

Studien an Ektomykorrhizen. XIII*
Drei häufige Ektomykorrhizen der Buche (*Fagus sylvatica* L.).
Charakterisierung und unsterile Kultivierung von Buchenektomykorrhizen

F. BRAND & R. AGERER

Institut für Systematische Botanik der Universität München, Menzinger Str. 67, D-8000 München 19, Bundesrepublik Deutschland

Summary. – Three conspicuous and frequently occurring mycorrhizae on *Fagus sylvatica* from beech forests in southern Germany are described comprehensively, presumptions about their corresponding fungal symbionts are discussed. A method for unsterile culturing – by infecting beech roots with tips of defined natural ectomycorrhizae – is described and discussed.

Einleitung

Die Ektomykorrhiza an Waldbäumen wird von vielen, sehr unterschiedlichen Pilzarten gebildet. Die entsprechenden „Ektomykorrhiza-Arten“ variieren daher stark im Aussehen und der Anatomie, aber auch in physiologischen und ökologischen Eigenschaften (zusammengefaßt bei AGERER & al., 1986). Physiologische und ökologische Arbeiten über Ektomykorrhiza müssen sich daher auf solche definierte Arten beziehen. Für den größten Teil der Ektomykorrhizen unserer Wälder fehlen aber eindeutige Beschreibungen, die als Grundlage und Bezugspunkt für weitere Untersuchungen nötig sind. In der Serie „Studies on ectomycorrhizae“ erscheinen deshalb vor allem ausführliche Beschreibungen von Mykorrhizen verschiedener Waldbaumarten (AGERER, 1986).

Hier werden Teilergebnisse einer Studie zur Charakterisierung und Identifizierung von Ektomykorrhizen an *Fagus sylvatica* dargestellt. Als Probestellen dienen Buchenbestände im süddeutschen Raum. Bislang können über dreißig Buchenektomykorrhizen aufgrund morphologischer und anatomischer Merkmale eindeutig unterschieden werden (erste Beschreibungen identifizierter Mykorrhiza-Arten bei BRAND & AGERER, 1986). Auf den untersuchten Flächen finden sich regelmäßig und häufig auch einige Arten von Buchenektomykorrhizen, die sich bislang keiner Pilzart zuordnen

* Studien an Ektomykorrhizen. XII. WEISS & AGERER (1988)

ließen, aber durch auffällige Merkmale leicht zu erkennen sind. Drei dieser Ektomykorrhiza-Arten werden hier ausführlich beschrieben (zum Begriff Ektomykorrhiza-„Art“ siehe WEISS & AGERER, 1988).

Farbtafeln von Fotografien der beschriebenen Mykorrhizen erscheinen im „Colour Atlas of Ectomycorrhizae“ (Editor: R. AGERER, München; 2. Lieferung 1988, in Vorbereitung).

Um ein klareres Bild über die Bedeutung der Ektomykorrhiza für unsere Wälder zu gewinnen, wäre es notwendig, gerade die häufigeren und verbreiteten Arten für weitere Untersuchungen in Kultur zu nehmen. Die Mehrheit der ektomykorrhizabildenden Waldpilze ist aber aufgrund ihrer komplexen Nährstoffansprüche nicht oder nur schwierig auf künstlichen Medien kultivierbar (MIKOLA, 1973; MOLINA & PALMER, 1982). Auch die Isolation des Pilzmycels von im Freiland gesammelten Mykorrhizen ist häufig kaum möglich. Deshalb bleibt bislang auch die Synthese von Ektomykorrhizen mit aseptisch angezogenen Sämlingen auf eine geringe Zahl in Reinkultur wachsender Pilzarten beschränkt (zur sterilen Synthese von Buchenektomykorrhizen s. BRAND & AGERER, 1986).

In keimfreier Umgebung erzeugte Ektomykorrhizen wachsen unter unnatürlichen Bedingungen (MOLINA & PALMER, 1982). In den letzten Jahren wurden deshalb vermehrt Pflanzen mit steril synthetisierten Ektomykorrhizen in unsterile Systeme (Wurzelkammern) überführt, die eine direkte Beobachtung und ökophysiologische Studien unter naturnäheren Verhältnissen gestatten (READ & MALIBARI, 1978; DUDDRIDGE & al., 1980; READ & al., 1985).

Parallel zu der vorliegenden Studie wurde versucht, Buchensämlinge in Wurzelkammern auf unsterilem Weg mit jeweils nur einer definierten Ektomykorrhiza-Art zu infizieren. Auslösend war die Beobachtung, daß von manchen Ektomykorrhizen rasch Hyphen auswachsen, wenn sie in Wasser oder auf Wasseragar aufbewahrt werden. Gut bekannte Ektomykorrhiza-Arten sollten durch gezieltes Übertragen auf die Feinwurzeln unverpilzter Sämlinge kultiviert werden.

Material und Methoden

Die hier beschriebenen Ektomykorrhiza-Arten wurden in verschiedenen Buchenreinbeständen Süddeutschlands gesammelt (Alpenvorland südlich von München, Neckarland östlich von Karlsruhe). Das Material stammt aus dem O₁- bis A₁₁-Horizont des Waldbodens (bis 15 cm Tiefe).

Die hier angewendeten Methoden zur genauen Charakterisierung von Ektomykorrhizen sind eingehend dargestellt bei AGERER (1986, 1987 a) und BRAND & AGERER (1986), sowie zusammengefaßt in der Einführung zum „Colour Atlas of Ectomycorrhizae“ (AGERER 1987), in der auch die wichtigsten Begriffe erläutert wurden. Untersucht wurden der Habitus, Mantelpräparate (die von den Feinwurzeln abgezogene Pilzhaut in Aufsicht), Längs-, Quer- und Tangentialschnitte, Farbreaktionen des Mantels mit verschiedenen Reagentien, Karyologie und Autofluoreszenz der Mykorrh-

hizen. Zur Verdeutlichung von besonderen Strukturen der Manteloberfläche wurden hier auch SEM-Aufnahmen der Mykorrhizen für die Beschreibungen herangezogen. Die Präparation wurde nach BROWN & KING (1982) durchgeführt.

Unsterile Inkulturnahme von Buchenmykorrhizen: Die Versuche wurden teils mit unverpilzten Buchensämlingen durchgeführt, teils mit zweijährigen Pflanzen (Herkunft: Staatl. Samenklänge und Pflanzgarten Laufen, Obb.), die nach folgender Methode von Ektomykorrhizen befreit wurden: Während der Knospenruhe wurden alle Feinwurzeln abgeschnitten, die verbleibenden verholzten Wurzeln mit Seifenlösung gereinigt und einen Tag in Captan-Fungizidlösung (Orthocid 83; 5 g/l) eingelegt, dann mit Wasser gewaschen. Die weitere Anzucht und Beimpfung erfolgte in sog. Wurzelkammern (in Anlehnung an DUDDRIDGE & al., 1980; READ & al., 1985). Dazu wurde Torf oder eine Mischung von Torf und trockensterilisiertem Buchenlaub in 1–2 cm dicker Schicht zwischen zwei Glasplatten gepackt. Die zweijährigen Buchen trieben bei einer Beleuchtung mit 15 000 Lux (14 Stunden/Tag) nach einigen Wochen aus und bildeten unverpilzte Wurzeln. Nach zwei Monaten wurden dem Gießwasser geringe Gaben an Mineraldünger (COMPO-Hakaphos 15+11+15+1, 0,5 g/l) zugesetzt.

Beimpft wurde mit frisch gesammelten und schonend gewaschenen Buchenmykorrhizen, die unter der Stereolupe auf anhaftendes Substrat und Fremdmycel hin untersucht wurden. Nur Ektomykorrhizen ohne Verunreinigungen wurden verwendet. Sie wurden an die milchweißen Spitzen neugebildeter Buchenwurzeln gelegt, um eine möglichst gezielte und schnelle Infektion zu ermöglichen. Zur Beimpfung wurden nur gut charakterisierte, bereits unter der Stereolupe eindeutig ansprechbare Buchenmykorrhiza-Arten verwendet. Die Wurzelkammern wurden regelmäßig unter dem Stereomikroskop kontrolliert.

Terminologie

Die hier ausführlich charakterisierten Ektomykorrhiza-Arten der Buche lassen sich jetzt noch keiner beschriebenen Pilzart zuordnen und werden vorläufig durch einen eigenen Namen gekennzeichnet. Dieser besteht aus einem den Wirtsbaum kennzeichnenden Vorwort („*Fagirhiza*“) und einem Adjektiv, das Eigenschaften der betreffenden Mykorrhiza-Art illustriert (vgl. GRONBACH & AGERER, 1986; WEISS & AGERER, 1988).

Bestimmungsschlüssel für bisher beschriebene Buchenmykorrhizen

(Ein Bestimmungsschlüssel für in dieser Serie erfaßte Mykorrhiza-Arten anderer Baumarten findet sich im „Colour Atlas of Ectomycorrhizae“, AGERER, 1987.)

1. Manteloberfläche der Ektomykorrhiza mit Cystiden (Stacheln, Papillen)
2. Manteloberfläche mit hyalinen, starr abstehenden, etwa 0,1 mm langen, spitzen Stacheln; äußere Mantelschichten in Aufsicht mit epidermisartig ineinander verzahnten Hyphenzellen 1. „*Fagirhiza cystidiophora*“
- 2*. Manteloberfläche mit orangebraunen, dem Mantel anliegenden, 10–15 µm langen, verschieden geformten Papillen (Mykorrhiza dadurch mit sandpapierartig rauher Oberfläche); äußere Mantelschichten in Aufsicht mit eckigen Hyphenzellen 2. „*Fagirhiza granulosa*“
- 1*. Manteloberfläche der Mykorrhiza ohne cystidenartige Bildungen
3. Pilzmantel mit großlumigen, latexführenden Hyphen (Lactiferen); äußere Mantelschichten pseudoparenchymatisch, innere Schichten plectenchymatisch
4. Äußere Mantelschichten in Aufsicht mit epidermisartigem Zellmuster, Zellwände hyalin, sehr dick *Lactarius vellereus* (s. BRAND & AGERER, 1986)

- 4*. Äußere Mantelschichten in Aufsicht mit eckigem Zellmuster, Zellwände orangebraun, etwas verdickt *Lactarius subdulcis* (s. BRAND & AGERER, 1986)
- 3*. Pilzmantel ohne Lactiferen, Mantelschichtung anders
5. Spitzen der Ektomykorrhiza lebhaft blauviolett; abziehende Hyphen oft zu Hyphenschleiern und Rhizomorphen gebündelt, Hyphendurchmesser 3–4 μm , Septen vollständig, mit Schnallen
Laccaria amethystina (s. BRAND & AGERER, 1986)
- 5*. Mykorrhiza weißlichbraun, ohne violette Farben; abziehende Hyphen selten gebündelt, Hyphendurchmesser 8–18 μm , Septen zum Teil bis auf einen Randwulst aufgelöst, ohne Schnallen 3. „*Fagirhiza tubulosa*“

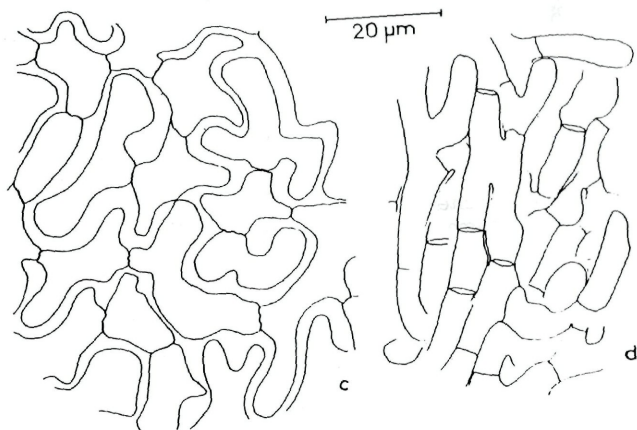
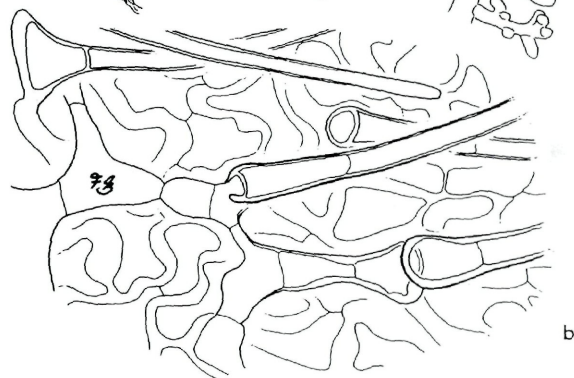
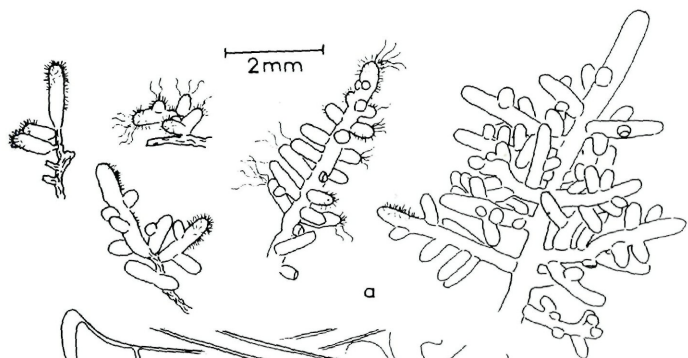
1. „*Fagirhiza cystidiophora*“ Abb. 1 a–d, 2 a–e; Taf. 1 a–d, 2 a–f.

