

Studien an Ektomykorrhizen VIII*
Die Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis*, *Lactarius vellereus*
und *Laccaria amethystina* an Buche

F. BRAND und R. AGERER

Institut für Systematische Botanik der Universität München
 Menzinger Straße 67, D-8000 München 19

Eingegangen am 27.5.1986

Brand F. & R. Agerer (1986) – Studies on Ectomycorrhizae VIII – Mycorrhizae formed by *Lactarius subdulcis*, *Lactarius vellereus*, and *Laccarina amethystina* on beech. Z. Mykol. 52(2): 287–320.

Key Words: Ectomycorrhiza, – characterization, – identification, – sterile synthesis, accompanying infection; *Lactarius subdulcis*, *Lactarius vellereus*, *Laccaria amethystina*, *Fagus sylvatica*, key.

Summary: Natural beech mycorrhizae of *Lactarius subdulcis*, *L. vellereus* and *Laccaria amethystina*, identified by tracing hyphal connections between fruitbodies and mycorrhizae, are described comprehensively. The identification of those of *Lactarius subdulcis* and *Laccaria amethystina* is ascertained by pure culture synthesis. Literature concerning descriptions of mycorrhizae of these genera is reviewed and compared with results of this study.

Zusammenfassung: Natürlich wachsende, über Hyphenverbindung mit den Fruchtkörpern identifizierte Buchenmykorrhizen von *Lactarius subdulcis*, *L. vellereus* und *Laccaria amethystina* werden ausführlich beschrieben. Ihre Identität wird bei *Lactarius subdulcis* und *Laccaria amethystina* durch Vergleich mit steril synthetisierten Mykorrhizen bestätigt. Beschreibungen von Mykorrhizen dieser Gattungen in der Literatur werden besprochen und mit den Ergebnissen dieser Studie verglichen.

Die Ursachen der in den letzten Jahren beobachteten großflächigen Schädigungen unserer Wälder konnten bis heute nicht eindeutig ermittelt werden. Die Beobachtung, daß Schäden nicht nur oberirdische Organe der Bäume, sondern in erheblichem Umfang das Feinwurzelsystem betreffen, hat das wissenschaftliche Interesse an den wasser- und nährstoffaufnehmenden Organen der Waldbäume, den Ektomykorrhizen, stark gefördert.

Dem Versuch, krankhafte Veränderungen im Feinwurzelbereich genau zu erfassen, stellen sich aber erhebliche Schwierigkeiten in den Weg. Ektomykorrhizen werden von verschiedensten Basidio-, Asco- und Zygomyceten gebildet und variieren deshalb stark in Aufbau und physiologischen Fähigkeiten, in ihrer Anpassung an Umweltbedingungen wie im Nutzen für den Baum (zusammengefaßt bei Agerer & al. 1986). Physiologische wie ökologische Forschungen müssen deshalb mit definierten, genau bekannten Mykorrhiza-Arten durchgeführt werden. Meist ist es aber unmöglich, im Freiland gefundene Mykorrhizen anzusprechen oder ihren Pilzpartner zu identifizieren. Dies liegt nicht an einem Mangel an differenzierenden Merkmalen, sondern in erster Linie am Fehlen von ausführlichen, ein-

* Studies on ectomycorrhizae VII. – Gronbach & Agerer (1986)

deutigen Beschreibungen der in unseren Wäldern verbreiteten Mykorrhiza-Arten (Trappe 1967; Zak 1973; Godbout & Fortin 1985).

Die existierenden Beschreibungen von Mykorrhizen erfassen meist nur wenige Merkmale (z. B. von Habitus und Wurzelquerschnitten). Wie Chilvers (1968), Trappe (1967), Zak (1973) und Agerer (1986b) zeigten, lassen sich aber an Mykorrhizen noch viele weitere Merkmale zur Differenzierung finden (Flächenansicht des Mykorrhizenmantels, Autofluoreszenz, Rhizomorphmerkmale etc.). In der Serie „Studies on ectomycorrhizae“ versucht unsere Arbeitsgruppe, unter Einbeziehung solcher Merkmale möglichst ausführliche Beschreibungen von Mykorrhizen zu erstellen. Jeder Beschreibung wird ein Bestimmungsschlüssel beigefügt, der fortlaufend ergänzt wird und alle bislang in dieser Serie dargestellten Mykorrhizen umfaßt.

Solch ausführliche Beschreibungen von Fichtenmykorrhizen liegen bereits vor (Agerer 1986 b; Gronbach & Agerer 1986). In diesem Beitrag sollen drei Mykorrhizen der Rotbuche anhand einer Vielzahl von Merkmalen eindeutig charakterisiert werden, als weiterer Baustein für eine umfassende Kenntnis der Mykorrhizen unserer Wälder.

Farbtafeln von Fotografien dieser Mykorrhizen in natürlichen Farben erscheinen parallel dazu im „Colour Atlas of Ectomycorrhizae“ (Einhorn-Verlag, Schwäbisch Gmünd, BR Deutschland; 1. Lieferung Frühjahr 1987).

Material und Methoden

Die hier angewendeten Methoden zur Charakterisierung von Ektomykorrhizen wurden bereits weitgehend bei Agerer (1986a) erläutert und diskutiert, die Vorschrift zur Erstellung von Semidünnschnitten findet sich bei Agerer (1986a). Das Vorgehen sei deshalb hier nur kurz dargestellt.

Fruchtkörper werden mit einem Stück Erde aus dem Boden geschnitten, durch schrittweises und schonendes Auswaschen der Bodenpartikel werden eventuelle Hyphenverbindungen zwischen Fruchtkörperbasis und Mykorrhizen freigelegt.

Die Mykorrhizen werden unter der Stereolupe bei Standardbedingungen in ihren natürlichen Farben fotografiert und via Zeichenspiegel gezeichnet. Durch Abziehen des Pilzmantels von den Feinwurzeln und Ausbreiten in Milchsäure werden Mantelpräparate gewonnen, die eine mikroskopische Darstellung des Mantelaufbaus in Flächenansicht und die Untersuchung von Rhizomorphen und abziehenden Hyphen erlauben. Die Präparate werden im Hellfeld bei 2000facher Vergrößerung mit Hilfe eines Zeichenspiegels 3000fach vergrößert gezeichnet und fotografisch verkleinert. Quer-, Längs- und Tangentialschnitte werden durch Kryotomie oder nach Einbetten in Methylacrylat (LKB-Historesin, Werner 1984) mit dem Mikrotom angefertigt. Weitere Untersuchungen betreffen die Farbreaktionen des Mantels mit verschiedenen Reagentien, die Autofluoreszenz der Mykorrhizen und die Kernverhältnisse nach Färbung mit Karmin-Essigsäure oder Bisbenzimid (Agerer 1986a).

Gegenüber Agerer (1986a, 1986 b) ergeben sich folgende technische Abänderungen:

Alle Mikrofotografien wurden mit einem Interferenzkontrast-Mikroskop (Nomarski-Zeiss) angefertigt, nur Semidünnschnitte unter $4\ \mu\text{m}$ im Phasenkontrast (bei Darstellungen im Interferenzkontrast ist zu beachten, daß die zum Teil reliefartige Wirkung ein Artefakt darstellt; die Aufnahmen sind stets optische Schnitte sehr schmalen Schärfentiefebereichs; außerhalb dieser Schärfenebene liegende Gewebeschichten stören äußerst wenig, und darin liegt der große Vorteil dieses Verfahrens bei der Analyse der oft über $30\ \mu\text{m}$ dicken Mantelpräparate). Alle mikroskopischen Zeichnungen und Fotografien sind zur besseren Vergleichbarkeit in einheitlicher Vergrößerung dargestellt. Angaben zur Farbe im mikroskopischen Bild und bei Behandlung mit Reagentien beziehen sich auf Hellfeldbeobachtung, 800 x, 30 W Niedervoltleuchte, Blaufilter (Tageslichtqualität!). Tests auf evt. Farbreaktionen wurden stets mit Frischmaterial durchgeführt (max. 3 Tage im Kühlschrank aufbewahrt). Zur mikroskopischen Beobachtung der Autofluoreszenz wurden $10\text{--}15\ \mu\text{m}$ dicke Querschnitte in Milchsäure verwendet.

Die Terminologie bei der Beschreibung des Mykorrhizenmantels wird in der Literatur sehr unterschiedlich und verwirrend gehandhabt. Manche Autoren (z. B. Chilvers 1968, Godbout & Fortin 1985a) haben eine eigene Nomenklatur entwickelt, wobei aber gleiche Begriffe (z. B. Prosenchyma, Synenchyma) in verschiedener Weise benutzt werden. Um Mißverständnisse zu vermeiden, werden hier

nur die Termini Plectenchym und Pseudoparenchym verwendet. Ein Plectenchym läßt sich in Mantelaufsicht als ein mehr oder weniger dichtes Geflecht aus langgestreckten Hyphen erkennen; in Quer- und Längsschnitt der Mykorrhiza als zusammengesetzt aus mehr oder weniger dicht gelagerten, deutlich erkennbaren Einzelhyphen. Pseudoparenchym dagegen bezeichnet ein Hyphengeflecht, dessen Zellelemente in Aufsicht oder Schnitt wenig gestreckt bis isodiametrisch geformt und lückenlos aneinandergelagert sind, so daß die Entstehung aus einzelnen Hyphen kaum zu erkennen ist; es ähnelt deshalb einem pflanzlichen Parenchym.

Die genaueren Verhältnisse (Form der Hyphenzellen, Dichte der Verflechtung) werden durch Umschreibungen erläutert. Flächenansichten und Schnitte des Mantels werden unabhängig voneinander beschrieben, um einen Vergleich mit Beschreibungen in der Literatur zu ermöglichen, in der meist nur Schnittmerkmale berücksichtigt werden.

Richtungsangaben bei der Beschreibung von Schnittmerkmalen (radial, tangential) beziehen sich auf die Wurzelachse.

Sterilsynthese von Buchenmykorrhizen:

Da eine Oberflächensterilisation von Bucheckern mit den gewöhnlich verwendeten Mitteln Wasserstoffperoxid oder Natriumhypochlorid nicht möglich war (Schädigung der Keimwurzel durch Eindringen der Lösung), wurde eine schonendere Desinfektionsmethode entwickelt. Die Sterilisation gelang mit einer Lösung des Fungizids Orthocid 83 (Wirkstoff: Captan), 5 g/l, in Verbindung mit Tetracyclin, 100 mg/l, und Tween, 2 ml/l, in sterilisiertem Leitungswasser. Unversehrte, keimende Bucheckern wurden über Nacht in Captan-Tetracyclinlösung gequollen und in der gleichen Lösung unter Sterilbedingungen geschält und gehäutet. Die unverletzten, bloßen Keimlinge wurden unter Sterilbedingungen und sanftem Schütteln der folgenden Waschserie unterzogen: 3 x 5 min. in Captan + Tetracyclin + Tween, 3 x 5 min. in Tween, 3 x 10 min. in Wasser.

Als Substrat für die Keimlinge diente teilweise zersetztes Buchenlaub, das trockensterilisiert (150°C, 3 Std.) und in sterilem Wasser 3 x 10 min. ausgelautet wurde. Mit Torfmoos autoklaviertes Leitungswasser (pH 5,5–6) diente zur Bewässerung. Die Keimlinge wurden in Glasröhren von 20 cm Höhe und 3 cm Innendurchmesser bei 15 000 Lux im Wasserbad steril gezogen. Die Röhren waren halb mit Laub, zu einem Viertel mit Wasser gefüllt. Als Inokulum dienten Agarstückchen vom Randbereich aktiv wachsenden Mycel der Pilzkulturen, die aus Fruchtkörpern gewonnen wurden.

