pflanzenschutzmittel auf die Entwicklung von Mykorrhizapilzen

Pilz	Hemmung durch (Aufwandmenge)	keine Hemmung (Aufwandmenge)	Autor
Pisolithus tinctorius	Triadimefon (5ppm)		Kelley, 1982
Suillus luteus	"		
Suill. cothurnatus	"		
Suill. nitreleus	"		
Thelephora terrestr	"		
Cenococcum graniforme	"		
Pisolithus tinct.	Round-up	Garlon, Velpar	Lake et al., 1981
Sclerod. aurantium	(0,5 ppm)	(bis 10 ppm)	
Pisolithus tinct.		Chlorpicrin	Hung et al., 1981
Suillus bovinus		Methylbromid (2 kg/50 m^2)	
Pisolithus arrhizus	Dithane(0,5g/L) Gramoxon (0,0025 g/L)		Cudlin et al., 1983
Mykorrh. an Pinus sp.	Bayleton, Ferbam (nach Vorschrift)		Cline et al., 1981
Pisolithus tinct.		Benomyl (10 mg/Woche)	Pawuk und Barnet, 1981

entwicklung gefährden und somit eine negative Korrelation zwischen Al und Mykrrhizabildung besteht (James et al., 1978; Last et al., 1983; Ulrich 1980

Es gibt jedoch nur wenige wissenschaftliche Untersuchungen über die Unterdrückung von Mykorrhizapilzen durch Immissionen: De Witt und van Dobben (1983) führen das Verschwinden von

Cantharellus cibarius in den Kiefernwäldern auf Luftver-schmutzung und sauren Niederschlag zurück. Garrett (1982) stellte mit seinen Mitarbeitern in vitro eine reduzierte Atmung von Pisolithus tinctorius und Thelephora terrestris unter 5 ppm

Tabelle 5: Die selektive Wirkung verschiedener Pflanzenschutzmittel auf Mykorrhizapilze und Nicht-Mykorrhizapilze

Legende: Reaktion A: Alle Pilze werden gehemmt

Reaktion B: Mykorrhiza-Pilze werden weniger gehemmt als Nicht-Mykorrhizapilze

Reaktion C: Mykorrhizapilze werden gehemmt, nicht aber die Nicht-Mykorrhizapilze

Reaktion	Antibiotika	Fungizide	Herbizide
A	Blasticidin S Polyoxin PS	Thiram	
B	Kasugamycin	Benlate Topsin M Difolatan TBZ	CG 102 MCC Molinate
C		MAF Maneb Phenazim Tachigaren	Paraquat Diquat Benthiocarb BPA C-IPC

(Kaway and Ogawa, 1977)

Ozon und Schwefeldioxydeinfluß fest. Andererseits zeigt der Vergleich zwischen Wurzelstückchen mit und ohne Mykorrhiza, daß bei entsprechender Begasung Wurzeln mit Pisolithus tinctorius um 25 %, mit Thelephora terrestris sogar um 41 % resistenter gegen O_3 waren als mykorrhizalose Wurzeln. Der Mykorrhizamantel bietet somit dem Baum einen Schutz vor Schadstoffen.

Die Beurteilung der unterschiedlichen Ergebnisse kann in erster Linie nur auf der Basis unserer Kenntnisse der Physiologie erfolgen.

Eine direkte Schädigung der Mykorrhiza kann auftreten, wenn der pH-Wert des Bodens unter 3 sinkt (Der Rat von Sachverständigen für Umweltfragen, 1983), einem Säuregrad, bei dem die Pilze nur langsam oder gar nicht wachsen. Zudem bilden sich starke Rohhumusschichten (Bundes-ministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, 1982). Hierdurch wird der Gasaustausch in den oberen Bodenschichten reduziert, mit der Folge einer Sauerstoff-Unterversorgung der Pilze.

Die indirekten Schäden sind stets in Beziehung zum Symbiosepartner zu sehen. Eine Schädigung des Wirts hat eine Schwächung des Pilzes zur Folge, welcher nun seinerseits den Baum schlechter versorgt. Die Symbionten befinden sich auf einer Negativspirale: Durch Blattvergilbung, Nadelschütte und Entlaubung wird die Assimilationsfläche des Wirts reduziert, bzw. zerstört. Die Photosyntheseleistung geht zurück und somit die Kohlenhydratversorgung des Symbionten. Die begrenzten Kohlenhydrate vermindern die Ausbreitung des Mycels. Hierdurch nimmt die Aufnahme und der Transport von Nährsalzen ab. Der Wirt erhält weniger Mineral- und Aufbaustoffe. Dieser Rückkopplungseffekt verstärkt die Schäden durch Immissionen und beschleunigt das Absterben der Mykorrhizapartner.

Die Degeneration des Mykorrhizapilzes bedeutet für den Baum neben der Unterversorgung an Wasser und Nährstoffen und der fehlenden hormonellen Stimulierung des Wurzelwachstums eine erhöhte Infektionsgefahr durch Parasiten. Beim Verschwinden der pilzlichen Ummantelung fallen einerseits seine Schutzmechanismen weg, zum anderen wird den Schädlingen das Eindringen in den Wirt durch freigewordene Interzellularen erleichtert.

Die Wirkung der Aluminium-Ionen scheint jedoch nicht nur von der Konzentration, sondern auch von der Pilzart abzuhängen. So stellte Oelbe (1981/82) bei Tricholoma aurantium keinen Effekt auf Wachstum, Enzymaktivität und Proteingehalt fest, während Pisolithus tinctorius unter Aluminiumeinfluß verlangsamt und über 150 ppm nicht mehr wuchs. Suillus luteus wiederum zeigte erst ab 350 ppm eine Hemmung (Tompson und Med-ve, 1981).