Referenzbeleg. – Deutschland, Bayern, Landkreis Miesbach, „Im Buchet“ bei Thalham, Buchenreinbestand auf Parabraunerde über Würmmoräne, laubstreu-gefüllter Hohlweg, 1. 3. 1985 (Herb. F. BRAND FBM 17, in M).

Habitus. – Verzweigungsform monopodial; ungleichmäßig pyramidenförmig ein- bis zweifach (selten dreifach) gefiedert; Enden meist zylindrisch gerade und gleichmäßig dick; unverzweigte Enden meist 0.5–1.5 mm lang (selten bis 3 mm); gefiederte Mykorrhizen etwa 3–6 mm lang; Durchmesser der Hauptachsen meist um 0.3 mm (selten bis 0.6 mm), der Äste 0.2–0.25 mm (Abb. 1 a). – Farbe: junge Ektomykorrhizen strohfarben bis goldgelb mit blässeren Spitzen, ältere Teile goldbraun, honigfarben, manchmal mit rötlichbraunen Spitzen, sehr alte dunkel honigbräunlich. – Manteloberfläche matt bis schwach glänzend; Oberfläche dicht mit feinen, starren, hyalinen, etwa 0.1 mm langen Haaren besetzt; diese bei sehr jungen, frisch ausgebildeten Mykorrhizen selten fehlend (dann aber im mikroskopischen Mantelpräparat im Ansatz zu erkennen!); ältere und unvorsichtig freipräparierte Wurzeln oft zum Teil verkahlt, da die spröden Haare sehr leicht abbrechen (Abb. 1 a; Taf. 1 a). – Abziehende Hyphen dünn, farblos, gehäuft an den Wurzelspitzen; werden Mykorrhizen in Wasser bei Raumtemperatur aufbewahrt, wachsen neugebildete Hyphen innerhalb eines Tages bis etwa 0.2 mm Länge aus (Abb. 1 a).

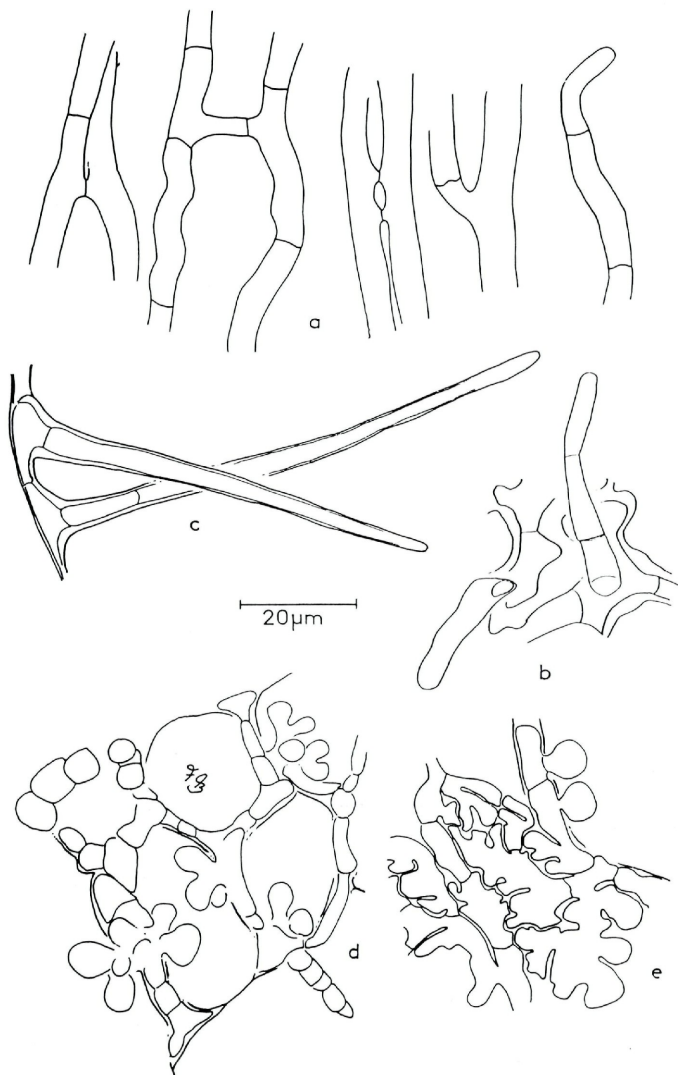
Mantelpräparat (Hyphenmantel in Aufsicht). – Manteloberfläche: ein unterschiedlich stark ausgeprägtes, einschichtiges, sehr weitmaschiges Netz verzweigter und anastomosierender Hyphen, dem Mantel eng anliegend und brücken- oder spangennartige Verbindungen zwischen einzelnen darunterliegenden Mantelzellen bildend; Hyphendurchmesser sehr veränderlich, zwischen 2 und 7 μm schwankend; Wanddicke variabel, bis 1.5 μm ; aus diesem Hyphennetz oder aus darunterliegenden Mantelzellen können Cysti-

Abb. 1 – „*Fagirhiza cystidiophora*“ – a: Habitus der Ektomykorrhizen in verschiedenen Wachstumsstadien. – b: Manteloberfläche mit aufliegendem Hyphennetz und Cystiden. – c: Flächenansicht der äußeren Mantelschichten mit epidermisartigem Zellmuster. – d: Mantelinnenfläche.



den oder abziehende Hyphen entspringen (Abb. 1 b; Taf. 1 b). – Äußere Mantelschichten: Struktur eine Übergangsform zwischen Plectenchym und Pseudoparenchym; Hyphenzellen kurz, labyrinthisch-epidermisartig ineinander verzahnt, dicht verzweigt und miteinander anastomosierend, mit dicken, verquollenen hyalinen Wänden; anhand der zahlreichen, in dichtem Abstand auftretenden Septen Verlauf der Einzelhyphen oft noch zu erkennen; Hyphendurchmesser variabel, um 5 μm , an den Septen 3–4 μm ; Zahl angeschnittener Zellen in einem Quadrat von 20 \times 20 μm durchschnittlich 5; Zellwände gelblich-hyalin, Dicke 1.5–3 μm , durch unterschiedlich starke Quellung sehr variabel, Septen aber stets unverdickt (Abb. 1 c; Taf. 1 d). – Mittlere Mantelschichten: Struktur pseudoparenchymatisch, Hyphenzellen isodiametrisch bis wenig gestreckt, teils rechteckig geformt, teils schwach epidermisartig ineinander verzahnt; Zahl angeschnittener Zellen in einem Quadrat von 20 \times 20 μm durchschnittlich 6; Zellwände hyalin, nicht auffällig verdickt. – Mantelinnenfläche: Struktur plectenchymatisch, Hyphen teils unregelmäßig, teils für kurze Strecken parallel zueinander verlaufend, regelmäßig septiert und anastomosierend; Hyphendurchmesser ca. 5 μm ; Wände nicht auffällig verdickt (Abb. 1 d). – Flächenansicht der Mykorrhizenspitze: Struktur wie oben, Hyphenzellen nur wenig kleiner (durchschnittlich 7 in einem Quadrat von 20 \times 20 μm), Wände etwas dünner. – Cystiden: sehr zahlreich, aus Hyphenzellen des Mantels oder des oberflächlichen Hyphennetzes entspringend; dickwandig, starr, gerade bis leicht gekrümmt, an der Basis oft blasig erweitert, dann kontinuierlich spitz zulaufend, mit 1–3 feinen Septen; Länge 80–120 μm , Durchmesser im unteren Teil etwa 4–5 μm , Wanddicke 0.5–1 μm ; bei sehr jungen Mykorrhizen manchmal noch im Wachstum und dann entsprechend kürzer; auch bei älteren Mykorrhizen vereinzelt wachsende, kürzere und dünnwandigere Cystiden eingestreut (Abb. 1 b, 2 c; Taf. 1 b, c). – Abziehende Hyphen: vereinzelt, vor allem an der Wurzelspitze wie Cystiden entspringend; im Unterschied zu den Cystiden dünnwandiger, von gleichmäßigem Durchmesser und mit wenig verjüngten, halbrunden Enden; spärlich verzweigt, septiert in Abständen von 20 bis über 100 μm , ohne Schnallen, in den vereinzelt Anastomosen stets eine Querwand eingezogen; Hyphendurchmesser (4) 4.5 (5) μm , Wände hyalin, nicht auffällig verdickt (Abb. 2 a, b; Taf. 2 f). – Rhizomorphen: keine.

Abb. 2 – „*Fagirhiza cystidiophora*“ – a: abziehende Hyphen, Verzweigung, septierte Anastomosen. – b: Ansatzstelle abziehender Hyphen am Mantel. – c: Cystiden. – d: Querschnitt, Hartig'sches Netz mit büschelig-bläschenförmigen Einstülpungen in die Rindenzellen. – e: Querschnitt, Flächenansicht des Hartig'schen Netzes, bläschenförmige Einstülpungen ins Rindenzellumen.



Anatomie im Querschnitt. – Mantel: Manteldicke (15) 20–30 μm ; Struktur pseudoparenchymatisch, angeschnittene Zellelemente meist rundlich-oval, nur innerste Lage plectenchymatisch; Zellwände der äußeren Zellagen verdickt, blaß-hyalin, verquollen; Manteloberfläche unregelmäßig, stellenweise einzelne, dem Mantel höckerartig aufliegende Hyphen, stellenweise aus Mantelzellen senkrecht abziehende Cystiden angeschnitten. Hyphenmaße tangential 5–12 μm , radial 3–7 μm , senkrecht angeschnittene Hyphen der innersten Mantelschicht 3–5 μm ; Zellwände in äußeren Mantelschichten 1.5–2 μm dick (Taf. 2 b). – Hartig'sches Netz: Eindringtiefe 1–2 (3) Rindenschichten; bei einigen Funden, gehäuft bei älteren, aber noch nicht seneszenten Mykorrhizen (keine Wandverdickungen, keine verstärkte Tannineinlagerung, turgeszent, noch hell gefärbt), intrazelluläre Einstülpungen aus dem Hartig'schen Netz in die äußeren Rindenzellen, bläschenförmig, oft zu mehreren gebüscht, Durchmesser 5–9 μm (Abb. 2 d, e; Taf. 2 b, e). – Gestalt in Flächenansicht: fächerförmig, labyrinthisch verzweigtes Hyphensystem, die Rindenzellwände dicht überziehend, Hyphenform sehr variabel, gerade bis lappig verästelt; Durchmesser 2–5 μm ; Wände kräftig (Abb. 2 e; Taf. 2 d). – Hyphen im Schnitt: zylindrisch, regelmäßig mit Querwänden; Durchmesser 3,5–4(5) μm (Taf. 2 b, e). – Rindenzellen: rundlich bis schwach radial gestreckt, Durchmesser radial 20–30 μm , tangential 15–25 μm ; innere, nicht vom Hartig'schen Netz erfaßte Rindenzellen etwas kleiner, tangential gestreckt (Taf. 2 b, e).