Bestimmungsschlüssel für die bisher in dieser Serie beschriebenen Mykorrhizen

Der größte Teil von in unseren Wäldern vorkommenden Mykorrhizen ist noch nicht beschrieben. Daher ist dieser nur wenige Mykorrhizen umfassende Schlüssel in seiner vorliegenden Form noch nicht geeignet, die meisten der im Freiland vorkommenden Mykorrhizen eindeutig anzusprechen. Er soll zunächst einen Überblick der bis jetzt in dieser Serie erfaßten Arten vermitteln und zu den Originalbeschreibungen weiterleiten. Der Bestimmungsschlüssel wird ständig erweitert, damit nach und nach die häufigsten Mykorrhizen der wichtigen Baumarten bestimmt werden können.

1 Mykorrhizen an Buche

- 2 Mykorrhizenmantel durchgehend plectenchymatisch, ohne Lactiferen, Spitzen wachsender Mykorrhizen lebhaft blauviolett *Laccaria amethystina*
- 2 Mykorrhizenmantel geschichtet, äußere Schichten pseudoparenchymatisch, innere Schichten plectenchymatisch, mit Lactiferen, Spitzen nicht blauviolett
- 3 Äußere Mantelschichten in Aufsicht mit epidermisähnlichem Zellmuster, Zellwände farblos-hyalin, sehr dick *Lactarius vellereus*
- 3 Äußere Mantelschichten in Aufsicht mit eckigem Zellmuster, Zellwände orange-braun, etwas verdickt *Lactarius subdulcis*

1 Mykorrhizen an Fichte

- 4 Mykorrhizen glatt, nur unter einem Binokular etwas haarig, ohne Rhizomorphen oder mit deutlich begrenzten Rhizomorphen
- 5 Mykorrhizen ohne Rhizomorphen, Mantelhyphen stark verquollen, Hyphen des Hartigschen Netzes mehrreihig, äußere Rindenzellen mit auffälligen intrazellulären Infektionen *Piceirhiza gelatinosa* (s. Gronbach & Agerer 1986)*
- 5 Mykorrhizen mit Rhizomorphen, Mantelhyphen kaum verquollen, Hyphen des Hartigschen Netzes mehr oder weniger einreihig, äußere Rindenzellen ohne auffällige intrazelluläre Infektionen
- 6 Mykorrhizenmantel mit auffälligen Lactiferen
 - 7 Manteloberfläche mit normalen, mehr oder weniger parallel zur Oberfläche verlaufenden Hyphen *Lactarius deterrimus* (s. Agerer 1986b)
 - 7 Manteloberfläche mit kurzen, stumpfen, mehr oder weniger senkrecht zur Manteloberfläche stehenden Hyphenenden *Lactarius picinus* (s. Agerer 1986b)
- 6 Mykorrhizenmantel ohne Lactiferen
 - 8 Manteloberfläche pseudoparenchymatisch, Zellen eckig *Russula ochroleuca* (s. Agerer 1986b)
 - 8 Manteloberfläche ein Hyphennetzwerk *Russula xerampelina* (s. Agerer 1986b)
- 4 Mykorrhizenmantel auffällig haarig, aus vielen Hyphen ein dichtes Netzwerk von Hyphensträngen (Rhizomorphen) bildend
 - 9 Mykorrhizen grünlich gelb, einige Mantelhyphen mit braunem Inhalt, dieser in Melzers Reagens dunkelbraun werdend *Dermocybe cinnamomea* (s. Agerer 1986c)
 - 9 Mykorrhizen leicht rötlich oder bräunlich rot, Mantelhyphen ohne bräunlichen Inhalt *Dermocybe sanguinea* (s. Agerer 1986c)

Beschreibung der Mykorrhizen

Buchenmykorrhizen ähneln in ihrem Aufbau eher denen anderer Laubbaumarten als denen von Koniferen. Das Hartigsche Netz dringt häufig nur zwischen die äußeren Rindenschichten ein, tanningefüllte Rhizodermiszellen wie bei *Picea* (Agerer 1986b) oder *Pinus* (Marks 1965) kommen nicht vor. Die Grenze zwischen Hyphenmantel und Wurzel wird von einer 5–15 µm dicken, sehr variablen Schicht aus goldbraunen, amorphen Massen gebildet, die von Hyphen regellos durchwachsen sind. Entsprechendes beobachteten Ceruti & Bussetti (1962) an *Tilia* und Luppi & Gautero (1967) an *Quercus*. Diese Substanzen reagieren mit Eisensalzen schwach grünlich, mit Rutheniumrot dagegen intensiv rot (eigene Beobachtungen; Ceruti & Bussetti 1962); demnach bestehen sie vorwiegend aus pektinartigen Stoffen (Polyuronsäuren) mit geringem Tanninanteil (vgl. auch Marks & Foster 1973). Clowes (1951)

* Arbeitsname für eine spezielle, ausführlich charakterisierte, vorläufig nicht identifizierte Mykorrhiza, um verwirrende Symbolbezeichnungen zu vermeiden; keine Namengebung im Sinne des „International Code of Botanical Nomenclature“!

erkannte diese Schicht als Überrest der verschleimenden, in den Hyphenmantel eingeschlossenen Wurzelhaubenzellen. *Chilvers & Pryor* (1965) fanden Gleiches bei *Eucllyptus*-Mykorrhizen. Die Bezeichnung „Tanninschicht“ (*Harley & Smith* 1983: 126) scheint daher in diesen Fällen nicht gerechtfertigt. Die tanningefüllte Endodermis älterer Wurzelteile dagegen färbt sich mit Eisensalzen kräftig tintenblau; sie bildet eine endgültige Barriere für ein weiteres Vordringen des Pilzes.

Lactarius subdulcis Bull ex Fr. – *Fagus sylvatica*

Abb. 1, 2; Tafel 1, 2.

HABITUS

Verzweigung unregelmäßig monopodial bis angenähert pyramidal; Hauptachse oft mit schwach kopfig verdickter Spitze, Mantel vereinzelt an der Wurzelspitze aufgerissen, von der Wurzel durchwachsen; Hauptachse und Äste meist leicht gekrümmt oder geschlängelt; Äste oft ungleichmäßig dick und dann schwach keulig, knorrig geformt; leichte Einschnürungen an Grenzen alter und neuer Zuwachszonen. Länge unverzweigter Äste bis 4 mm; Fiedersysteme bis 6 cm lang; Durchmesser der Hauptachse 0,5–1,0 mm, der Äste 0,4–0,7 mm. – Abb. 1a.

Farbe junger Äste und Spitzen leuchtend orangebraun bis orangeocker, ältere Teile dunkler orangebraun, fleischbraun, dann graubraun bis grau; häufig fein rotbraun fleckig.

Oberfläche glatt, fein glimmerig glänzend; nicht mit dem Substrat verklebt.

Bei Verletzung schwach milchend; Wunden durch den Latex mit einer grauen Kruste überzogen; Milch weißlich.

Abziehende Hyphen sehr spärlich; häufiger an Berührungspunkten mit dem Substrat oder an Bruchstellen auswachsend. Rhizomorphen stets vorhanden, vereinzelt, häufig bereits an der Ansatzstelle am Mantel mit dem Substrat (Laub, Wurzeln o. ä.) verklebt und auf Blattflächen o. ä. weiterwachsend, sehr vielgestaltig: feine blasse Flächen bis kräftige orangebraune Stränge, oft auf dem Laub wieder in zartere auffächernd. – Abb. 1a.

MIKROSKOPISCHE MERKMALE

Anatomie des Mantels in Flächenansicht

Manteloberfläche: einschichtiges, dem darunterliegenden Pseudoparenchym eng angepreßtes Hyphennetz, Hyphen aus Pseudoparenchymzellen hervorgehend oder mit diesen anastomosierend, untereinander durch Anastomosen vernetzt; Hyphendurchmesser stark schwankend, (2,5) 4,5–5,5 (10) μm , Wände nicht auffällig verdickt. – Abb. 1c; Taf. 1a.

Äußere Mantelschichten: Struktur pseudoparenchymatisch, Zellen polyedrisch, isodiametrisch bis schwach gestreckt, häufig mit abgerundeten Ecken; Anzahl angeschnittener Zellen in einem Quadrat von 20 x 20 μm durchschnittlich 7 (nahe der Wurzelspitze) bis 4 (ältere Abschnitte); mittlere Zelldurchmesser entsprechend von 9 μm auf 21 μm steigend; in Tangentialwänden regelmäßig rundlich-ovale Anastomosenporen mit 2–7 μm Durchmesser; Zellwände orangebraun, 0,5–1,5 (2) μm dick. – Abb. 1b, b'; Taf. 1c, d.

Innere Mantelschichten: Struktur dicht, unregelmäßig plectenchymatisch, unregelmäßig von großlumigeren Lactiferen durchzogen; Hyphendurchmesser 2,5–3,5 (10) μm ; Wände hyalin, dünn (nicht auffällig verdickt), regelmäßig septiert. – Abb. 2a; Taf. 1e.

Mantelinnenfläche: Struktur dicht unregelmäßig plectenchymatisch; Hyphendurchmesser 2,5–3,5 μm ; Wände hyalin, nicht auffällig verdickt, regelmäßig septiert. – Abb. 2c; Taf. 1f.

Oberfläche der Mykorrhizenspitze: Struktur pseudoparenchymatisch, sehr kleine, unregelmäßig geformte Zellen mit dünnen, gewellten Wänden; Anzahl der angeschnittenen Zellen in einem Quadrat von 20 x 20 μm durchschnittlich 19,5; mittlerer Zelldurchmesser 6 μm . — Abb. 1d; Taf. 1b.

Lactiferen: in unterschiedlicher Dichte die inneren Mantelschichten durchziehend; oft gabelig verzweigt, durch schlanke Seitenhyphen in Mantelgewebe übergehend; Durchmesser (4) 6–8 (10) μm ; Wände nicht auffällig verdickt; vereinzelt mit Septen; in frischen Präparaten Latex in Form farbloser, stark lichtbrechender, emulsionsartiger Tropfen sichtbar. — Abb. 2a, b; Taf. 1e.

Von der Manteloberfläche abziehende Elemente

Abziehende Hyphen: aus Zellen des Pseudoparenchyms oder aus dem Hyphennetz der Manteloberfläche hervorgehend, sehr vereinzelt; Durchmesser 2–3 μm ; Wände hell orangebraun bis hyalin, dünn; regelmäßig Septen ohne Schnallen, Zelllänge durchschnittlich 50–100 μm . — Taf. 2e.

Rhizomorphen: junge Hyphenstränge, mit 7–30 μm Durchmesser, aus gleichartigen, streng parallel orientierten oder zopfartig verflochtenen Hyphen bestehend, die dicht verklebt und durch zahlreiche Anastomosen verbunden sind; ältere Rhizomorphen, Durchmesser 25–500 μm (nahe der Ansatzstelle am Mantel oder auf Laub, Wurzeln), eine Differenzierung in einen Zentralbereich aus parallelorientierten, dünnerwandigen blassen Hyphen und eine Rinde aus zopfartig verflochtenen, orangebraunen Hyphen mit verdickten Wänden zeigend; Hyphendurchmesser 2–3,5 μm ; Wanddicke bis 1 μm ; Septen ohne Schnallen, in Abständen von 30–80 μm ; in Zentralhyphen Latex durch Sulfovanillinreaktion nachweisbar. — Abb. 2e–e““; Taf. 2d, f, g.