Die Toleranz gegenüber Mangan ist größer. Sowohl Suillus luteus als auch Pisolithus tinctorius wuchsen bis zu bis zu einer Konzentration von 500 ppm Mn+, letzterer in diesem Bereich allerdings verlangsamt. Poi-tou und Delmas (1978) betonen die hohe Resistenz von Mykorrhizabäumen (Tuber sp./Quercus sp.) gegenüber Mangan, das nach Badendesinfektionen freigesetzt worden war.

Große Unterschiede stellten Mc Creight und Schroeder (1982) bei der Hemmwirkung von Cadmium, Blei und Nickel, als Schadstoffe von Autoabgasen, auf 9 verschiedene Mykorrhizapilze in vitro fest. Während Cenococcum graniforme schon bei weniger als 2 ppm Cadmium kein Wachstum mehr zeigte, wurde Thelephora terrestris erst bei 300-350 ppm unterdrückt. Andererseits wurde dieser Pilz bereits bei 14 ppm Nickel an seiner Entwicklung gehindert. Laccaria laccata dagegen breitete sich bis 225 ppm Nickel aus und vertrug die 10-fache Menge Blei.

Bei diesen, im Labor gewonnenen Ergebnissen muß jedoch berücksichtigt werden, daß unter natürlichen Bedingungen der Boden als "sink" für Schwermetalle fungiert und somit die Wirkung auf den Pilz abgeschwächt sein kann.

- Schadgase ("Saurer Regen")

In der letzten Zeit sind verstärkt Waldschäden aufgetreten, als deren Ursache Immissionen angesehen werden. Mindestens 8 % der gesamten Waldfläche der Bundesrepublik Deutschland sind hiervon betroffen (Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, 1982).

Besonders die Schadgase (SO_2, NO_x, Photooxydantien wie Ozon, FH, CIH, Säuren) verursachten neben einer Bodenversauerung eine Reihe von Symptomen an den betroffenen Bäumen: Blattvergilbung, Nadelschütte und Entlaubung, reduzierte Naturverjüngung und Schäden am Feinwurzelsystem (Der Rat von Sachverständigen für Umweltfragen, 1983). Auch über eine Schädigung der Mykorrhiza wird berichtet (Courtois, 1983a; Weiger, 1983). Eine weitere Schwächung des Baumes tritt durch erhöhten Streß auf, indem sich das Wurzelsystem, früher durch die Mykorrhiza "verwöhnt", nun zur Nährstoffversorgung verstärkt ausbreiten muß (Courtois, 1983b).

Auf der anderen Seite bieten gerade Mykorrhizapilze einen Schutz vor zahlreichen Schadquellen.

So wurde das Absterben des Feinwurzelsystems unter anderem auf die Austrocknung und Erwärmung des Bodens zurückgeführt (Bundesministerium für Ernährung, Landwirtschaft und Forsten, 1983). Mykorrhizapilze versorgen den Wirtsbaum nicht nur mit zusätzlichem Wasser, sie sind auch in der Lage, unter für den Baum suboptimalen Feuchtebedingungen zu wachsen und somit ihr Transportsystem aufrecht zu erhalten.

Ein Versuch von Garrett und Mitarbeitern (1983) zeigt weiterhin, daß in Abhängigkeit von der Pilzart erhebliche Toleranzen eines Wirtsbaumes gegenüber O3 und SO2-Begasung erreicht werden können. Die erhöhte Resistenz einiger Pilze gegenüber Schwermetallen und die Möglichkeit, Schwermetalle im Mycel zu speichern, könnten die Konzentration für den Baum unter der Schadensschwelle halten.

KRITISCHE SCHLUSSBETRACHTUNG

Die vorliegende Literaturarbeit gibt einen Einblick in den heutigen Kenntnisstand über die Mykorrhiza höherer Pilze und ihrer Einflußfaktoren.

Die sich teilweise widersprechenden Ergebnisse zeigen, daß es nicht möglich ist, über die "Mykorrhiza" zu referieren, sondern daß allein von einzelnen Pilzarten bzw. Pilz-Baum-Symbiosen gesprochen werden kann. Zu wenig berücksichtigt wird zudem der ökologische Aspekt: Ergebnisse aus Laborversuchen lassen sich oft nicht unter natürlichen Bedingungen reproduzieren. Viele Einflußfaktoren auf die Symbionten sind bisher weder erfaßt noch untersucht worden, und auch die Möglichkeiten der gegenseitigen Beeinflussung wurden in den Forschungen vernachlässigt. Deshalb verlangen einige Autoren, daß nicht von einem Baum : Pilz-, sondern von einem Baum : Pilz : Bodenorganismen-Verhältnis gesprochen werden muß. Es wird eine Aufgabe in der Zukunft sein, die Komplexität dieses Systems in seiner Gesamtheit zu erfassen.

Dr. Martina Flick

Anmerkung der Schriftleitung:

Vorstehender Beitrag wurde als "Separatum" in den "Mitteilungen der Versuchsanstalt für Pilzanbau der Landwirtschaftskammer Rheinland Krefeld-Großhüttenhof" in Heft 7, März 1984, veröffentlicht. Die Abschrift erfolgte mit freundlicher Genehmigung des Leiters, Herrn Dr. Jan Lelley.

Auf den Abdruck der umfangreichen Literaturangaben (etwa 7 Seiten) wurde aus Platzgründen verzichtet. Sie sind bei Bedarf im "Separatum" nachzulesen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: APN - Mitteilungsblatt der Arbeitsgemeinschaft Pilzkunde Niederrhein

Jahr/Year: 1985

Band/Volume: 3_1985

Autor(en)/Author(s): Flick Martina

Artikel/Article: Die Mykorrhiza und ihre Entwicklung unter dem Einfluß verschiedener Umweltfaktoren 35-51