Anatomie im Längsschnitt. – Mantel: Schichtung und Hyphenmaße der Anatomie des Querschnitts entsprechend. – Rindenzellen: im Bereich des Hartig'schen Netzes nur stellenweise schräg radial gestreckt, bis 30(35) μm . – Mykorrhizenspitze: Schichtung und Hyphenmaße wie beim Querschnitt, nur Hyphen im inneren Teil des Mantels etwas dünner (Taf. 2 a).

Tangentialschnitt durch die äußere Rindenschicht. – Hyphen des Hartig'schen Netzes im Schnitt 2–4 μm dick, rundlich-oval, manchmal schwach perlschnurartig aneinandergereiht (Taf. 2 c).

Farbreaktionen des Hyphenmantels mit verschiedenen Reagentien: Ethanol 70%: langsam bleichend; Baumwollblau: vor allem äußere, gequollene Mantelwände stark blau angefärbt; Brillantkresylblau: bläulich; Chlorazol-Black E: –; Eisensulfat: –; Erythrosin: schmutzigrosa; Fast-Green: grünlich; Kalilauge 15%: hell nußbraun; Kongorot: rot; Malachitgrün: –; Martius-Gelb: –; Melzers Reagens: –; Milchsäure: –; Phloxin B: –; Phenol: –; Rutheniumrot: vor allem äußere, gequollene Mantelwände rötlich; Stahl's EP-Reagens: –; Sudan-III-Glycerin: –; Sulfovanillin: –; Toluidinblau: blau.

Eigenfluoreszenz. – Ganze Mykorrhizen: 254 nm: –; 366 nm: –; Querschnitte: UV-Filter 340–380 nm: Mantel zweischichtig, äußere Schichten (gequollene Wände) sehr hell cremeweißlich, innere blaß bräunlichorange; Blaufilter 450–490 nm: ungeschichtet, grünlichgelb.

Kernfärbung (Karminessigsäure, Bisbenzimid-Fluoreszenz). – In Mantelhyphen und Cystiden 1 bis selten 2 Kernpaare pro Zelle; Kerndurchmesser 1,5(2) μm , Abstand zwischen den Paarkernen 2(3) μm .

Weitere Belege: Bayern, Landkreis Miesbach, Stadlberg, Buchenaltbestand auf Altmoräne, 25. 8. 1985 (FBM 18); Bayern, Laufen/Obb., Pflanzbeete der Staatl. Samenklinge, an zweijährigen Buchensämlingen 6. 5. 1987 (FBM 19); Baden-Württemberg, Karlsruhe, Staatswald Rittnert, Buchenaltholz auf Parabraunerde über Lößlehm, 31. 7. 1987 (FBM 20), alle in M.

Kulturversuche. – Das Mykorrhizainokulat infizierte pilzfreie Buchensämlinge innerhalb weniger Wochen, die Infektion breitete sich aber erst nach vorsichtiger Mineraldüngerzugabe im Gießwasser (2 Monate nach Beimpfung) in der Impfkammer weiter aus. Hyphenverbindungen zwischen den alten und neuen Ektomykorrhizen konnten unter der Stereolupe nicht verfolgt werden. Die neu gebildeten Ektomykorrhizen waren jedoch von natürlich wachsenden im Habitus und mikroskopisch nicht zu unterscheiden; auffällig war der gleichmäßige und vollständige Besatz mit Cystiden; intrazelluläre Infektionen wurden nicht beobachtet.

Bemerkungen. – Durch die Cystiden und das charakteristische Zellmuster des Hyphenmantels in Aufsicht ist diese orange-gelbe Buchenektomykorrhiza sehr leicht kenntlich und kaum mit anderen zu verwechseln. Auffällig ist auch das konstante Auftreten von Septen in den Anastomosen der abziehenden Hyphen.

Ektomykorrhizen dieser Art fanden sich auf den Versuchsflächen regelmäßig und zu allen Jahreszeiten. Auffallend war das gehäufte Vorkommen an Stellen mit starker Ansammlung von Laubstreu (Hohlwege, Gruben), wo ein relativ nährstoffreiches Substrat angenommen werden kann. An zweijährigen Buchensämlingen aus der Staatl. Samenklinge und Pflanzschule Laufen (Obb., Deutschland), die im Freiland mit hohen Düngergaben gezogen werden, war fast die Hälfte der Feinwurzeln mit „*Fagihiza cystidiophora*“ besetzt. Diese Befunde wie auch das verstärkte Wachstum in Kultur bei schwacher Düngerzugabe deuten an, daß es sich um einen Pilz handelt, der bevorzugt in nährstoffreichem Substrat Ektomykorrhizen ausbildet.

Die bläschenförmigen Einstülpungen des Hartig'schen Netzes in das Lumen der Rindenzellen müssen nicht auf ein pathogenes Eindringen des Pilzes hinweisen. Sie fanden sich auch in jungen, turgeszenten Wurzelspitzen; an den betroffenen Zonen waren weder

Seneszenz noch Abwehrreaktionen zu erkennen. Eine Vergrößerung der Stoffaustauschfläche zwischen Wurzel und Pilz durch solche Bildungen wäre denkbar.

Mykorrhizen mit ähnlichem Cystidenbesatz, aber nicht eindeutig dem oben beschriebenen Typ zuzuordnen, werden von DOMINIK (1969) als „Subtype 1“ beschrieben, wobei „Genus I a“ mit hyalinen, spitzen, zum Teil septierten Cystiden und einem gelblichbraunen Mantel wohl „*Fagihiza cystidiophora*“ am ehesten entspricht. FONTANA (1961) beschrieb Ektomykorrhizen dieses „Genus I a“ an *Populus*, die in ihrer „gelbblonden“ Färbung, den 75 µm langen, starren Borsten, dem in Aufsicht an Epidermiszellen höherer Pflanzen erinnernden Pseudoparenchym und im Querschnitts bild starke Ähnlichkeiten zu der hier beschriebenen Ektomykorrhiza aufweist. Cystiden gleicher Größenordnung wie die hier beschriebenen bilden von PALENZONA (1969) aus Sporen und von PALENZONA, CHEVALIER & FONTANA (1972) aus Pilzkulturen synthetisierte Ektomykorrhizen von *Tuber brumale* (an *Corylus*, *Quercus* und *Pinus*). Auch die von SCANNERINI & PALENZONA (1967) an *Pinus* beschriebenen Ektomykorrhizen von *Tuber albidum* ähneln mit den um 80 µm langen, einfach septierten Borsten und den Querschnittsmerkmalen der „*Fagihiza cystidiophora*“. VOIRY (1981) ordnete an Buchen aufgefundenen gelbgraue Ektomykorrhizen mit im Tangentialschnitt epidermis- oder puzzleartigem Mantelzellularmuster und bis 40 µm langen steifen Borsten (hier 80–120 µm!) DOMINIKS Genus I a zu und bezeichnete sie als Ektomykorrhizen von *Tuber albidum*. Die genannten Beschreibungen ermöglichen leider keinen genaueren Vergleich mit „*Fagihiza cystidiophora*“, und die Suche nach *Tuber*-Fruchtkörpern im Boden bei den Fundstellen war bis jetzt erfolglos. Die hier aufgefundenen Kernverhältnisse würden nicht gegen einen Pilzpartner der Gattung *Tuber* sprechen, da in dieser Gattung bei Kulturen, Fruchtkörpern und Ektomykorrhizen gewöhnlich zwei, seltener mehr Kerne pro Hyphenzelle gefunden wurden (BONFANTE-FASOLO & BRUNEL, 1972; BONFANTE-FASOLO, 1973, fd. HARLEY & SMITH, 1983).

2. „*Fagihiza granulosa*“ Abb. 3 a–d, 4 a–d; Tafel 3 a–e, 4 a–d.

Referenzbeleg. – Deutschland, Bayern, Landkreis Miesbach, „Im Buchet“ bei Thalham, Buchenreinbestand auf Parabraunerde über Würmmoräne, 1. 3. 1985 (Herb. F. BRAND FBM 21, in M).

Habitus. – Verzweigungsform monopodial; angedeutet pyramidenförmig, oft dicht gedrängt, korallenartig verzweigt; Enden gerade bis knieförmig gekrümmt; unverzweigte Enden bis 1.5 mm, ganze Mykorrhizen bis 3 mm lang; Durchmesser der Hauptachsen 0.3–0.4 mm, der Äste ca. 0.3 mm (Abb. 3 a). – Farbe junger Ektomy-

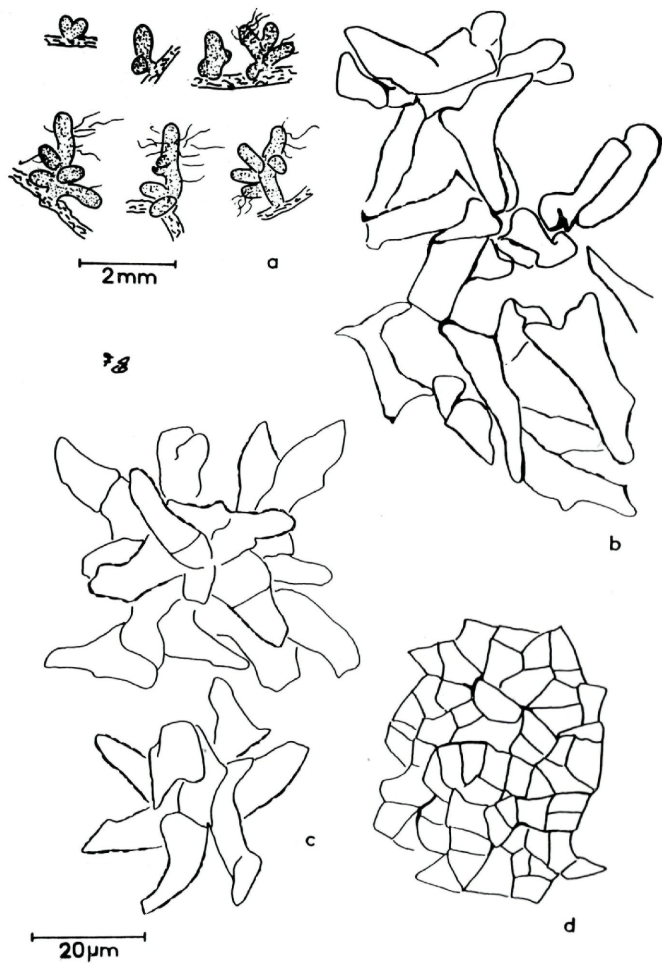


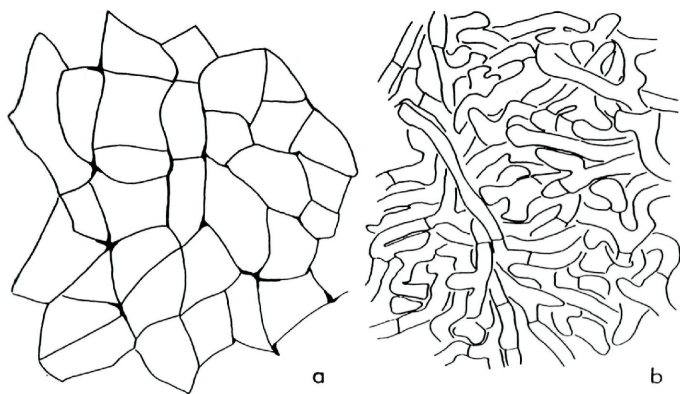
Abb. 3 – „*Fagirhiza granulosa*“ – a: Habitus der Ektomykorrhizen in verschiedenen Wachstumsstadien. – b: Papillen auf der Manteloberfläche. – c: Papillen, sternförmig gehäuft. – d: Flächenansicht der mittleren Mantelschichten an der Wurzelspitze.

korhizen lebhaft orangebraun, braunorange, ältere Teile dunkler braun. – Oberfläche auffallend sandpapierartig rauh. – Abziehende Hyphen häufig, aber sehr fein, unauffällig; beim Auswaschen der Mykorrhiza leicht abreißend. Rhizomorphen nicht erkennbar (Abb. 3 a).