Typische Verzweigungsform der Hyphen: Seitenhyphne direkt unter einer Querwand entspringend, knieförmig abbiegend und eng parallel zur Ausgangshyphne wachsend, eine Querwand an der Verzweigungsstelle ausbildend. Anastomosenformen: neben einfachen Anastomosen zwischen aneinanderliegenden Zellen auch häufig kurze Seitenhyphen, in einer schwach kopfigen Spitze mit einem feinen Porus mündend. — Abb. 2f, g; Taf. 2f.

Anatomie im Querschnitt

Mantel

Manteldicke 35–55 (60) μm ; Differenzierung in zwei deutlich unterscheidbare Schichten; Außenschicht (ca. 20–35 μm) pseudoparenchymatisch, aus 3–6 Lagen polygonaler, etwas abgeflachter Zellen mit kräftigen orangebraunen Wänden bestehend, Zelllumen tangential 9–21 μm , radial 3–8 μm , Wände 0,5–1 μm dick; häufig diesem Pseudoparenchym außen eng angepreßt eine Lage stark abgeflachter Hyphen mit nicht auffällig verdickten, blaß-orangen Wänden;

Innenschicht (ca. 15 μm) hyphig-plektenchymatisch, Hyphen mit farblosen bis blaß bräunlichen, nicht auffällig verdickten Wänden, senkrecht angeschnitten 2–4(8) μm dick. — Taf. 2a.

Hartigches Netz

Eindringtiefe 1–2 (3) Rindenschichten.

In Flächenansicht fächerförmig oder labyrinthisch verästeltes Hyphensystem, die Rindenzellwände dicht überziehend; Hyphen an der Spitze keilförmig, 1,5–4 μm dick, Wände kräftig. — Abb. 2d; Taf. 2 a, c.

Im Schnitt Hyphen zylindrisch bis keilförmig mit dicht strickleiterartig aneinandergereihten Querwänden, 1,5–4 (5,5) μm dick; bei älteren Wurzelabschnitten zwei Hyphenreihen zwischen den Rindenzellen erkennbar.

Rindenzellen rundlich bis radial gestreckt, Durchmesser tangential 10–20 μm , radial 15–40 μm .

Anatomie im Längsschnitt

Mantelschichtung und -maße dem Querschnitt entsprechend. — Taf. 2b.

Mykorrhizenspitze:

Mantelschichtung kaum erkennbar, Zellelemente rundlich, dünnwandig, Durchmesser 2–4 μm .

Tangentialschnitt durch die äußere Rindenschicht

Hyphen des Hartigschen Netzes im Schnitt perlschnurartig aneinandergereiht, nur nahe der Mykorrhizenspitze einzelne Wandpartien der Rindenzellen nicht erfassend; in älteren Wurzelteilen 2–3 Hyphenreihen zwischen den Rindenzellen; Hyphendurchmesser sehr variabel, (1,5) 2–5 (7) μm . — Taf. 1g.

FARBREAKTIONEN DES HYPHENMANTELS MIT VERSCHIEDENEN REAGENTIEN

Ethanol 70 %: langsam bleichend; Baumwollblau: blau, Wände —; Brillantkresylblau: violett; Chlorazol-Black E: graugrün; Eisensulfat: —; Erythrosin: rötlich, Wände —; Fast-Green: grün, Wände —; Kalilauge 15 %: oranges Wandpigment auslaugend, bleichend, Latex grau; Kongorot: braunrot; Malachitgrün: grün; Martiusgelb: —; Melzers Reagens: lehm Braun, Latex —; Milchsäure: —, nicht bleichend; Phloxin B: rötlich; Phenol: —; Stahl's EP-Reagens: —; Sudan-III-Glycerin: Latex leuchtend rotorange; Sulfovanillin: Latex dunkel violettbraun bis schwarzlila; Toluidinblau: blauviolett.

EIGENFLUORESZENZ

Ganze Mykorrhizen: 254 nm: —; 366 nm: —;

Querschnitte: UV Filter 340–380 nm: ganzer Mantel weißlichcreme;

Blaufilter: 450–490 nm: Mantel grünlichorange bis grünlichgelb.

KERNFÄRBUNG (Karminessigsäure)

Mantelaußenschicht plasmfrei, von Bakterien besiedelt; Pseudoparenchym der Mittelschicht vakuolisiert, mit wandständigen, abgeplatteten Paarkernen; Innenschicht, Plektenchym mit 2,5–3 μm großen, dicht nebeneinanderliegenden Paarkernen.

BEGLEITENDE INFEKTIONEN

Eine Besonderheit der Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis* stellt die konstante Vergesellschaftung mit einem weiteren, unbekanntem, die Wurzel infizierenden Pilz dar. Selbst in ganz jungen Mykorrhizen finden sich an der Grenzfläche zwischen Mantel und Rinde auffällig große Hyphen, die sich aber von den Lactiferen durch größeren Durchmesser (8–14 μm), dickere Wände, regelmäßige Septierung und das Fehlen von Milchsaft unterscheiden lassen. Sie dringen inter- und intrazellulär in das Rindengewebe vor und bilden dort regelmäßig in Schichten, die vom Hartigschen Netz des *Lactarius* nicht mehr erreicht werden, auffällige, vielfach gelappte Haustorien, die an einem kurzen Stiel durch ein Septum abgegrenzt sind. Besonders an der Spitze älterer Mykorrhizen treten durch den Hyphenmantel steife, dickwandige, farblose Hyphen nach außen (Abb. 1a) und bilden dort 15 bis über 30 μm große Chlamydosporen, die bei der Reifung bis über 5 μm lange

Stacheln mit verdickter oder verästelter Spitze ausbilden. Der unbekannte Pilz erinnert an von D a n i e l s o n (1982) beschriebene Ektendomykorrhizabildner der Kiefer, ist aber mit keinem der dort charakterisierten Pilze identisch. Er trat an allen untersuchten Funden konstant auf, fand sich aber nicht bei synthetisierten Mykorrhizen. Eine genauere Beschreibung wird vorbereitet.

HERKUNFT DES UNTERSUCHTEN MATERIALS UND IDENTIFIZIERUNGSWEISE

Referenzbeleg:

Deutschland, Bayern, Landkreis Aichach, Höglwald bei Odelzhausen, 25.9.1984, Buchenbestand, Parabraunerde über Feinsedimenten der oberen Süßwassermolasse: Referenzbeleg und Fruchtkörper FB 40 in Herb. F. Brand, M. Hyphenverbindungen zwischen Basisfilz der Fruchtkörper und den Mykorrhizen.

Weitere, entsprechende Funde: im selben Bestand, 8.10.1985 (FB 123, in M); Deutschland, Bayern, Landkreis Miesbach, Stadlberg bei Miesbach, 1.11.1984, Buchenaltbestand auf Altmoränenlehm (FB 129, in M), dazu weitere Mykorrhizenfunde von der markierten Fruchtkörperfundstelle (S 14485, S 1586).

SYNTHESEVERSUCHE

Von FB 40 konnten mit Kulturen aus Fruchtkörpern synthetische Mykorrhizen an Buchensämlingen erzeugt werden. Sie entwickelten sich zweieinhalb Monate nach der Inokulation. Diese Mykorrhizen waren viel kleiner als natürlich wachsende und besaßen zahlreiche abziehende Hyphen; in Pigmentierung, Mantelanatomie, Rhizomorphenbau, Besitz von Lactiferen und in den Hyphenmaßen stimmten sie mit den natürlichen Mykorrhizen überein. Auch die Pilzkulturen zeigten die Hyphenmerkmale, junge Rhizomorphen und die orangebraune, membranäre Pigmentierung wie natürlich wachsende Mykorrhizen.

MYKORRHIZEN VON LACTARIUS SUBDULCIS UND VERWANDTEN ARTEN IN DER LITERATUR

V o i r y (1981) erwähnt kurz Mykorrhizen an Buche und Eiche, die aufgrund des Auftretens nahe der Fruchtkörper *L. subdulcis* zugeordnet wurden, und die durch pyramidale Form, orange bis braune Färbung und einen zweischichtigen Mantel mit Lactiferen in den inneren Schichten gekennzeichnet waren. Diese Merkmale stimmen mit vorliegender Beschreibung überein. Ähnliche Mykorrhizen fand V o i r y bei Fruchtkörpern von *L. blennius* und *L. volemus*.

P a c h l e w s k i & P a c h l e w s k a (1974) synthetisierten *L. subdulcis* – Mykorrhizen an *Pinus silvestris* in Agar. Diese waren i. a. unverzweigt, gelblich bis bräunlich, glatt oder flaumhaarig und zeigten im Schnitt einen strohfarbenen, 46–60 µm dicken Mantel aus abgeflachten, dickwandigen Zellelementen, sowie ein kräftiges Hartigsches Netz aus unregelmäßig vernetzten Hyphen. Die abgebildeten Querschnitte wirken stark abweichend was möglicherweise auf den Einfluß des unnatürlichen Substrats auf die Mantelausbildung zurückzuführen ist. Für einen weiterführenden Vergleich fehlen nähere Angaben.

Aus der Sektion *L. sect. Russulares* (S i n g e r 1975) wurden Mykorrhizen von *L. rufus* an *Picea sitchensis* (A l e x a n d e r 1981) und von *L. obscuratus* an *Alnus rubra* (F r o i d e v a u x 1973) beschrieben.

A l e x a n d e r synthetisierte *L. rufus* – Mykorrhizen und verglich sie mit unter Fruchtkörpern gefundenen. Die ausführliche Beschreibung, die auch Flächenansichten des Mantels einbezieht, nennt im Vergleich zu den hier geschilderten Mykorrhizen von *L. subdulcis*

kleinere, hellbraune, glatte Mykorrhizen, die bei Verletzung nicht milchten. Der Mantel zeigte in äußeren Schichten ein labyrinthisch-epidermoides Muster, im Inneren gestreckte Hyphen, sowie vereinzelte abziehende Hyphen ohne Schnallen. Die äußeren Mantelzellen waren besonders bei natürlichen Mykorrhizen abgeplattet und leer, ähnlich den hier dargestellten von *L. subdulcis*. A l e x a n d e r fand keine Lactiferen. Kräftige, dunkelbraune Rhizomorphen wurden bei synthetischen Mykorrhizen beobachtet, an Freilandfunden jedoch nicht.

F r o i d e v a u x schrieb unter *L. obscuratus* gefundene Mykorrhizen nach Vergleich mit dem Mycel der Fruchtkörperbasis diesem Pilz zu. Die gelbbraunen, unverzweigten, etwas gewundenen, glatten Mykorrhizen hatten einen sehr dünnen plectenchymatischen Mantel aus bis 2,5 μm weiten, vorwiegend achsenparallel ausgerichteten Hyphen. Lactiferen und Rhizomorphen wurden nicht gefunden.

Abb. 1 – *Lactarius subdulcis* – a: Habitus der Mykorrhizen in verschiedenen Wachstumsstadien. – b, b': Flächenansicht der äußeren, pseudoparenchymatischen Mantelschichten, Anastomosenporen; b' ca. 1,5 mm von der Wurzelspitze entfernt, b älterer Mantelabschnitt. – c: Hyphennetz auf der Manteloberfläche. – d: Aufsicht auf die Mykorrhizenspitze. (a, b, b' von FB 129, c, d von FB 123 in Herb. F. Brand, M).

Fig. 1 – *Lactarius subdulcis* – a: Habit of mycorrhizae in different stages of growth. – b, b': Plan view of outer, pseudoparenchymatous layers of mantle, anastomoses; b' ca. 1,5 mm behind the root tip, b older part of mantle. – c: Hyphal reticulum forming the very surface of mantle. – d: Surface view of the very tip. (a, b, b' from FB 129, c, d from FB 123 in Herb. F. Brand, M).