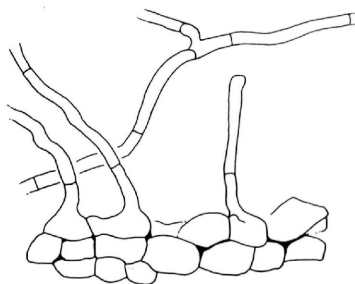
Mantelpräparat (Hyphenmantel in Aufsicht). – Manteloberfläche: dem Mantel anliegende, papillenförmig herausragende Zellen sehr verschiedener Gestalt, dreieckig, trapez- oder zapfenförmig, auch gegabelt, mit tütenartig zugespitzten Ecken; häufig zu mehreren sternförmig gebündelt; Länge 10 bis 20 μm , Durchmesser ca. 5 μm ; goldbrauner, granulärer Inhalt; Wände goldbraun bis orangebraun, kräftig, mit scholligen Auflagerungen (Abb. 3 b, c; Taf. 3 a, c). – Tieferliegende Mantelschichten: pseudoparenchymatisch; Hyphenzellen angular, eckig und mit geraden Wänden lückenlos aneinandergrenzend; mittlerer Hyphendurchmesser 10 μm ; Zahl angeschnittener Zellen in einem Quadrat von 20 \times 20 μm durchschnittlich 8; Zellwände nicht auffällig verdickt, orangebraun; zwischen den Hyphenzellen stellenweise orange- bis goldbraune amorphe Wandablagerungen; sehr feine zusätzliche Septen innerhalb der Hyphenzellen (Abb. 4 a; Taf. 3 d). – Mantelinnenfläche: dicht plectenchymatisch; Hyphen häufig verzweigt, septiert, ohne Schnallen; Hyphendurchmesser 2–3(3.5) μm ; Wände nicht auffällig verdickt (Abb. 4 b; Taf. 4 a). – Aufsicht auf die Mykorrhizenspitze: Papillen auf der Manteloberfläche etwas kleiner, dünnwandiger als die älterer Mantelabschnitte; Pseudoparenchym des Mantels viel kleinzelliger als bei älteren Mantelzonen; mittlerer Zelldurchmesser 3–5 μm , Zahl angeschnittener Zellen in einem Quadrat von 20 \times 20 μm durchschnittlich 17 (Abb. 3 d; Taf. 3 b, e). – Cystiden: die Papillen der Manteloberfläche können wegen ihrer Anordnung, Gestalt und wegen des granulären Inhalts als Cystiden bezeichnet werden. Abb. 3 b, c; Taf. 3 a, b, c, 4 d. – Abziehende Hyphen: regelmäßig auf der ganzen Mantelfläche zu finden, aber nicht auffällig, aus Zellen des Pseudoparenchyms zwischen den Papillen hervortretend (in Methylacrylatschnitten deutlicher zu erkennen); Durchmesser 2–3 μm , Wände nicht auffällig verdickt, blaß orange bis orangebraun, regelmäßig septiert in Abständen von 10–15 μm , ohne Schnallen, wenig verzweigt. Abb. 4 c; Taf. 4 d. – Rhizomorphen: keine.

Anatomie im Querschnitt. – Mantel: Manteldicke 20–30(35) μm ; durchgehend kompakt pseudoparenchymatisch, nur an der Oberfläche aufgelockert und direkt an der Grenze zum

Abb. 4 – „*Fagirhiza granulosa*“ – a: Flächenansicht der mittleren Mantelschichten. – b: Mantelinnenfläche. – c: abziehende Hyphen. – d: Querschnitt, Flächenansicht des Hartig'schen Netzes.



20 μ m



Rindengewebe in Hyphen aufgelöst; Außenschicht (ca. 10 µm): die äußeren 1–2 Zellagen des Pseudoparenchyms bildende, unregelmäßig aus dem Mantel herausragende Zellen, rundlich, tropfen- oder zapfenförmig, mit goldbraunem granulärem Inhalt (bei Kryotomschnitten von Frischmaterial häufig entleert); stellenweise mehrere solcher Zellen gehäuft und zu Höckern gebündelt, die aus dem Mantel herausragen; Zelldurchmesser je nach Form 5–15 µm. Tieferliegende Mantelschichten (ca. 20–25 µm): lückenloses Pseudoparenchym, Hyphenzellen eckig, isodiametrisch bis in tangentialer Richtung abgeplattet; Zellumen tangential 5–15 µm, radial 4–7 µm, Wände gelbbraun, nicht auffällig verdickt. Innerste Schicht (ca. 5 µm): Pseudoparenchym in dichtes Plectenchym aufgelöst; senkrecht angeschnittene Hyphen ca. 3(5) µm im Durchmesser (Taf. 4 c, d). – Hartig'sches Netz: Eindringtiefe 1–2(3) Rindenschichten; keine intrazelluläre Hyphen. Gestalt in Flächenansicht: fächerartiges bis labyrinthisches Hyphennetz; Wände markant; Durchmesser 2–4 µm, letzte Verzweigungen oft nur 1 µm; stellenweise Lücken zwischen den Verästelungen. Hyphen im Schnitt rechteckig, feine Septen alle 1.5–4 µm; Durchmesser 2–3 µm (Abb. 4 d). – Rindenzellen: oval bis rechteckig, in radialer Richtung gestreckt; Durchmesser radial 10–25 µm, tangential 10–15 µm.

Anatomie im Längsschnitt. – Mantel: Schichtung und Hyphenmaße der Anatomie des Querschnitts entsprechend. – Rindenzellen: auffallend schräg radial längsgestreckt; Durchmesser radial 30–50 µm, axial 10–15 µm; Eindringtiefe des Hartig'schen Netzes 1–2 Zellschichten (Taf. 4 c). – Ektomykorrhizenspitze: Mantelschichtung nicht von älteren Mantelpartien abweichend, Zellen aber nach innen zu viel kleiner und dünnwandiger, dort Zelldurchmesser ca. 3 µm.

Tangentialschnitt durch die äußere Rindenschicht. – Hyphen des Hartig'schen Netzes im Schnitt gleichmäßig alle Rindenzellen umgebend; Durchmesser 1.5–3 µm (Taf. 4 b).

Farbreaktionen des Hyphenmantels mit verschiedenen Reagentien: Ethanol 70%: langsam bleichend; Baumwollblau: –; Brillantkresylblau: –; Chlorazol-Black E: –; Eisensulfat: –; Erythrosin: rosa; Fast-Green: grünlich; Kalilauge 15%: Wände dunkler rostbräunlich, rotbraun; Kongorot: rötlich; Malachitgrün: –; Martius-Gelb: –; Melzers Reagens: bräunend; Milchsäure: nicht bleichend; Phloxin B: –; Phenol: –; Rutheniumrot: –; Stahl's EP-Reagens: –; Sudan-III-Glycerin: –; Sulfovanillin: bräunend; Toluidinblau: bläulich.

Eigenfluoreszenz. – Ganze Mykorrhizen: 254 nm: –; 366 nm: –; Querschnitte: UV-Filter 340–380 nm: schwach, blaß orangebraun bis zitronengelb, innere Mantelschichten stellenweise weißlich; Blaufilter 450–490 nm: schwach grünlichgelb bis grünorange.

Kernfärbung. – Mantelhyphen (Wände) färben sich mit Karminessigsäure braun, Kerne dadurch nicht erkennbar.

Weitere Belege: Bayern, Landkreis Miesbach, Stadlberg, Buchenaltbestand auf Altmoräne, 5. 7. 1987 (FBM 22); Bayern, Landkreis Miesbach, Sulzgraben bei Parsberg, Buchenreinbestand auf Altmoräne über Cyrenensandstein, 3. 8. 1986 (FBM 23); Baden-Württemberg, Karlsruhe, Staatswald Rittmert, Buchenaltholz auf Parabraunerde über Lößlehm, 27. 7. 1987 (FBM 24), alle in M.

Kulturversuche. – Mehrere Versuche, „*Fagirhiza granulosa*“ in Form gewaschener Ektomykorrhizen an pilzfreien Buchenwurzeln zum Auswachsen und zur Infektion zu bringen, scheiterten.

Bemerkungen. – Diese Ektomykorrhiza-Art ist aufgrund ihrer Färbung und der charakteristischen Oberflächenstruktur des Mantels leicht anzusprechen. Die sehr kleinen Ektomykorrhizen heben sich farblich kaum vom Substrat ab und sind deshalb nicht leicht in Bodenproben zu finden.

„*Fagirhiza granulosa*“ wurde auf den Versuchsflächen regelmäßig und zu allen Jahreszeiten gefunden. Besonders große Mengen fanden sich oft in oder an kleinen, verrotteten Holzstückchen im Boden.

Regelmäßig und auffällig häufig traten diese Ektomykorrhizen unter Fruchtkörpern von *Russula fellea* auf, einem Pilz, der in den untersuchten Buchenbeständen gemein ist. An seiner Fruchtkörperbasis waren stets zahlreiche schnallenlose, feine, kräftig orangebraune Hyphen zu beobachten, die in allen Merkmalen den abziehenden Hyphen von „*Fagirhiza granulosa*“ entsprechen. Die Hyphen der Fruchtkörperbasis zeigten aber keine Bündelung zu Rhizomorphen, sondern verloren sich im Substrat. Es war trotz zahlreicher Versuche nicht möglich, Hyphenverbindungen zwischen Fruchtkörper und Ektomykorrhiza nachzuweisen.

Die gelblichen Ektomykorrhizen von *Russula ochroleuca* an Fichte (AGERER, 1986) zeigen ein aus gleich großen und gleich geformten Zellen aufgebautes Pseudoparenchym, wobei ebenfalls Zellen der Manteloberfläche mit graulichem Inhalt auftreten, die sich zu Zellaggregaten vereinigen können. Auch die abziehenden Hyphen sind von gleichem Durchmesser und schnallenlos. Die Ektomykorrhizen von *Russula ochroleuca* weichen im wesentlichen nur in den anders differenzierten Manteloberflächenzellen, der Pigmentierung, und im Besitz von vereinzelt Rhizomorphen von „*Fagirhiza granulosa*“ deutlich ab.

PEYRONEL (1934) beschreibt kurz Ektomykorrhizen von *Russula emetica* an Buche; auch hier fand er als oberflächliche Zellschicht des Hyphenmantels variabel geformte Zellen, deren Inhalt sich im Gegensatz zu denen von *Fagirhiza granulosa* mit Sulfovanillin dunkelblau anfärben ließ. Peyronel bezeichnete diese Zellen als Ersatzbildung für Cystiden, wie er sie bei anderen *Russula*-Ektomykorrhizi-

zen typischer ausgebildet gefunden hatte, und wie sie spätere Autoren (CERUTI & BUSSETTI, 1962, für *R. grisea*; LUPPI & GAUTERO, 1967, für *R. vesca*, *R. violascens*) beschrieben haben. Derartige, deutlich ausgeprägte Cystiden wurden vom Erstautor auch an Buchenektomykorrhizen von *Russula illota* beobachtet (AGERER et al., 1986).

Aufgrund der Mantelstrukturen, die den genannten *Russula*-Ektomykorrhizen ähneln, kann man als Pilzpartner von „*Fagirhiza granulosa*“ – mit der gebotenen Vorsicht – einen Täubling vermuten. Nicht eindeutig belegbar ist aber derzeit die Zuordnung zu *Russula jellea*.

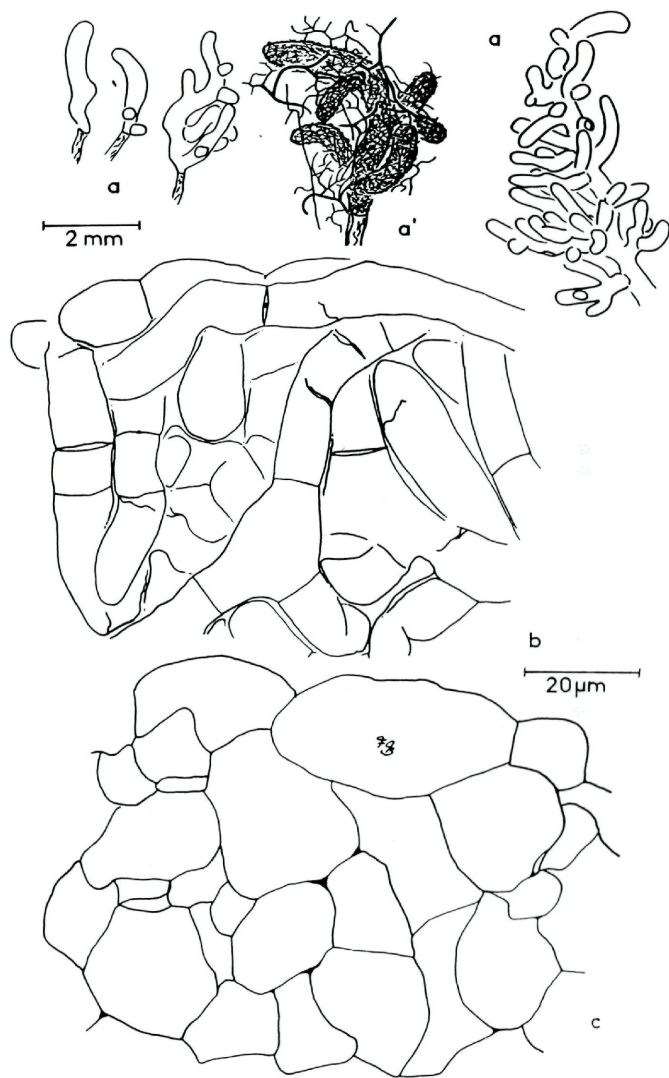
3. „*Fagirhiza tubulosa*“ Abb. 5 a–c, 6 a–d; Tafel 5 a–c, 6 a–f.

Referenzbeleg. – Deutschland, Bayern, Landkreis Miesbach, „Im Buchet“ bei Thalham, Buchenreinbestand auf Parabraunerde über Würmmoräne, 1. 3. 1985 (Herb. F. BRAND FBM 25, in M).

Habitus. – Verzweigungsform undeutlich monopodial; reich ein- bis zweifach gefiedert; Enden gekrümmt, Seitenwurzeln oft der Hauptachse anliegend, dadurch meist traubig-kompaktes Erscheinungsbild; unverzweigte Enden bis 2 mm lang, verzweigte Mykorrhizensysteme 5–8 (10) mm lang; Durchmesser der Hauptachsen 0.5–0.6 mm, der Äste 0.3–0.5 mm (Abb. 5 a). – Farbe junger Ektomykorrhizen an den frisch wachsenden Spitzen hell weißlichbraun, durch eingeschlossene Luft silbrig schimmernd; ältere Teile dunkler, graubraun bis bräunlichgrau. – Manteloberfläche durch locker dem Mantel anliegende Hyphen rauh, unregelmäßig grob-wollig (Abb. 5 a). – Abziehende Hyphen zahlreich, dicht am Hyphenmantel noch unscheinbar, hyalin, dann sehr auffallend dick und dunkelbraun werdend, deutlich bereits bei 25facher Vergrößerung zu erkennen; gabelig verzweigt, dadurch zickzackförmig wachsend, das ganze Mykorrhizensystem in ein lockeres Gespinst einhüllend; die großlumigen, dunkelbraunen Hyphen noch zentimeterweit ins Substrat verfolgt, nur gelegentlich zu mehreren gebündelt, meist einzeln das Substrat durchziehend. Rhizomorphen nicht vorhanden (Abb. 5 a’).

Mantelpräparat (Hyphenmantel in Aufsicht). – Manteloberfläche: locker plectenchymatisch, mit sehr variabler Textur, in abziehenden Hyphen aufgelöst; Hyphen schlauchig dünnwandig, häufig geknickt und faltig, dicht septiert; Hyphendurchmesser an den Septen oft 6–8 μm , dazwischen 7–10 μm ; Zellwände nicht auffällig verdickt, hellbräunlich membranär pigmentiert; Septen in

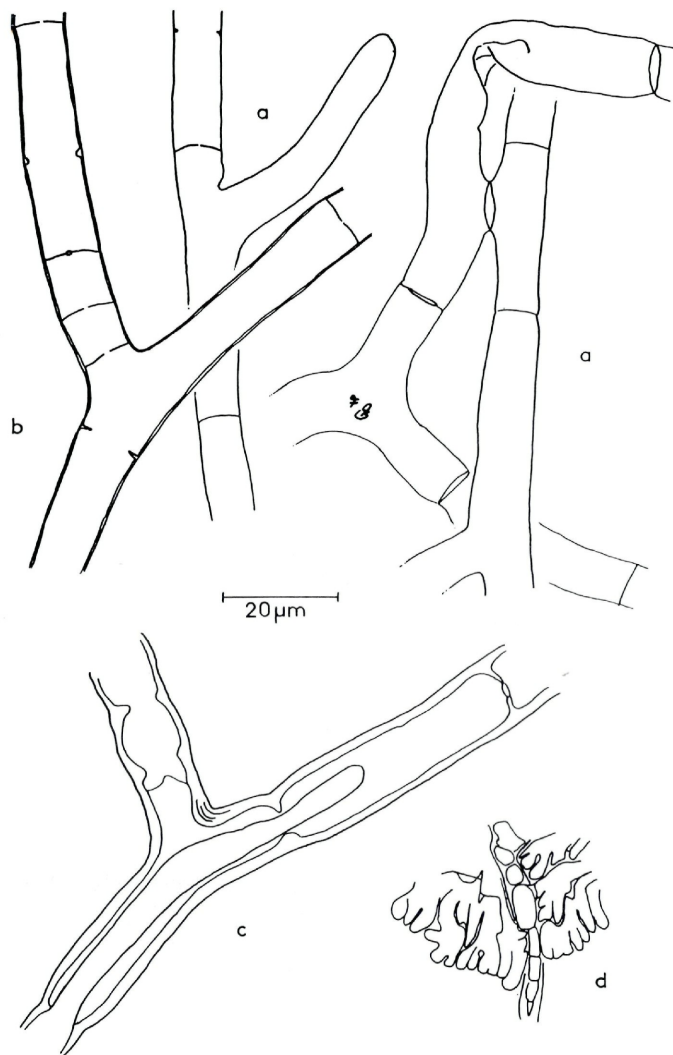
Abb. 5 – „*Fagirhiza tubulosa*“ – a, a’: Habitus der Ektomykorrhizen in verschiedenen Wachstumsstadien; a nur Umriß, bei a’ abziehende Hyphen eingezeichnet. – b: Manteloberfläche. – c: Mantelinnenfläche.



Abständen von (10) 15–20 (36) μm , ohne Schnallen (Abb. 5 b; Taf. 5 a,b). – Mittlere Mantelschichten: Struktur wie oben, aber Hyphen dichter aneinandergedreht; Hyphenzellen großlumiger werdend; Übergang in ein Pseudoparenchym. – Mantelinnenfläche: Struktur pseudoparenchymatisch, aus vorwiegend isodiametrischen, eckigen, lückenlos aneinandergrenzenden Hyphenzellen; diese sehr unterschiedlich groß, vorwiegend unregelmäßig angeordnet, nur stellenweise durch Aneinanderreihung die Entstehung aus Hyphen andeutend; Zelldurchmesser (10) 13–18 (20) μm ; Wände kräftig, hellbräunlich membranär pigmentiert (Abb. 5 c; Taf. 5 c). – Flächenansicht der Ektomykorrhizenspitze: keine auffallenden Abweichungen gegenüber älteren Mantelteilen, aber Hyphenwände dünn, weniger pigmentiert. – Abziehende Hyphen: zahlreich, diffus aus dem aufgelockerten Plectenchym der Manteloberfläche hervorgehend; jung blaß bräunlich; Durchmesser 8–11 μm , wachsende Spitzen ca. 6 μm ; Wände nicht auffällig verdickt; ältere Hyphenabschnitte dunkelbraun bis schwarzbraun membranär pigmentiert, Durchmesser 12–18 (20) μm , Wände 1–2 (3) μm dick; Septenabstand sehr variabel, dicht (ca. 15 μm) und regelmäßig septierte Bereiche abwechselnd mit Hyphenabschnitten größeren und ungleichmäßigen Septenabstands bis 50 μm ; Verzweigungen häufig, fast dichotom; Anastomosen vereinzelt, teilweise mit Septum; Querwände sehr variabel ausgebildet; bei jungen Hyphenabschnitten meist dünn und mit einem feinen, kaum erkennbaren Porus versehen, bei älteren Hyphenteilen kräftig, aber häufig mit sehr großem Porus oder bis auf einen Randwulst reduziert (Wandauflösung?); besonders bei älteren Hyphenabschnitten häufig Selbstdurchwachungen in Form dünnwandiger Hyphen, die als Einstülpung einer Querwand ins Zellumen ihren Anfang nehmen und dann die alten, plasmaleeren Hyphenröhren und deren große Septenporen durchwachsen können (Abb. 6 a–c; Taf. 6 b–f). – Cystiden und Rhizomorphen: keine.

Anatomie im Querschnitt. – Mantel: Manteldicke (15) 20–30 (35) μm ; im Außenbereich locker plectenchymatisch, unregelmäßig lückig-interzellularenreich, Hyphen in verschiedenster Lage angeschnittenen, mit 6–10 μm Durchmesser; innerer Bereich pseudoparenchymatisch, lückenlos, Zellelemente abgeflacht, oval bis spindelförmig, Zellwände etwas verdickt; Mantel aber sehr variabel, stellenweise nur in Form zweier dicht gelagerter Zellschichten ausgebildet (Taf. 6 a). – Hartig'sches Netz: Eindringtiefe 1–2 (3) Rindenschichten; sehr vereinzelt feine bläschenförmige intrazellu-

Abb. 6 – „*Fagirhiza tubulosa*“ – a, a': junge abziehende Hyphen. – b: abziehende Hyphen, unterschiedliche Septenporen. – c: ältere abziehende Hyphe, Hyphendurchwachung. – d: Querschnitt, Hartig'sches Netz in Flächenansicht.



läre Einstülpungen aus dem Hartig'schen Netz in das Lumen der Rindenzellen. Gestalt in Flächenansicht: labyrinthisch-fächerförmiges Netzwerk, dünnwandig; Hyphen im Schnitt mit variablem Durchmesser von 2–5 μm (Abb. 6 d). – Rindenzellen: isodiametrisch, Durchmesser 15–25 μm .

Anatomie im Längsschnitt. – Mantel: Schichtung und Hyphenmaße der Anatomie des Querschnitts entsprechend. Taf. 6 a. – Ektomykorrhizenspitze: keine auffälligen Abweichungen gegenüber älteren Mantelpartien, Hyphenwände etwas dünner.

Tangentialschnitt durch die äußere Rindenschicht. – Hyphen des Hartig'schen Netzes im Schnitt mit schwankendem Durchmesser von 2–4.5 μm ; einzelne Abschnitte der Rindenzellwände ausgespart; sehr vereinzelt feine bläschenförmige Einstülpungen in das Rindenzellumen.