Abb. 2 – *Lactarius subdulcis* – a: Flächenansicht der inneren Mantelschichten, mit Lactiferen. – b: Lactiferen in Flächenansicht. – c: Aufsicht auf die Mantelinnenfläche. – d: Querschnitt, „Front“ des Hartigschen Netzes in Aufsicht. – e–e'': Rhizomorphen, e''' Rh. nahe der Ansatzstelle am Mantel. – f: Verzweigungsstadien abziehender Hyphen. – g: Verschiedene Anastomosenformen an Rhizomorphen und abziehenden Hyphen. (a, c, von FB 40, b, e–e'', f, g von FB 129, d von FB 123 in Herb. F. Brand, M).

Fig. 2 – *Lactarius subdulcis* – a: Plan view of inner, plectenchymatous mantle layers, hyphae. – b: Plan view of lactiferous hyphae. – c: Inner surface of mantle. – Cross section, plan view of „front“ of Hartig net. – e–e'': Rhizomorphs, e''' Rh. near starting point from mantle. – f: Stages of branching of emanating hyphae. – g: Different forms of anastomoses on rhizomorphs and emanating hyphae. (a, c from FB 40, b, e–e'', f, g from FB 129, d from FB 123 in Herb. F. Brand, M).

Tafel 1 – *Lactarius subdulcis* – a: Hyphennetz auf der Manteloberfläche. – b: Aufsicht auf die Mykorrhizenspitze. – c: Flächenansicht der äußeren, pseudoparenchymatischen Mantelschichten. – d: dto., älterer Mantelabschnitt. – e: Flächenansicht der inneren, plectenchymatischen Mantelschichten, mit Lactiferen. – f: Aufsicht auf die Mantelinnenfläche. – g: Tangentialschnitt durch die äußere Rindenschicht und das Hartigsche Netz. (a, g von FB 40, b, c, d, e, f, von FB 129 in Herb. F. Brand, M.) Maßstrich 10 μm .

Plate 1 – *Lactarius subdulcis* – a: Hyphal reticulum forming mantle surface. – b: Surface view of the very tip. – c: Plan view of outer pseudoparenchymatous layers of mantle. – d: Same, older part of mantle. – e: Plan view of inner, plectenchymatous mantle layers, lactiferous hyphae. – f: Inner surface of mantle. – g: Tangential section through outermost cortex cells and Hartig net. (a, g from FB 40, b, c, d, e, f from FB 129 in Herb. F. Brand, M). Bar 10 μm .

Tafel 2. – *Lactarius subdulcis* – a: Querschnitt, Hartigsches Netz in Flächenansicht. – b: Längsschnitt, junge abziehende Hyphen. – c: Querschnitt, Hartigsches Netz in Flächenansicht. – d: Rhizomorphe nahe der Ansatzstelle am Mantel. – e: Querschnitt, abziehende Hyphen. – f: Junge Rhizomorphen, Anastomosen. – g: Rhizomorphe, Verzweigung. (a, b, c, e, f von FB 129, d, g von FB 123 in Herb. F. Brand, M). Maßstrich 10 μm .

Plate 2 – *Lactarius subdulcis* – a: Cross section, Hartig net in plan view. – b: Longitudinal section, young emanating hyphae. – c: Cross section, Hartig net in plan view. – d: Rhizomorph near starting point from mantle. – e: Cross section, emanating hyphae. – f: Young rhizomorphs, anastomoses. – g: Branching rhizomorph. (a, b, c, e, f from FB 129, d, g from FB 123 in Herb. F. Brand, M). Bar 10 μm .

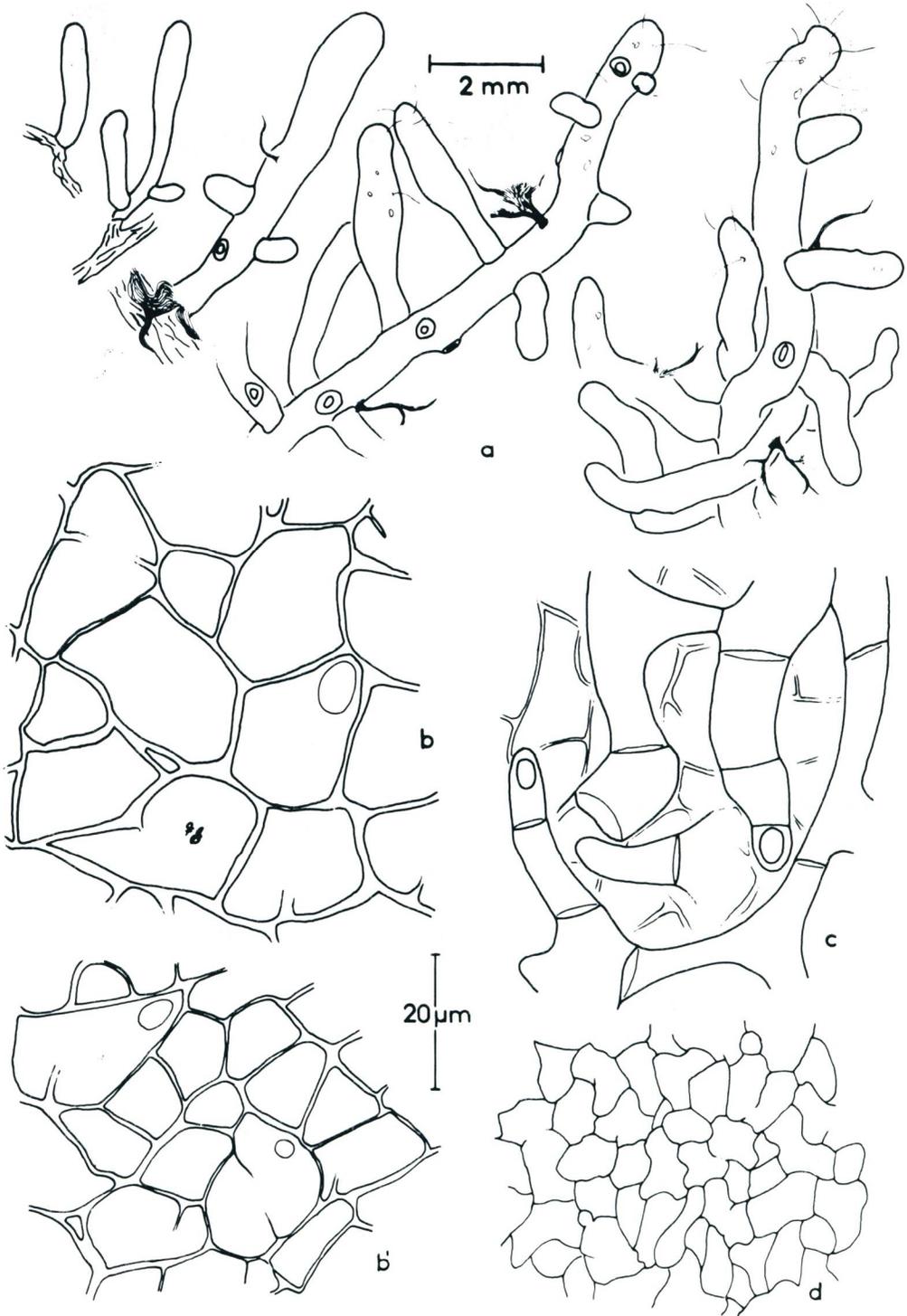


Abb. 1

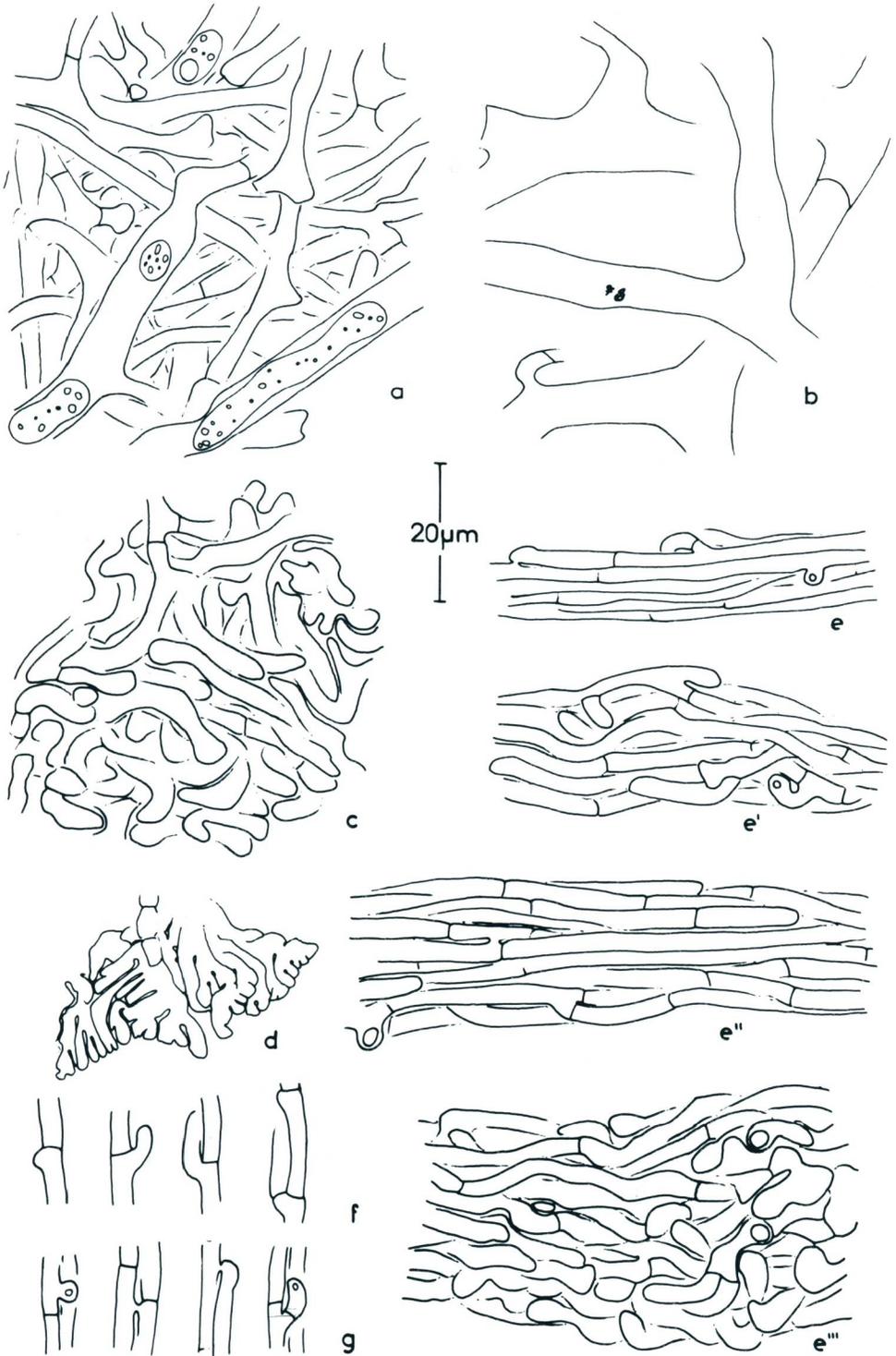
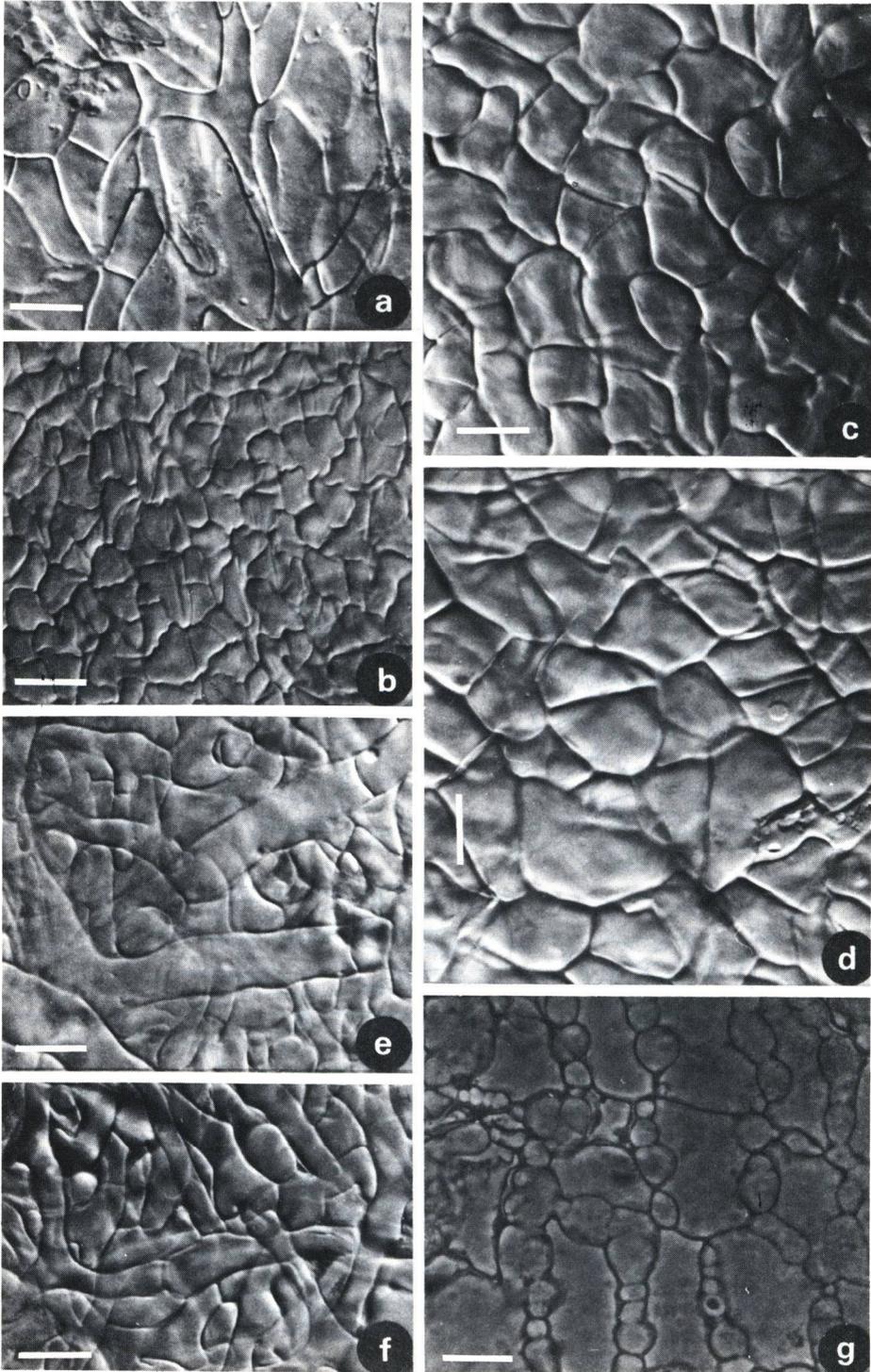
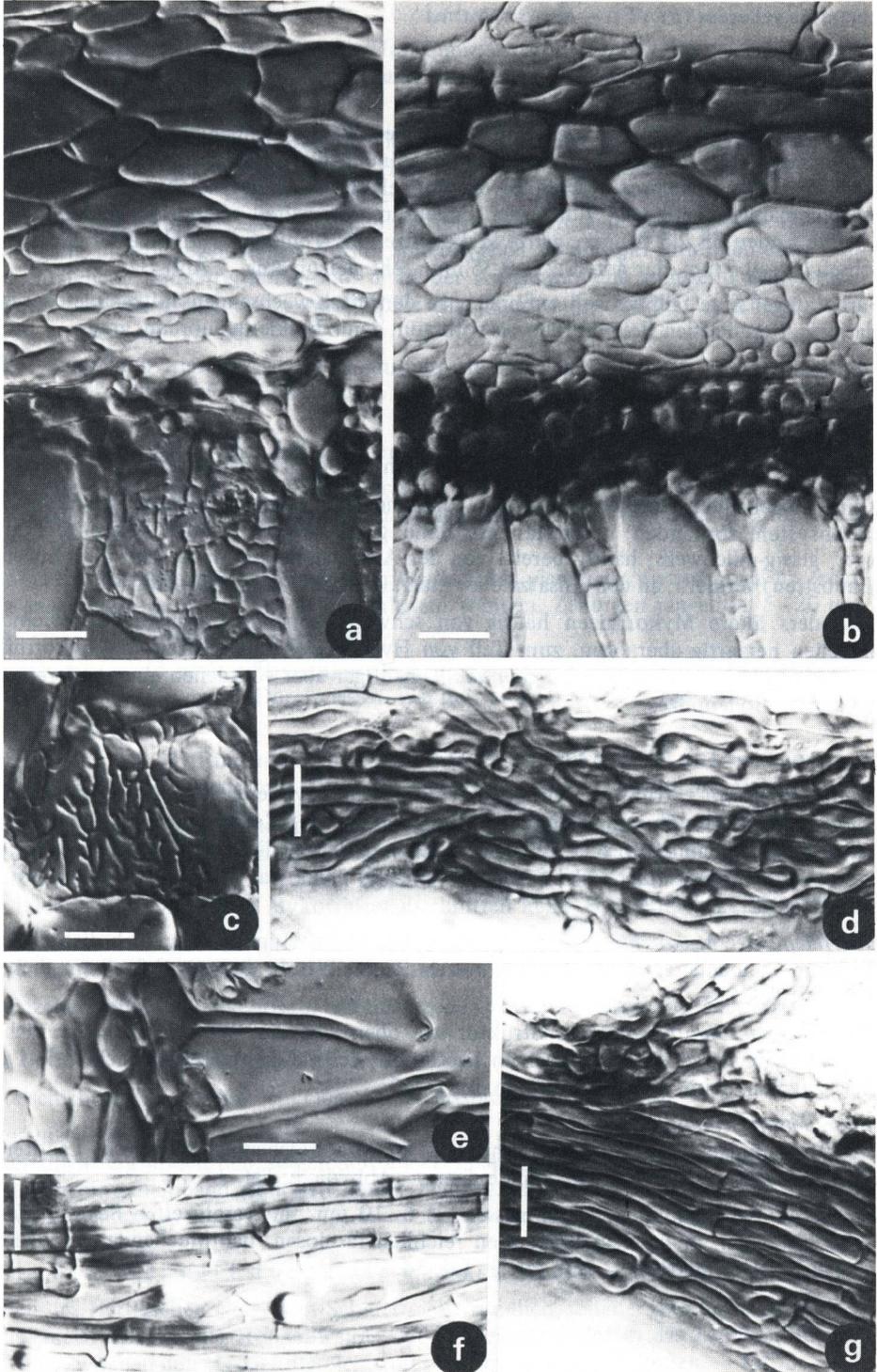


Abb. 2



Tafel 1



Tafel 2

Lactarius vellereus (Fr.) Fr. – *Fagus sylvatica*

Abb. 3, 4; Tafel 3, 4.

HABITUS

Verzweigungsformen in lockeren Substraten meist sehr regelmäßig monopodial-pyramidenförmig, dann die drei- bis vierzeilige Anordnung der Seitenäste deutlich erkennbar; wenn in Fallaubschichten wachsend, oft doppelkammförmig, in dichteren Böden etwas ungleichmäßiger gefiedert; Form der Enden im Normalfall zylindrisch-gerade; unverzweigte Enden bis 2,5 (4) mm, ganze Mykorrhizen bis 4 cm lang; Durchmesser der Hauptachsen 0,4–0,5 mm, der Äste 0,25–0,35 mm; sehr gleichmäßig. – Abb. 3a.

Farbe junger Äste falb bis hell nußbraun, an den frisch wachsenden Spitzen bleicher und glasier, ältere Partien fleischfarben bis rotbraun, dann dunkler graubraun, grau.

Stets mit feiner, netziger, milchweißer Aderung, diese bei älteren, dunkleren Teilen stärker hervortretend (Lactiferen!).

Bei Verletzung stark milchend! Latex weiß.

Oberfläche spiegelglatt, wachsartig glänzend, nicht mit dem Substrat verklebt.

Keine abziehenden Hyphen erkennbar. Rhizomorphen zerstreut, aber an jedem Mykorrhizensystem vorhanden; meist nur sehr feine, glasig-farblose Stränge, gelegentlich kräftiger, glasig-milchweiß; häufig bereits von der Ansatzstelle am Mantel mit dem Substrat (Laubstreu) verklebt; an den Ansatzstellen starr, leicht abbrechend. – Abb. 3a.

Besonders ältere Mykorrhizen häufig von schwarzbraunen oder olivbraunen fremden Mycelien netzartig überzogen, zum Teil von Hyphen des sehr verbreiteten mykorrhizogenen Imperfekten *Cenococcum geophilum*, häufiger aber von denen eines anderen, unbekanntes Bodenpilzes.

Anatomie des Mantels in Aufsicht

Manteloberfläche: Struktur pseudoparenchymatisch, Hyphenzellen ein labyrinthisches, epidermisähnliches Muster bildend; Zahl angeschnittener Zellen in einem Quadrat von 20 x 20 μm durchschnittlich 5,7; Zellwände trüb weißlich-hyalin, kontrastarm, miteinander verquollen, 1–3 (4) μm dick; Septen vereinzelt, dünn, ca. 3 μm im Durchmesser. – Abb. 3c; Taf. 3a.

Oberfläche der Mykorrhizenspitze: Struktur wie oben, Hyphen aber noch dichter-labyrinthisch ineinandergreifend; Lumen nur 1–2 μm , Wände dagegen 2,5–4 μm dick. – Abb. 3d; Taf. 3b.

Tieferliegende Mantelschichten: Struktur wie oben, aber zur Wurzel hin in ein dichtes Plectenchym aufgelöst, mit einzelnen Lactiferen; Zellwände etwas bräunlich, 0,5–1 μm dick, zur Wurzel hin dünner. – Abb. 3b, b'; Taf. 3c.

Innere Mantelschichten:

Struktur unregelmäßig plectenchymatisch, mit zahlreichen großlumigen Lactiferen. Hyphendurchmesser 2,5–4 μm ; Wände dünn. – Abb. 4a, c; Taf. 3d.

Lactiferen: sehr zahlreich, Durchmesser (3) 6–10 μm , mit vereinzelt Septen, Wanddicke bis 1 μm ; in frischen Präparaten reichlich farblosen, lichtbrechenden, emulsionsartigen Latex enthaltend. – Abb. 4a, b; Taf. 3d.

Von der Manteloberfläche abziehende Elemente

Abziehende Hyphen: nur selten einzeln, fast immer zu mehr oder weniger starken Rhizomorphen gebündelt. Durchmesser 2,5–4 μm , Wände hyalin, bis 1 μm dick, Septen ohne Schnallen.