Farbreaktionen des Hyphenmantels mit verschiedenen Reagentien: Ethanol 70%: –; Baumwollblau: –; Brillantkresylblau: bläulich; Chlorazol-Black E: –; Eisensulfat: –; Erythrosin: schmutzigrötlich; Fast-Green: braungrünlich; Kalilauge 15%: –; Kongorot: rötlichbraun; Malachitgrün: –; Martius-Gelb: –; Melzers Reagens: –; Milchsäure: –; Phloxin B: –; Phenol: –; Rutheniumrot: –; Stahl's EP-Reagens: –; Sudan-III-Glycerin: –; Sulfovanillin: –; Toluidinblau: –.

Eigenfluoreszenz. – Ganze Mykorrhizen: 254 nm: –; 366 nm: –; Querschnitte: UV-Filter 340–380 nm: blaß weißlichcreme, von bräunlicher Eigenfärbung überdeckt; Blaufilter 450–490 nm: schwach grünlichgelb.

Kernfärbung (Karminessigsäure). – Mantelhyphen und junge abziehende Hyphen: vielkernig, bis 12 Kerne pro Hyphenzelle beobachtet, oft wandständig, linsenförmig, Durchmesser ca. 2 μm . – Cytologische Merkmale: Mantelhyphen sowie junge Bereiche abziehender Hyphen (in Wasser frisch präpariert oder in FAA fixiert, nicht aber in Milchsäurepräparaten) mit plasmatischem Inhalt und auffälligen lichtbrechenden Tröpfchen von etwa 1 μm Durchmesser, die zu 1–3 beiderseits der feinen Septenporen angeordnet sind (Woronin-Bodies?); diese häufig auch bei Methylacrylat-schnitten durch den Mantel zu beobachten; ältere Hyphenzellen ohne solche Körperchen; sehr alte, dickwandige Hyphen oft plasma-leer, aber teilweise von jungen plasmaführenden Hyphen durchwachsen.

Weitere Belege: Bayern, Landkreis Miesbach, Voglherd bei Parsberg, Buchenreinbestand auf Würmmoräne, 21. 2. 1985 (FBM 26); Bayern, Landkreis Miesbach, Stadlberg, Buchenaltbestand auf Altmoräne, 1. 5. 1986 (FBM 27); Baden-Württemberg, Karlsruhe, Staatswald Rittnert, Buchenaltholz auf Parabraunerde über Lößlehm, 31. 7. 1987 (FBM 28), alle in M.

Kulturversuche. – Nach Animpfen von gewaschenen Mykorrhizen an pilzfreie Buchensämlinge bildeten sich innerhalb von zwei Wochen neue Ektomykorrhizen; der Pilz breitete sich mittels der großlumigen abziehenden Hyphen rapide in der Impfkammer aus und infizierte fast alle neugebildeten Wurzeln. Zur Überbrückung von luffterfüllten Hohlräumen verdrillten sich oft mehrere dieser Hyphen zu einem Strang. Die Mykorrhizen waren zunächst viel heller weißlich als im Freiland gefundene; erst nach einigen Wochen erhielten sie die an natürlichen Ektomykorrhizen beobachtete bräunliche Färbung. Im Habitus und im mikroskopischen Bild waren die Mykorrhizen nicht von natürlichen zu unterscheiden. Schwacher Mineraldüngerzusatz zum Gießwasser zwei Monate nach Animpfung wirkte sich ungünstig auf die Neubildung von Ektomykorrhizen aus; das Wachstum stagnierte.

Bemerkungen. – Durch die ungewöhnlich großen abziehenden Hyphen, die diese kompakt-traubige, weißlichbraune Buchenektomykorrhiza umgeben und unter der Stereolupe im Substrat verfolgt werden können, sowie durch das aus großen, geknicktfaltigen Hyphen gebildete Mantelplectenchym ist diese Ektomykorrhiza-Art unverwechselbar und leicht anzusprechen. „*Fagirhiza tubulosa*“ wurde regelmäßig und zu allen Jahreszeiten auf den Versuchsflächen beobachtet.

In der Literatur fanden sich keine Ektomykorrhizen, die dieser auch nur annähernd ähnlich erscheinen.

Die mit den Septenporen junger Hyphen assoziierten lichtbrechenden Körperchen stellen vermutlich die für Ascomyceten typischen Woronin-Bodies dar. Bewiesen könnte dies nur werden durch elektronenmikroskopische Analyse; wie aber einige Autoren (BECKETT, HEATH & McLAUGHLIN, 1974; DANIELSON 1982) zeigen, können solche Strukturen auch lichtmikroskopisch dargestellt werden. Daneben sprechen auch einige weitere Merkmale für eine Ascomycetennatur des Pilzpartners: die oft großen, einfachen Septenporen; die Durchwachsung alter Hyphenröhren durch junge, plasmahaltige Hyphen, die als Ausstülpung eines dünnen Septums beginnen (so interpretiert bei DANIELSON, 1982); schließlich stellt auch die Vielkernigkeit der Zellkompartimente ein Merkmal dar, das häufiger bei Ascomyceten auftritt (WEBSTER, 1983: 232, 383).

Weitere Kulturversuche

Infektionsversuche wurden auch mit einigen weiteren, bereits näher untersuchten Buchenektomykorrhiza-Arten durchgeführt. Neben „*Fagirhiza cystidiophora*“ und „*Fagirhiza tubulosa*“ ließen sich auch die Ektomykorrhizen von *Laccaria amethystina* (BRAND & AGERER, 1986), *Cenococcum geophilum*, *Cortinarius bolaris* und

Amanita rubescens (Beschreibung in Vorbereitung) auf Wurzeln von Buchensämlingen übertragen. Impfstücke der Buchenektomykorrhizen von *Lactarius vellereus* (BRAND & AGERER, 1986) entwickelten lediglich dünne, milchsafftführende Rhizomorphen.

Bei allen Kulturversuchen waren niemals Fremdinfectionen zu beobachten. Die neu entstandenen Ektomykorrhizen entsprachen in Morphologie, Färbung und Anatomie jeweils eindeutig dem Impfmateriale. Eventuell miteingebrachtes Mycel anderer Bodenpilze konnte also die Wurzeln nicht infizieren. Möglicherweise sind die als Mykorrhizenstücke angeimpften Pilze bevorteilt, weil sie zunächst noch von den im Wurzelstück gespeicherten Stoffen zehren können. Nach den Versuchen von HARLEY (1969) sind abgeschnittene Buchenektomykorrhizen noch einige Tage lebensfähig. An nicht beimpften Buchen traten auch nach einem Jahr noch keine Ektomykorrhizen auf.

Als entscheidend für einen Animpferfolg erwies sich der direkte Kontakt des Impfmateriale zu jungen Wurzelspitzen. An solchen Berührungsstellen entstanden am schnellsten neue Ektomykorrhizen.

Erste Beobachtungen zeigten ein unterschiedliches Wachstumsverhalten der kultivierten Ektomykorrhizen-Arten. So genügen bei „*Fagirhiza tubulosa*“ bereits Hyphen zur Beimpfung, während bei den anderen Arten erst eine größere Anzahl von Ektomykorrhizenspitzen zum Erfolg führte. Am schnellsten entwickelten sich Ektomykorrhizen bei *Laccaria amethystina* und bei „*Fagirhiza tubulosa*“ (nach einigen Tagen), wesentlich langsamer bei den anderen Arten (nach einigen Wochen). Die Ektomykorrhizen von *Laccaria amethystina* sind kurzlebiger als die der anderen Arten; nach einigen Tagen verlieren die blauviolettten Wurzelspitzen ihre charakteristische Färbung und kollabieren. Dies entspricht auch den Beobachtungen an steril synthetisierten Buchenektomykorrhizen dieser Art (BRAND & AGERER, 1986). Mineraldüngerzusatz erhöhte die Infektionsrate von „*Fagirhiza cystidiophora*“, brachte aber das Wachstum von „*Fagirhiza tubulosa*“ vollständig zum Erliegen. *Cortinarius bolaris* und *Laccaria amethystina* zeigten ein stärkeres Wachstum in Laub-Torf-Substrat. Dagegen war bei „*Fagirhiza tubulosa*“, der schnellwüchsigsten Art, kaum ein Unterschied zwischen dem Wachstum in Torf und Laub-Torf zu erkennen.

Schwierigkeiten bereiteten manchmal miteingeschleppte Bodenkleintiere (Collembolen, Oribatiden, Mückenlarven), die sich in den Wurzelkammern stark vermehren und neugebildete Ektomykorrhizen und Bodenmycel regelrecht abweiden können. Auch in diesem Punkt zeigten sich Unterschiede zwischen den Pilzarten; Kulturen von *Laccaria amethystina* wurden mehrfach von Collem-

bolen zerstört, „*Fagirhiza tubulosa*“ und „*Fagirhiza cystidiophora*“ zeigten sich nicht beeinträchtigt.

Diskussion

Die drei hier beschriebenen Ektomykorrhiza-Arten wurden, wie auch die bei BRAND & AGERER (1986) dargestellten Arten, regelmäßig und häufig in Buchenbeständen Süddeutschlands gefunden. Sie sind bereits unter der Stereolupe bei stärkerer Vergrößerung leicht zu erkennen; durch einen Komplex von vielen konstanten, charakteristischen Merkmalen ist jede der beschriebenen Arten eindeutig von allen bisher untersuchten Buchenmykorrhizen abgrenzbar (Beschreibungen für über 25 weitere Arten in Vorbereitung). Es kann angenommen werden, daß Mykorrhizen, die einer dieser Beschreibungen völlig entsprechen, von derselben Pilzart oder wenigstens von einer sehr nah verwandten Art gebildet werden.

Wie schon frühere Arbeiten dieser Serie, zeigt auch die vorliegende, daß eine Untersuchung von Mantelpräparaten in Aufsicht zum Standard bei Beschreibungen von Ektomykorrhizen gehören muß. Unterschiedliche Zellmuster des Pilzmantels lassen sich auf diese Weise leicht darstellen und liefern wesentliche Bestimmungsmerkmale (vgl. auch CHILVERS, 1968).

Sehr gute Merkmale stellen auch cystidenartige Bildungen der Manteloberfläche dar, wie sie hier für zwei Arten beschrieben wurden. DOMINIK (1969) zeigte ein großes Spektrum verschiedenartiger Cystiden, die auf Ektomykorrhizenmänteln vorkommen können. Über einen möglichen Zweck solcher Bildungen bei Ektomykorrhizen gibt es keine Untersuchungen. Für die Cystiden der Buchenekto-mykorrhiza von *Russula illota* (Beschreibung in Vorbereitung), die ebenfalls in den hier untersuchten Beständen vorkommt, wird eine Schutzfunktion gegen Fraß durch Boden-Kleintiere angenommen (AGERER & al., 1986).

Auf die Bedeutung von Hyphenmerkmalen hat schon TRAPPE (1967) wegen ihrer großen Konstanz besonders hingewiesen. Die Untersuchung der abziehenden Hyphen liefert auch bei den hier dargestellten Arten wichtige und auffällige Bestimmungshilfen (z. B. ungewöhnlicher Hyphendurchmesser, aufgelöste Querwände bei „*Fagirhiza tubulosa*“, septierte Anastomosen bei „*Fagirhiza cystidiophora*“, Hyphendurchwachungen bei beiden genannten Arten).

Eine Identifizierung der beschriebenen Ektomykorrhiza-Arten, d. h. die Zuordnung zu einer bekannten Pilzart, war bis jetzt nicht möglich. Es konnte aber gezeigt werden, daß sie einen Merkmalsreichtum zeigen, der den mancher Fungi imperfecti übertrifft. Jeder Mykorrhizaforscher wird sich in der Lage sehen, die bekannte Ektomy-

mykorrhiza des imperfekten Pilzes *Cenococcum geophilum* aufgrund der charakteristischen Habitus-, Mantel- und Hyphenmerkmale sicher anzusprechen (vgl. die ausführliche Beschreibung von CHILVERS, 1968). Dies dürfte ebenso für die hier beschriebenen Buchenmykorrhizen gelten.