Rhizomorphen: Struktur: aus Zellen der Manteloberfläche hervorgehende, streng parallel laufende, dicht verklebte, gleichartige Hyphen; keine Differenzierung in Rinde oder Zentralstrang erkennbar; Hyphendurchmesser 2–4 μm , Hyphenwände hyalin, nahe der Mantelansatzstelle noch 1–2 μm , in weiterer Entfernung nicht mehr auffällig dick. Hyphenverzweigung in sehr regelmäßiger Form: Seitenhyphen stets direkt unterhalb eines Septums entstehend, knieartig abbiegend, dicht der Ausgangshyphe anliegend weiterwachsend und ebenfalls direkt an der Ansatzstelle eine Querwand ausbildend. — Abb. 4 e–e“; Taf. 4d, e, f, g.

Anatomie im Querschnitt

Mantel

Manteldicke (35) 40–45 μm ; Differenzierung in drei unterscheidbare Gewebeschichten; Außenschicht (ca. 10 μm): pseudoparenchymatisch, abgeflachte Zellelemente mit stark verquollenen hyalinen Wänden, Zellumen tangential 2–20 μm , radial 0,5–2 μm , Wanddicke 1–2,5 μm .

Mittelschicht (ca. 15 μm): pseudoparenchymatisch bis plectenchymatisch, oval bis rechteckig angeschnittene Zellen mit hellbräunlichen Wänden, Zellumen tangential 5–20 μm , radial 3–5 (9) μm , Wanddicke 0,5–1 μm .

Innenschicht (ca. 15 μm): plectenchymatisch, mit hyalinen Wänden, senkrecht angeschnittene Hyphen 3–5 (9) μm im Durchmesser, Wanddicke bis 0,5 μm . — Taf. 4a.

Hartigches Netz

Eindringtiefe 1–2 (3) Rindenschichten bei jungen Wurzelspitzen, bei älteren, dunkleren Wurzelteilen bis zur Endodermis; ältere Wurzelteile auch mit intrazellulären Hyphen.

Gestalt in Flächenansicht: einzelne, wenig verzweigte, gekrümmte Hyphen mit lappenförmigen Auswüchsen und Enden; Wände kräftig, regelmäßig septiert in Abständen von 12–20 μm ; Durchmesser 4,5–10 μm ; Hyphen ein lückig die Rindenzellen umgreifendes Netz bildend; auch in älteren Mykorrhizenabschnitten keine Hyphenfächer (Palmetti) zu erkennen.

Hyphen im Schnitt rechteckig bis oval; Durchmesser 4–6 μm .

Rindenzellen rundlich, polyedrisch, Durchmesser 15–35 μm . — Abb. 4d; Taf. 4a, c.

Anatomie im Längsschnitt

Mantelschichtung und -maße dem Querschnitt entsprechend. — Taf. 4b.

Mykorrhizenspitze:

Mantelschichtung undeutlich; angeschnittene Zellelemente rundlich bis oval, Zellwände nach außen hin zunehmend gequollen, hyalin; Zellumen radial 2–3 μm , tangential 2–10 μm , Wanddicke bis 2 μm .

Tangentialschnitt durch die äußere Rindenschicht

Hyphen des Hartigschen Netzes im Schnitt meist rundlich, seltener oval bis leicht hantelförmig, meist einzeln; die Restzellwände der Rindenzellen tief in das Zellumen hineindrängend; zwischen den Hyphen Bereiche mit intakten Rindenzellwänden. — Taf. 3e.

FARBREAKTIONEN DES HYPHENMANTELS MIT VERSCHIEDENEN REAGENTIEN

Ethanol 70 %: —; Baumwollblau: Wände der äußeren Mantelschicht kräftig blau; Brillantkresylblau: violett; Chlorazol-Black E: blaß blaugrün; Eisensulfat: —; Erythrosin: rosa, Wände —; Fast-Green: grün, Wände —; Kalilauge 15 %: Latex grau; Kongorot: braunrötlich; Malachitgrün: grünlich; Martius-Gelb: —; Melzers Reagens: lehm Braun, Latex —; Milchsäure: —; Phloxin B: braunrot; Phenol: —; Rutheniumrot: Wände der äußeren Mantelschicht rot; Stahl's EP-Reagens: —; Sudan-III-Glycerin: Latex kräftig rotorange; Sulfovanillin: Latex —, stellenweise sehr schwach violettbraun; Toluidinblau: blauviolett.

EIGENFLUORESZENZ

Ganze Mykorrhizen: 254 nm: —; 366 nm: —;
Querschnitte: UV-Filter 340–380 nm: deutlich drei Mantelschichten unterscheidbar, Außenschicht kräftig hellblau, Mittelschicht olivgelb, Innenschicht blaß blau; Blaufilter 450–490 nm: Mantel grünlichgelb, Mittelschicht etwas mehr grünlichorange.

KERNFÄRBUNG (Karmin-Essigsäure)

Mantelhyphen:

Paarkerne, dicht nebeneinanderliegend, granuliert, Durchmesser 2 μm , regelmäßig und deutlich erkennbar.

HERKUNFT DES UNTERSUCHTEN MATERIALS UND IDENTIFIZIERUNGSWEISE

Referenzbeleg:

Deutschland, Bayern, Landkreis Miesbach, „im Buchet“ bei Thalham, 30.9.1984, reiner Buchenbestand auf Parabraunerde über Würmmoräne: Referenzbeleg und Fruchtkörper FB 56 in Herb. F. Brand, M. Hyphenverbindungen zwischen Basisfilz der Fruchtkörper und den Mykorrhizen.

Weitere, entsprechende Funde:

Im selben Bestand 4.10.1985 (FB 130, in M.) Deutschland, Bayern, Landkreis Miesbach, Stadlberg bei Miesbach, Buchenaltbestand auf Altmoränenlehm, 4.10.1985 (FB 131, in M); Deutschland, Rheinland-Pfalz, Landkreis Altenkirchen, Westerwald, bei Wölmersen, Buchenbestand über Basalt, 20.9.1985, (FB 128, in M); Weitere Mykorrhizenfunde von der markierten Fruchtkörperfundstelle (B 1385 bei FB 56, B 19186 bei FB 130).

SYNTHESEVERSUCHE

Zahlreiche Versuche, *Lactarius vellereus* in Kultur zu nehmen, scheiterten. Vgl. auch Oort (1981).

MYKORRHIZEN VON LACTARIUS VELLEREUS UND VERWANDTEN ARTEN IN DER LITERATUR

Nur Luppi & Gautero (1967) beschrieben Mykorrhizen von *L. vellereus* und der nahestehenden Art *L. piperatus* (Sekt. Albatii, Singer 1975) an Eiche. Die Zuordnung erfolgte aufgrund des Auftretens nahe der Fruchtkörper und durch Vergleich der Lactiferen des Fruchtkörpers mit denen der Mykorrhizen. Die *L. vellereus* – Mykorrhizen ähneln in Form, Färbung und der wachsartig-glatten Oberfläche sehr den hier beschriebenen; in Längsschnitten war ein hyaliner, um 30 μm dicker, kompakter Mantel mit rundlichen oder rechteckigen Zellen im Inneren und eine lichtbrechende, glatt abschließende Oberflächenschicht zu erkennen, die möglicherweise den äußeren, hyalin-dickwandigen Außenschicht-

ten hier beschriebener Mykorrhizen entspricht. Tangentialschnitte zeigen zahlreiche Lactiferen, deren Durchmesser mit $5\ \mu\text{m}$ kleiner angegeben wird als hier. Der bleiche, lichtbrechende Latex färbte sich wie hier nicht mit Lugolscher Lösung. Die *L. piperatus*-Mykorrhizen waren ähnlich, aber kleiner, und besaßen oft sternförmig verzweigte Lactiferen, die sich mit Lugolscher Lösung braun färbten. Ein dem hier beschriebenen ähnliches Hartigsches Netz wird für beide Milchlinge nicht erwähnt; auch Rhizomorphen werden nicht genannt.

Abb. 3 – *Lactarius vellereus* – a: Habitus der Mykorrhizen in verschiedenen Wachstumsstadien. – b, b': Flächenansicht der äußeren, pseudoparenchymatischen Mantelschichten. – c: Aufsicht auf die Manteloberfläche. – d: Aufsicht auf die Mykorrhizenspitze. (a, d von FB 130, b, c von FB 56, b' von FB 131 in Herb. F. Brand, M).

Fig. 3 – *Lactarius vellereus* – a: Habit of mycorrhizae in different stages of growth. – b, b': Plan view of outer, pseudoparenchymatous mantle layers. – c: Surface view of mantle. – d: Surface view of the very tip. (a, d from FB 130, b, c from FB 56, b' from FB 131 in Herb. F. Brand, M).

Abb. 4 – *Lactarius vellereus* – a: Flächenansicht der inneren Mantelschichten, Lactiferen. – b: Lactiferen in Flächenansicht. – c: Flächenansicht der innersten Mantelschicht. – d: Querschnitt, Hartigsches Netz teils in Aufsicht (nicht intrazellulär), teils im Schnitt zwischen den Rindenzellen. – e–e'': Rhizomorphen. (a, c von FB 56, b, d, e–e'' von FB 130 in Herb. F. Brand, M).

Fig. 4 – *Lactarius vellereus* – a: Plan view of inner, plectenchymatous mantle layers, lactiferous hyphae. – b: Plan view of lactiferous hyphae. – c: Inner surface of mantle. – d: Cross section, Hartig net partly in plan view (no intracellular hyphae) partly in section between cortex cells. – e–e'': Rhizomorphs. (a, c from FB 56, b, d, e–e'' from FB 130 in Herb. F. Brand, M).

Tafel 3 – *Lactarius vellereus* – a: Manteloberfläche. – b: Manteloberfläche nahe der Wurzelspitze. – c: Flächenansicht der mittleren Mantelschichten. – d: Flächenansicht der inneren Mantelschichten, Lactiferen. – e: Tangentialschnitt durch die äußere Rindenschicht und das Hartigsche Netz. (a, b, c, e von FB 56, d von FB 130 in Herb. F. Brand, M). Maßstrich $10\ \mu\text{m}$.

Plate 3 – *Lactarius vellereus* – a: Surface view of mantle. – b: Surface view of mantle near root tip. – c: Plan view of middle mantle layers. – d: Plan view of inner, plectenchymatous mantle layers, lactiferous hyphae. – e: Tangential section through outermost cortex cells, Hartig net. (a, b, c, e from FB 56, d from FB 130 in Herb. F. Brand, M). Bar $10\ \mu\text{m}$.

Tafel 4 – *Lactarius vellereus* – a: Querschnitt, Hartigsches Netz in Flächenansicht. – b: Längsschnitt, Mantel. – c: Querschnitt, Hartigsches Netz in Aufsicht und im Schnitt. – d: Rhizomorphe aus wenigen gebündelten Hyphen. – e: Rhizomorphe mit latexführenden Hyphen. – f: Rhizomorphe nahe der Ansatzstelle am Mantel. – g: Rhizomorphe, typische Verzweigung der Hyphen. (a, b, c, d, e, g von FB 130, f von FB 56 in Herb. F. Brand, M). Maßstrich $10\ \mu\text{m}$.

Plate 4 – *Lactarius vellereus* – a: Cross section, Hartig net in plan view. – b: Longitudinal section, mantle. – c: Cross section, Hartig net in plan view. – d: Rhizomorph formed by few banded hyphae. – e: Rhizomorph, hyphae containing latex. – f: Rhizomorph near starting point from mantle. – g: Rhizomorph, typical branching habit of hyphae. (a, b, c, d, e, g from FB 130, f from FB 56 in Herb. F. Brand, M). Bar $10\ \mu\text{m}$.