Schon seit langer Zeit wird Waldboden als Pilzinokulum für Baumschulen verwendet; auch abgeschnittene mykorrhizierete Wurzeln, die in das Substrat eingearbeitet wurden, dienten gelegentlich zur Beimpfung. Dabei wurde aber meist eine unbekannte Population von Mykorrhizapilzen übertragen (MIKOLA, 1973; TRAPPE, 1977; MARX & KENNEY, 1982). Im vorliegenden Fall wurde dagegen jeweils nur eine Pilzart in Form einer genau charakterisierten Ektomykorrhiza an die Wurzeln von Sämlingen gebracht. Die ersten Beobachtungen – wie auch die Mißerfolge bei einigen Pilzarten – zeigen, daß die vorgestellte Methode noch durch Variation des Substrats und der Nährstoffbedingungen optimiert werden muß. Sie stellt eine Alternative zur Sterilsynthese von Ektomykorrhizen dar, die versucht werden sollte, wenn bei einer Pilz- oder Mykorrhiza-Art Kulturen auf künstlichen Medien nicht möglich sind. Der technische Aufwand ist geringer als bei Sterilsynthesen, die Wachstumsbedingungen sind natürlicher. Untersuchungen bezüglich Substratsprüchen, Entwicklung, Transportleistungen, aber auch Konkurrenz zwischen Ektomykorrhizapilzen und Beziehungen zur Bodenfauna werden so für ein größeres Spektrum mykorrhizabildender Pilzarten zugänglich.

Die SEM-Aufnahmen von Mykorrhizen konnten mit technischer Unterstützung durch das Max-Planck-Institut Martinsried, München, und durch die freundliche Hilfe von Herrn Univ.-Prof. Dr. J. GRAU, München, erstellt werden. Die Studie wurde vom Bundesminister für Forschung und Technologie durch eine Beihilfe unterstützt, sowie durch eine Spende der Dachser-Spedition, München.

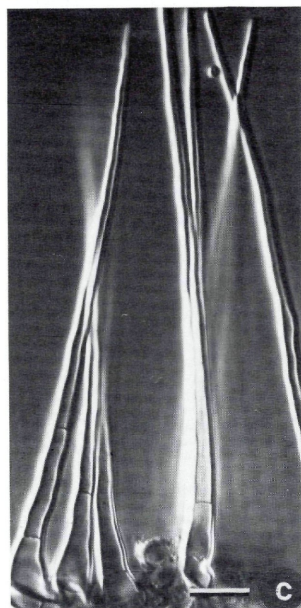
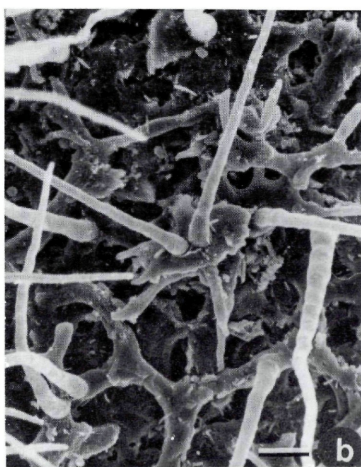
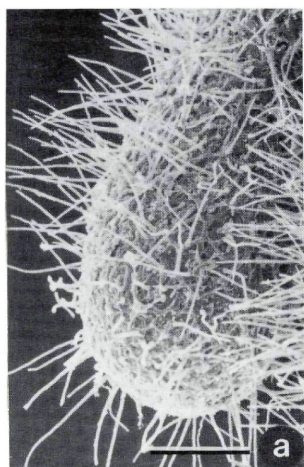
Literatur

- AGERER, R. (1986). Studies on ectomycorrhizae. II. – Introducing remarks on characterization and identification. – *Mycotaxon* 26: 473–492.
- (1986 a). Studies on Ectomycorrhizae. III. – Mycorrhizae formed by four species in the genera *Lactarius* and *Russula* on spruce. – *Mycotaxon* 27: 1–59.
- (1987, ed.). Colour atlas of ectomycorrhizae. – Einhorn Verlag, Schwäbisch Gmünd.
- (1987 a). Studies on ectomycorrhizae. V. – Mycorrhizae formed by *Dermocybe cinnamomea* and *D. sanguinea* on spruce. – *Nova Hedwigia* 44 (1–2): 66–99.
- , BRAND, F. & E. GRONBACH (1986). Die exakte Kenntnis der Ektomykorrhizen als Voraussetzung für Feinwurzeluntersuchungen im Zusammenhang mit dem Waldsterben. – *AFZ* 20/1986: 497–503, 509.
- BECKET, A., HEATH, I. B. & D. J. McLAUGHLIN (1974). An atlas of fungal ultrastructure. – Longman, London.
- BONFANTE-FASOLO, P. (1973). Nuclear division in the vegetative hyphae of *Tuber*

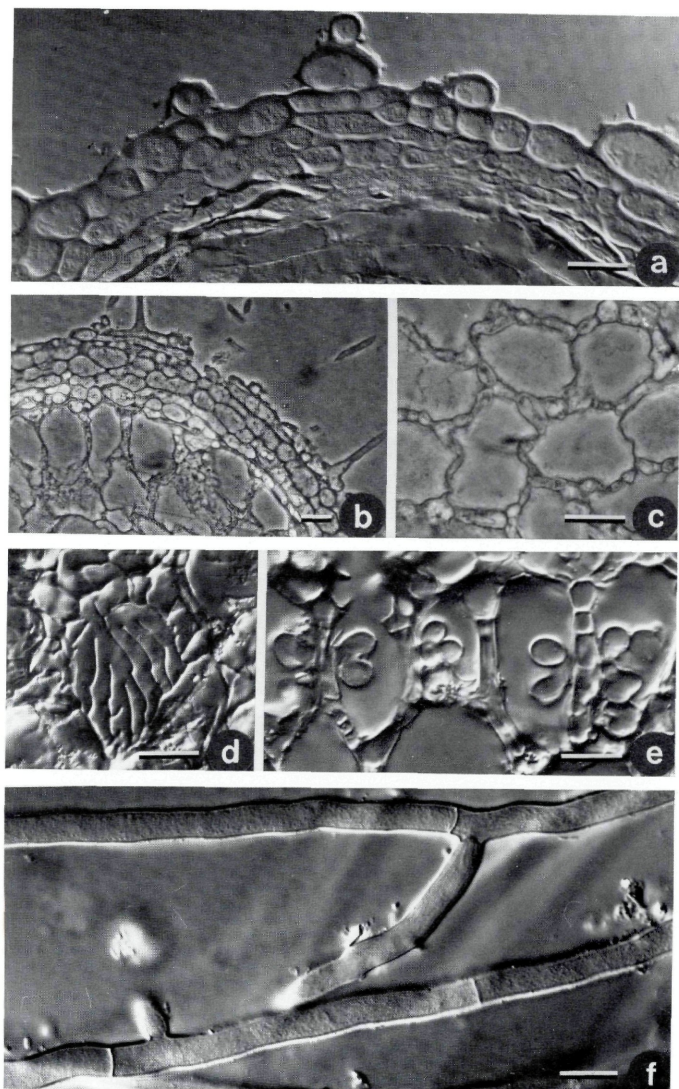
- species plurimae. – Mycopath. Mycol. appl. 49: 161–167. (fd. HARLEY & SMITH, 1983)
- & A. BRUNEL (1972). Caryological features in a mycorrhizal fungus: *Tuber melanosporum* VITT. – *Allionia* 18: 5–11.
- BRAND, F. & R. AGERER (1986). Studien an Ektomykorrhizen. VIII. – Die Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis*, *Lactarius vellereus* und *Laccaria amethystina* an Buche. – *Z. Mykol.* 52(2): 287–320.
- BROWN, M. F. & E. J. KING (1982). Electron microscopy of mycorrhizae. – In: SCHENK, N. C. (ed.): *Methods and principles of mycorrhizal research.* – The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota.
- CERUTI, A. & L. BUSSETTI (1962). Sulla simbiosi micorrizica tra tigli e *Boletus subtomentosus*, *Russula grisea*, *Balsamia platyspora*, *Hysterangium clathroides*. – *Allionia* 8: 55–66.
- CHILVERS, G. A. (1968). Some distinct types of eucalypt mycorrhizae. – *Austr. Journ. Bot.* 16: 49–70.
- DANIELSON, R. M. (1982). Taxonomic affinities and criteria for identification of the common ectendomycorrhizal symbiont of pines. – *Can. J. Bot.* 60(1): 7–18.
- DOMINK, T. (1969). Key to ectotrophic mycorrhiza. – *Folia Forestalia Polonica, Seria A* 15: 309–328.
- DUDDRIDGE, J. A., A. MALIBARI & D. J. READ (1980). Structure and function of mycorrhizal rhizomorphs with special reference to their role in water transport. – *Nature Lond.* 287: 834–836.
- FONTANA, A. (1961). Micorrizze dei Pioppi. – *Allionia* Vol. 7: 87–129.
- GRONBACH, E. & R. AGERER (1986). Charakterisierung und Inventur der Fichtenmykorrhizen im Högwald und deren Reaktion auf saure Beregnung. – *Forstw. Cbl.* 105 (4): 329–335. (Gilt als *Studies on Ectomycorrhizae*. VII.)
- HARLEY, J. L. (1969). *The biology of mycorrhiza.* – 2nd. edition. Leonard Hill, London.
- & S. E. SMITH (1983). *Mycorrhizal symbiosis.* – Academic Press, London, New York.
- LUPPI, A. M. & C. GAUTERO (1967). Ricerche sulle micorrizze di „*Quercus robur*“, „*Quercus petraea*“ e „*Quercus pubescens*“ in Piemonte. – *Allionia* 13: 129–148.
- MARX, D. H. & D. S. KENNEY (1982). Production of ectomycorrhizal fungus inoculum. In: SCHENK, N. C. (ed.): *Methods and principles of mycorrhizal research.* – The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota.
- MIKOLA, P. (1973). Application of mycorrhizal symbiosis in forestry practice. – In: MARKS G. C. & T. T. KOZLOWSKI (eds.): *Ectomycorrhizae. Their ecology and physiology.* – Academic Press, New York, London.
- MOLINA, R. & J. G. PALMER (1982). Isolation, maintenance, and pure culture manipulation of ectomycorrhizal fungi. – In: SCHENK, N. C. (ed.): *Methods and principles of mycorrhizal research.* – The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota.
- PALENZONA, M. (1969). Sintesi micorrizica tra *Tuber aestivum* VITT. e semenzali di *Corylus avellana*. – *Allionia* 15: 121–131.
- , G. CHEVALIER & A. FONTANA (1972). Sintesi micorrizica tra i miceli ni soltara di *Tuber brumale*, *T. melanosporum*, *T. rufum* e semenzali di conifere e latifoglie. – *Allionia* 18: 41–52.
- PEYRONEL, B. (1934). Il sapore de alcune reazioni microchimiche delle micorrizze ectotrofiche prodotte da Russule e Lattarii. – *N. Giorn. Bot. Ital., n. s.*, XLI(4): 744–746.
- READ, D. J. & A. MALIBARI (1978). Water transport through mycelial strands to ectomycorrhizal roots of pine. – *C. R. Reun Groupe Etud. Racines* 6: 410–424.
- , R. FRANCIS & R. D. FINLAY (1985). Mycorrhizal mycelia and nutrient cycling in plant communities. – *Ecol. Interactions in Soil; Spec. Publ. Br. Ec. Soc.* 4: 193–217.