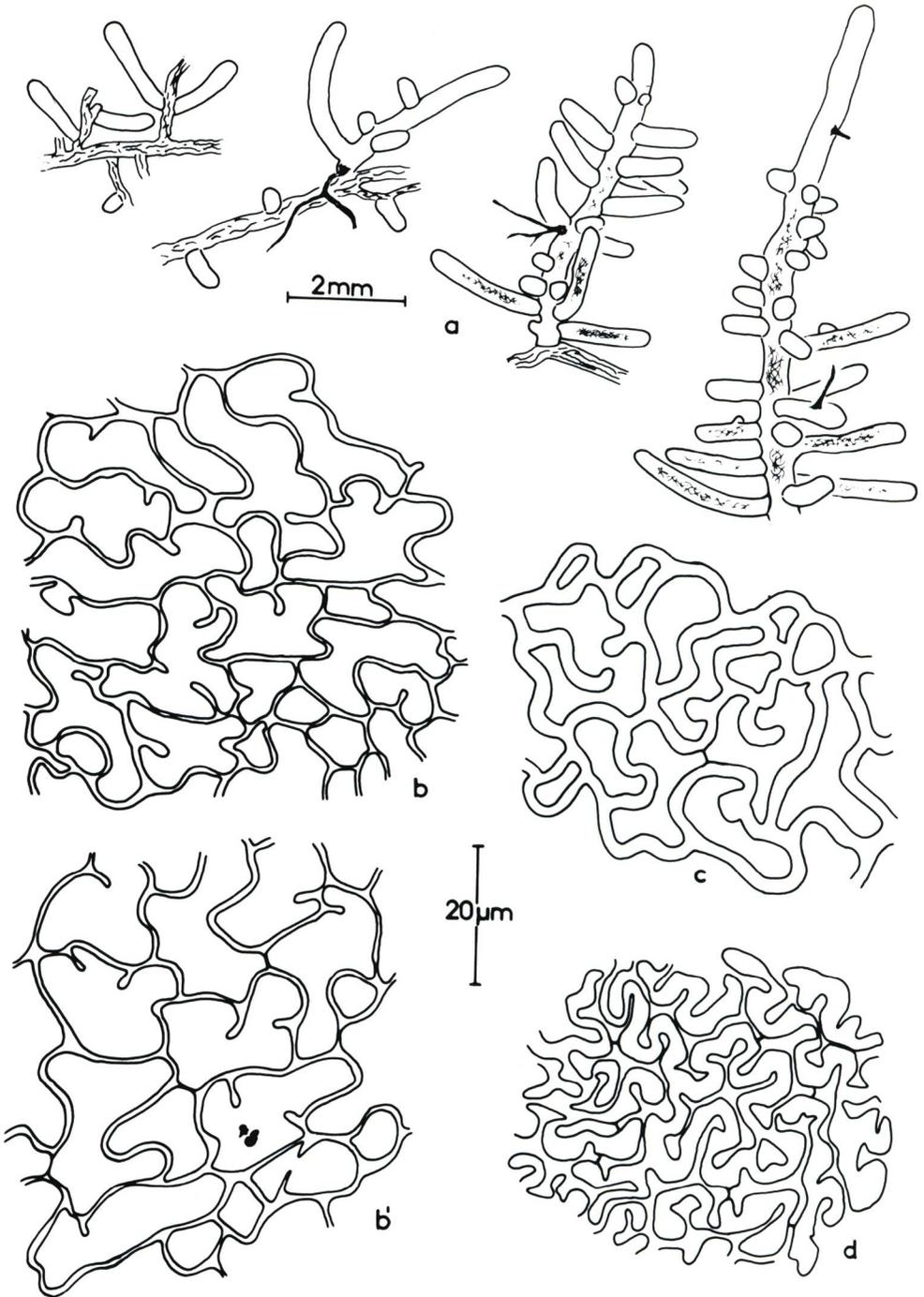


Abb. 3

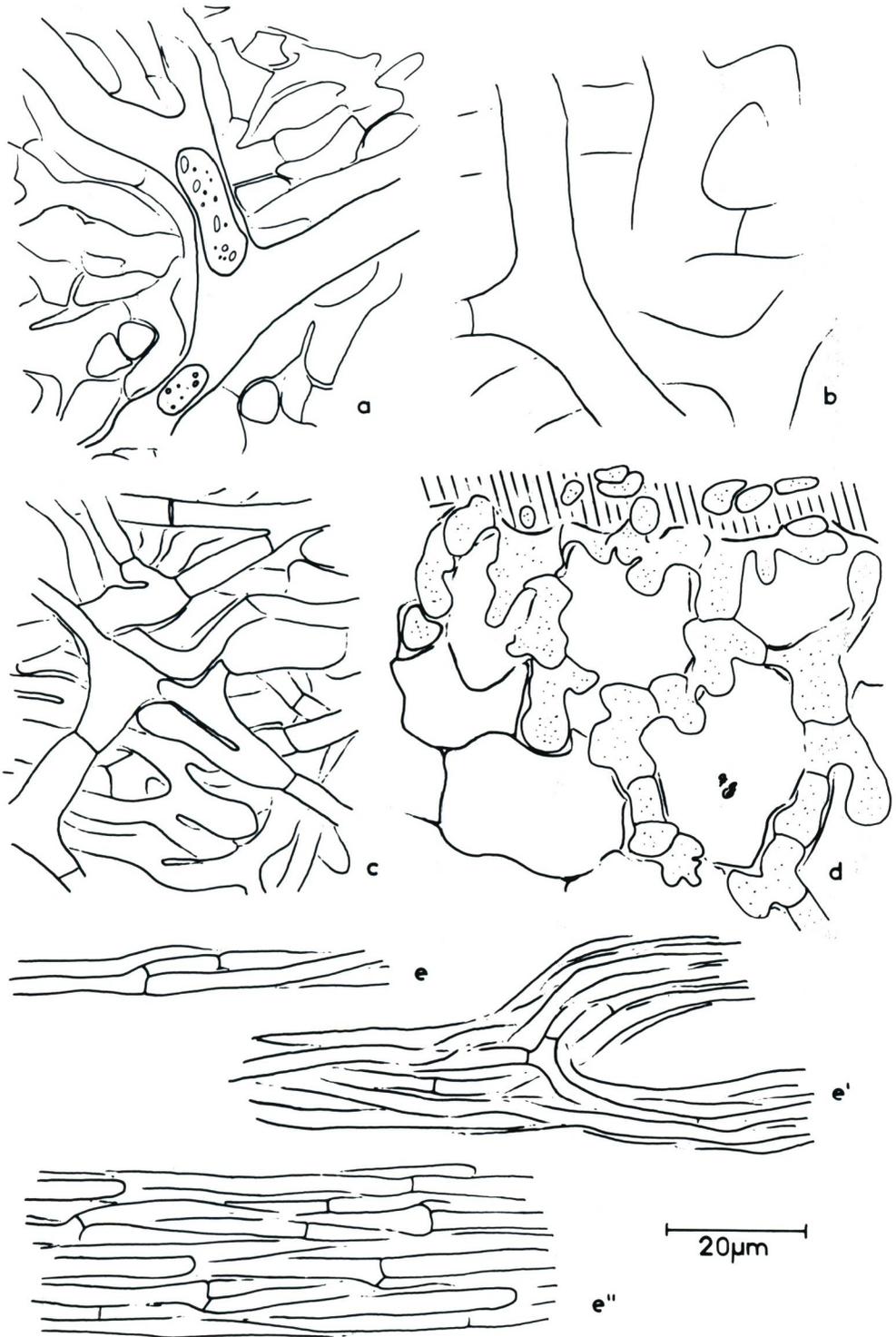
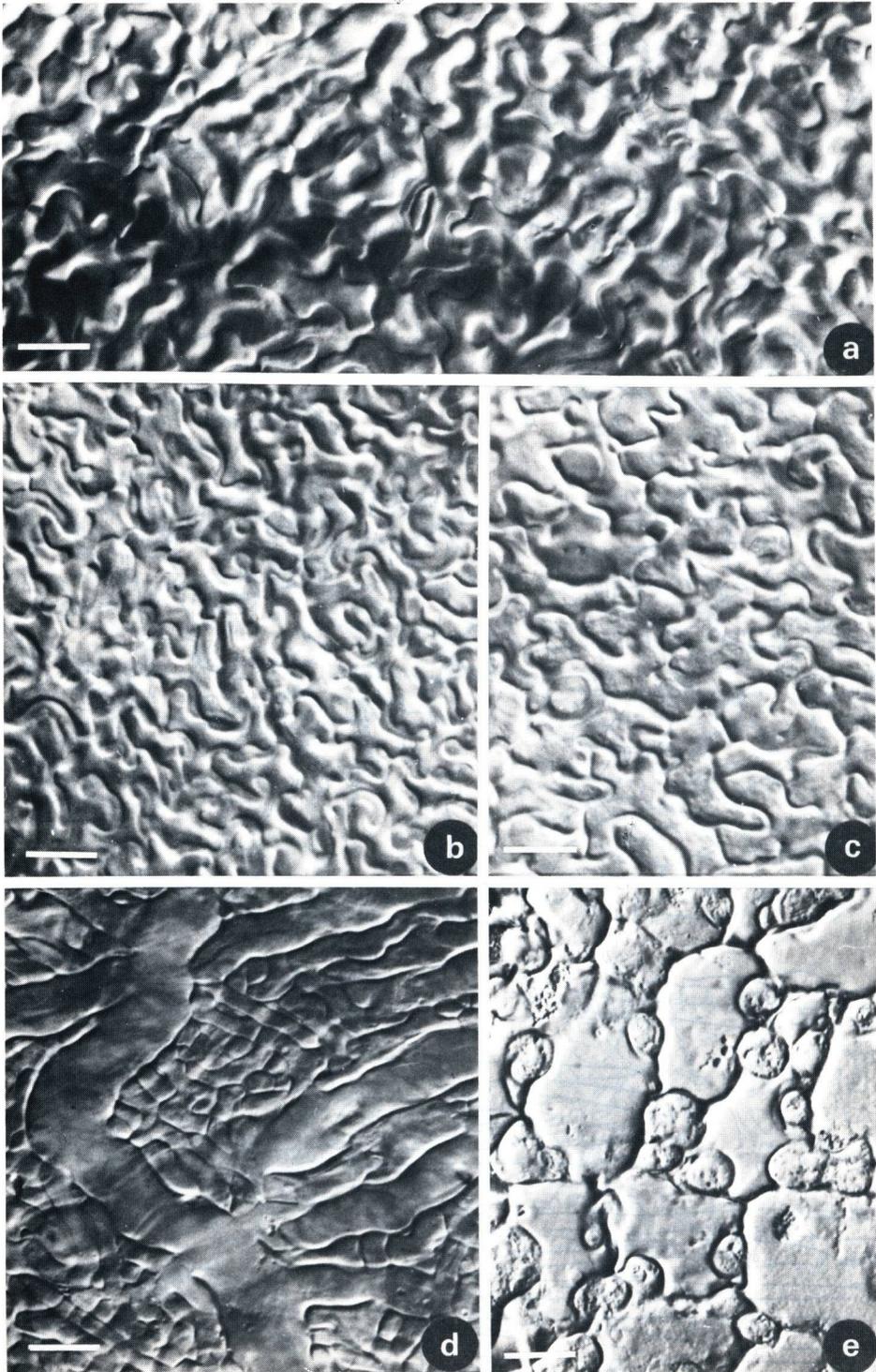
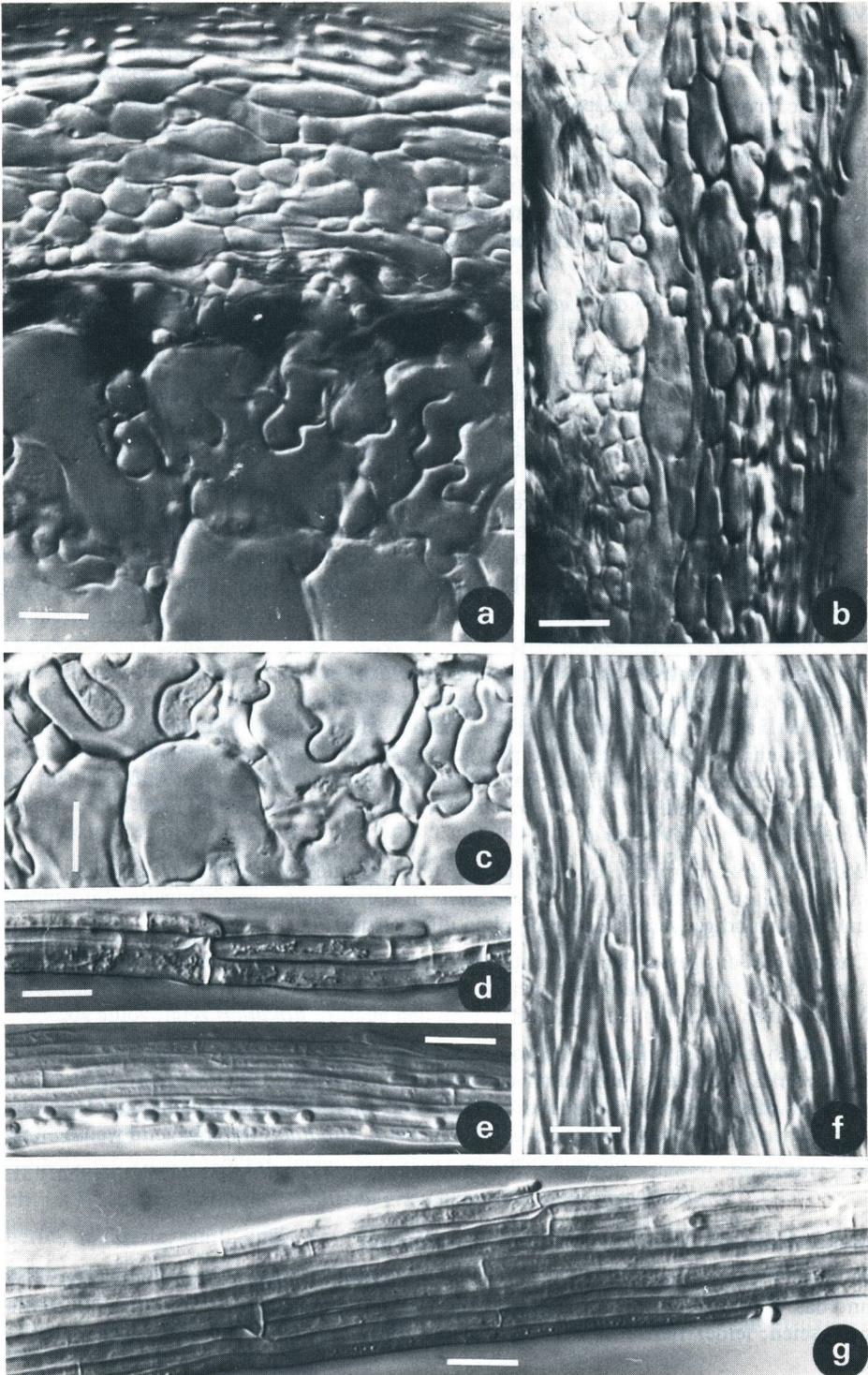