- SCANNERINI, S. & M. PALENZONA (1967). Ricerche sulle ectomicorrize di „*Pinus strobus*“ in vivaio. – *Allionia* 13: 187–194.
- TRAPPE, J. M. (1967). Principles of classifying ectotrophic mycorrhizae for identification of fungal symbiont. – *Proc. Int. Union Forest Res. Organ.*, 14th, 24: 46–59.
- (1977). Selection of fungi for ectomycorrhizal inoculation in nurseries. – *Ann. Rev. Phytopath.* 15: 203–222.
- VOIRY, H. (1981). Classification morphologique des ectomycorrhizes du chêne et du hêtre dans le nord-est de la France. – *Eur. J. For. Path.* 11: 284–299.
- WEBSTER, J. (1983). *Pilze*. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- WEISS, M. & R. AGERER (1988). Studien an Ektomykorrhizen XII. – Drei nichtidentifizierte Mykorrhizen an *Picea abies* (L.) KARST. aus einer Baumschule. – *Eur. J. For. Pathol.* 18: 26–43.
- WERNER, J. (1984). Ein neues Kunststoff-Einbettmedium für die Lichtmikroskopie: Das Glycol-Methylacrylat LKB-Historesin. – *mta praxis* 30 (10): 675–679.

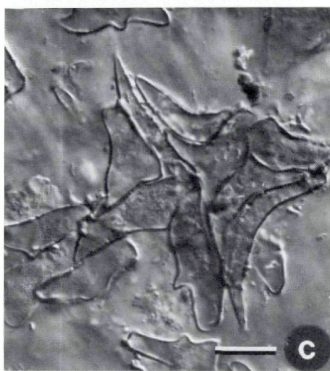
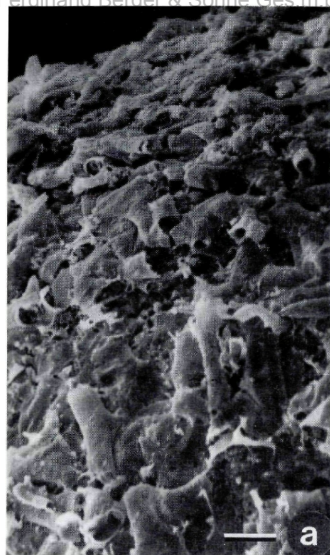
Tafel 1 – „*Fagihiza cystidiophora*“ – a: Seitenast einer Ektomykorrhiza, dicht mit Cystiden besetzt (SEM). – b: Hyphennetz der Manteloberfläche mit daraus entspringenden Cystiden (SEM). – c: Cystiden (Interferenzkontrast). – d: Flächenansicht der äußeren, epidermisartig-pseudoparenchymatischen Mantelschichten (Interferenzkontrast). Maßstrich bei a 100 µm, bei b, c, d 10 µm.



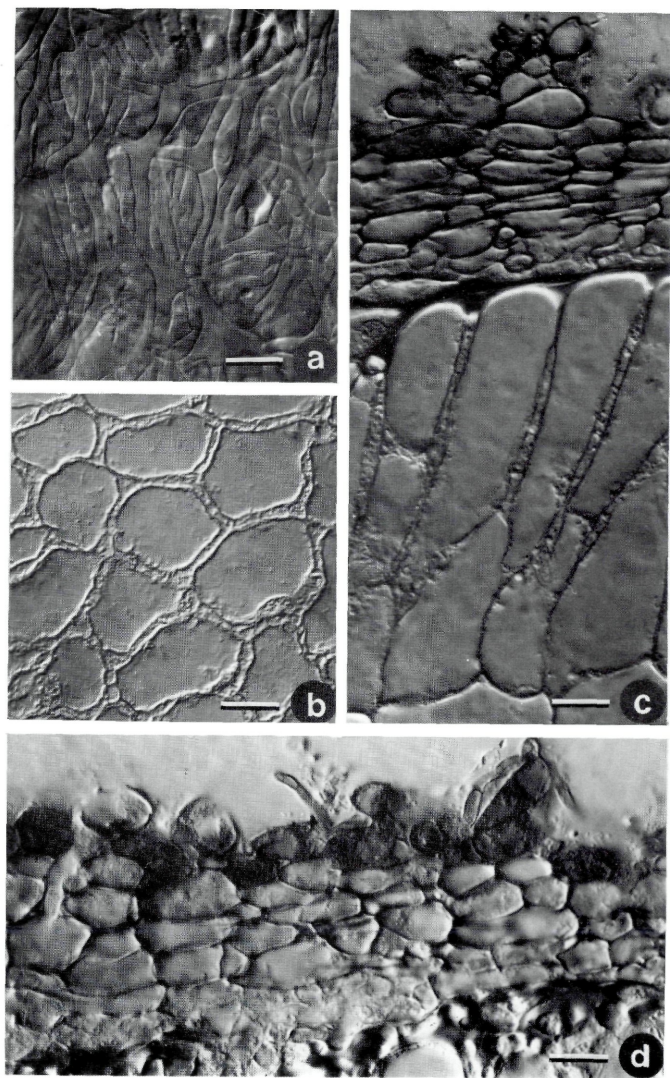
Tafel 2 – „*Fagirhiza cystidiophora*“ – a: Längsschnitt, Mantel über der Wurzelspitze. – b: Querschnitt, mit angeschnittenen Cystiden. – c: Tangentialschnitt durch die äußerste Rindenschicht mit Hartig'schem Netz. – d: Querschnitt, Hartig'sches Netz in Flächenansicht. – e: Querschnitt, Hartig'sches Netz im Schnitt, mit bläschenartigen Einstülpungen in die Rindenzellen. – f: abziehende Hyphen. (a, d, e, f Interferenzkontrast, b, c Phasenkontrast). Meßstrich 10 µm.



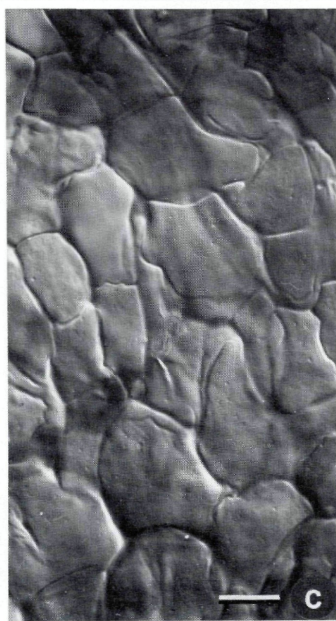
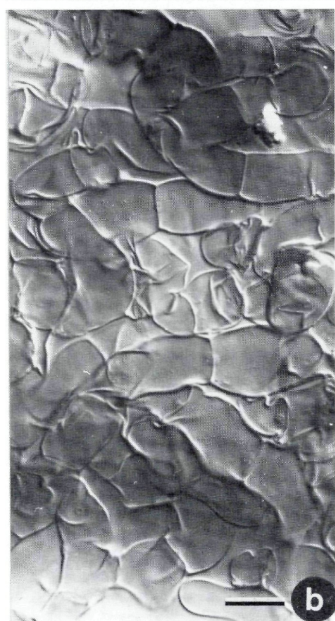
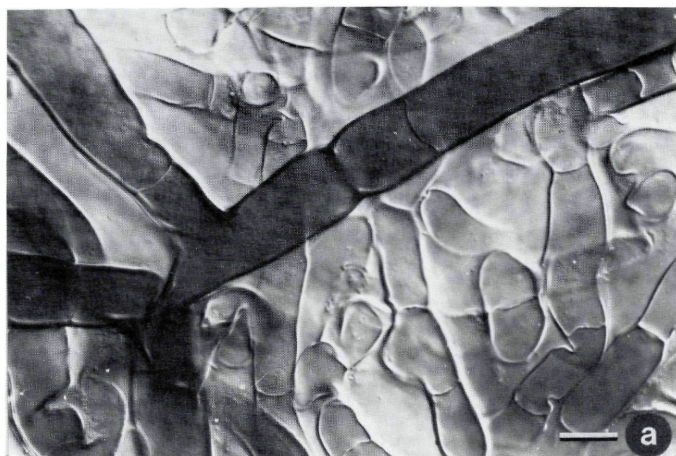
Tafel 3 – „*Fagihiza granulosa*“ – a: Manteloberfläche (SEM). – b: Manteloberfläche mit Papillen, nahe der Wurzelspitze. – c: Manteloberfläche mit sternförmig gehäuften Papillen. – d: Flächenansicht der mittleren, eckig-zelligen Mantelschichten. – e: dto., an der Wurzelspitze. (b, c, d, e Interferenzkontrast). Maßstrich 10 µm.



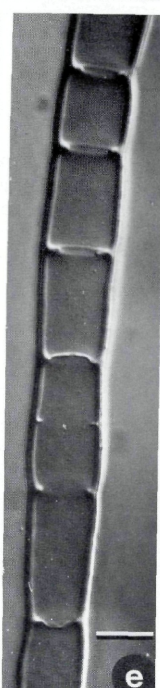
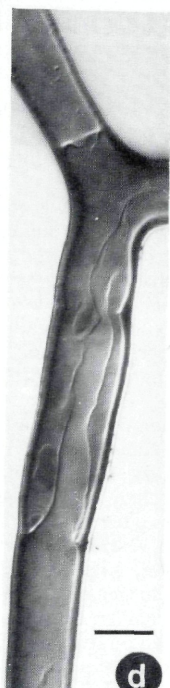
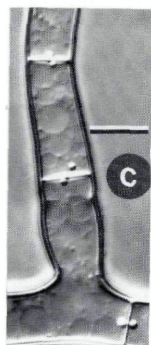
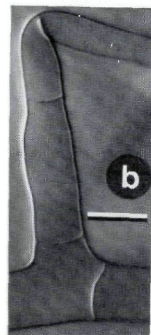
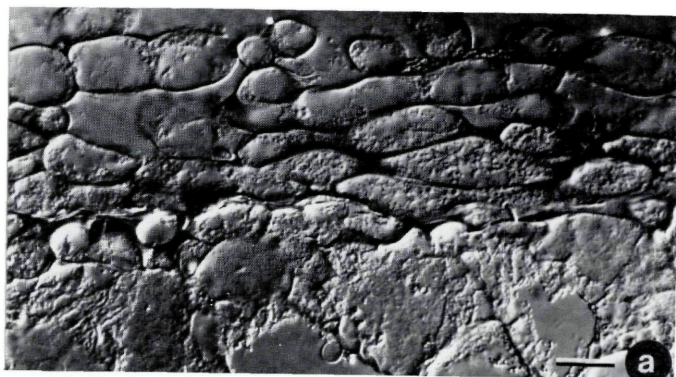
Tafel 4 – „*Fagihiza granulosa*“ – a: Mantelinnenfläche, Plectenchym. – b: Tangentialschnitt durch die äußerste Rindenschicht mit Hartig'schem Netz. – c: Längsschnitt, vom Hartig'schen Netz erfaßte Rindenzellen langgestreckt. – d: Längsschnitt, Papillen der Manteloberfläche mit Inhalt, abziehende Hyphen. (alle Abb. Interferenzkontrast). Meßstrich 10 μm .



Tafel 5 – „*Fagirhiza tubulosa*“ – a: Aufsicht auf die Manteloberfläche, mit aufliegenden abziehenden Hyphen. – b: Aufsicht auf die Manteloberfläche, Plectenchym. – c: Flächenansicht der inneren, pseudoparenchymatischen Mantelschicht. (alle Abb. Interferenzkontrast). Maßstrich 10 µm.



Tafel 6 – „*Fagihiza tubulosa*“ – a: Längsschnitt, Mantel, an den Septenporen der Mantelhyphen z. T. feine Körperchen (Woronin-Bodies?). – b bis f: abziehende Hyphen; b jung, dünnwandig, mit sehr feinen Septenporen; c lebende Hyphe in Wasser, mit feinen Körperchen an den Septenporen (Woronin-Bodies?); d älter, dickwandig, Durchwachsung; e älter, dickwandig, mit unvollständigen Querwänden (aufgelöst?); f sehr alte abziehende Hyphen. (alle Abb. Interferenzkontrast). Maßstrich 10 µm.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Sydowia](#)

Jahr/Year: 1987/1988

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Brand F., Agerer Reinhard

Artikel/Article: [Studien an Ektomykorrhizen. XIII. Drei häufige Ektomykorrhizen der Buche \(*Fagus sylvatica* L.\). Charakterisierung und unsterile Kultivierung von Buchenektomykorrhizen. 1-37](#)