Abb. 4



Tafel 3



Tafel 4

Vergleich der beiden *Lactarius-Mykorrhizen*

Sowohl *Lactarius subdulcis* als auch *L. vellereus* bilden an Buchenwurzeln bei Verletzung milchende, monopodial verzweigte Mykorrhizen mit glatter Oberfläche, von der wenige einzelne Hyphen, stattdessen Rhizomorphen mit definierter Ansatzstelle am Mantel abziehen. Der Hyphenmantel ist in beiden Fällen geschichtet, die äußeren Schichten erscheinen in Aufsicht pseudoparenchymatisch mit dicken Wänden. Die aus dünnwandigen Hyphen gebildeten, plectenchymatischen Innenschichten werden von großlumigen Lactiferen durchzogen. Milchsaft tritt auch in nicht vergrößerten Hyphen der Rhizomorphen auf. Rhizomorphenbildende Hyphen weisen die gleiche Verzweigungsform und Septen ohne Schnallen auf.

Dennoch zeigen die beiden *Lactarius-Mykorrhizen* in vielen Merkmalen deutliche Unterschiede.

Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis* sind bedeutend größer und kräftiger als die von *L. vellereus* und nicht so regelmäßig pyramidenförmig verzweigt wie diese. Bei *L. subdulcis* weisen ganze Mykorrhizen, Mantelpräparate und Rhizomorphen eine kräftige orangebraune Färbung auf, die auf membranäre Pigmente zurückzuführen ist. Die Farbe ähnelt im makroskopischen, noch mehr im mikroskopischen Bild jener der Fruchtkörperstielbasis und ist auch bei Kulturen zu beobachten. Dagegen ist die hellbräunliche Färbung von *L. vellereus-Mykorrhizen* auf ein Durchschimmern bräunlicher Inhaltsstoffe der Wurzeln zurückzuführen, denn Mantelpräparate wie auch Rhizomorphen erscheinen farblos-hyalin. Auch hier ist eine Übereinstimmung mit dem farblosen Basisfilz der Fruchtkörper gegeben.

Deutliche Unterschiede finden sich in der Struktur der Hyphenmäntel in Aufsicht. Dem polygonalen Zellmuster der äußeren Mantelschichten bei *L. subdulcis* steht das epidermoid-labyrinthische bei *L. vellereus* gegenüber. Bei diesem fehlt auch das der Manteloberfläche aufliegende Hyphennetz der *L. subdulcis-Mykorrhizen*. Mantelschnitte zeigen eine unterschiedliche Schichtung: eine polygonale Außen- und eine hyphige Innenschicht bei *L. subdulcis* gegenüber einer dickwandigen, pseudoparenchymatischen Außenschicht, einer bräunlich-dünnwandigen, pseudoparenchymatischen Mittelschicht und einer hyphigen Innenschicht bei *L. vellereus*.

Während Rhizomorphen von *L. vellereus* stets einfache Hyphenbündel darstellen, sind zumindest ältere, kräftigere von *L. subdulcis* in dickwandige, geschlängelte Rindenhyphe und dünnwandige, gerade Zentralhyphe differenziert.

Das aus großen, gewundenen, wenig verzweigten Hyphen bestehende Hartigsche Netz der Mykorrhizen von *L. vellereus* weicht von dem bei den meisten bisher beschriebenen Mykorrhizen auftretenden „Palmetti“-Typ, den auch *L. subdulcis* zeigt, völlig ab.

Der Milchsaft in den Lactiferen von *L. vellereus-Mykorrhizen* läßt sich im Gegensatz zu dem von *L. subdulcis*, aber auch zu dem der *L. vellereus-Fruchtkörper*, nicht oder nur schwach mit Sulfovanillin färben. Auffällig sind auch die unterschiedlichen Autofluoreszenzfarben des Mantelgewebes im UV-Licht: bei *L. subdulcis* durchgehend weißlichcreme, bei *L. vellereus* hellblau-olivgelb-blau, die Dreischichtigkeit des Mantels wiedergebend.

Mykorrhizen der Gattung *Lactarius* in der Literatur

Bereits P e y r o n e l (1934) erwähnte für *Lactarius-Mykorrhizen* den glatten Mantel und das Vorhandensein von Lactiferen, die, wie am Fruchtkörper, mit Sulfovanillin anfärbbar seien; leider führte er keine genaueren Beschreibungen auf. Er erwähnte auch das

Ausscheiden gelber Milchtropfen bei *L. chrysoorrhoeus*-Mykorrhizen nach Verletzung (Peyronel 1967). Luppi & Gautero (1967) nennen als gemeinsame Merkmale (beschrieben werden *L. chrysoorrhoeus*, *L. flexuosus*, *L. piperatus*, *L. vellereus*) die reiche Verzweigung, den glatten, kräftigen, meist pseudoparenchymatischen Mantel und Lactiferen. Nach Voiry (1981, *L. blennius*, *L. subdulcis*, *L. volemus*) weisen sie pyramidale Form, orange oder braune Färbung, sowie einen zweischichtigen Mantel mit Lactiferen auf.

Genauere Analysen der Mantelstruktur finden sich aber nur bei Alexander (1981, *L. rufus*) und Agerer (1986b, *L. deterrimus*, *L. picinus*). Auch sie beschreiben glatte, verzweigte, orange bis bräunliche Mykorrhizen, zeigen aber verschiedenartige Mantelstrukturen und das Vorhandensein von Rhizomorphen. *L. rufus* (L. sect. Russulares, subsect. Rufini) zeigt in Oberflächenansicht ein puzzleartiges Muster, *L. deterrimus* (L. sect. Dapetes) einen rein plectenchymatischen Mantel, *L. picinus* (L. sect. Plinthogali) einen hyphig-plectenchymatischen Mantel mit senkrecht-palisadenartig aus der Oberfläche herausragenden Hyphen. Die hier veröffentlichten Beschreibungen von *L. subdulcis* (L. sect. Russulares, subsect. Subdulcini) und *L. vellereus* (L. sect. Albati) liefern zwei weitere Varianten der Mykorrhizen-Mantelstruktur innerhalb dieser Gattung.

Unklar bleibt, ob Lactiferen im Mantel ein konstantes Merkmal von *Lactarius*-Mykorrhizen darstellen. Froidevaux (1973) und Alexander (1981) erwähnen keine Lactiferen bei *L. obscuratus* bzw. *L. rufus*.

Rhizomorphen an natürlichen *Lactarius*-Mykorrhizen werden nur bei Agerer (1986b) und hier beschrieben. Daß Alexander sie nur bei synthetischen finden könnte, deutet an, daß sie möglicherweise oft übersehen wurden. In der Tat können die – wie hier gezeigt – an der Basis steifen und leicht abbrechenden, meist mit Laubstreu etc. verwachsenen Hyphenstränge kaum gefunden werden, wenn beim Auswaschen der Mykorrhizen das anhaftende Substrat unvorsichtig entfernt wird. Morphologisch-strukturelle Reihen von Mykorrhizapilzen wie die erst kürzlich von Godbout & Fortin (1985) dargestellte, in der *Lactarius*-Mykorrhizen als weitgehend rhizomorphenlos dargestellt werden, sind nicht haltbar. Wie auch Harley & Smith (1983: 127) darlegen, ist eine Ektomykorrhiza ohne irgendwelche Hyphenverbindungen zum Substrat schwer vorstellbar, wenn die postulierten Funktionen, das Ernähren der Wurzel wie das Ernähren des jungen Fruchtkörpers, erfüllt werden sollen.

Laccaria amethystina* (Bolt. ex Hooker) Murr. – *Fagus sylvatica

Abb. 5, 6; Tafel 5, 6.

HABITUS

Verzweigung unregelmäßig monopodial, meist wenige Seitenäste; junge Enden keulig oder gestreckt eiförmig, ältere zylindrisch-gerade; Länge unverzweigter Enden bis 2 mm; Durchmesser der Hauptachsen 0,4–0,55 mm, der Seitenäste 0,35–0,5 mm; ganze Mykorrhizen bis 6 mm lang. – Abb. 5a.

Farbe junger, wachsender Mykorrhizenspitzen lebhaft blauviolett, ältere Abschnitte und nicht im Wachstum befindliche Spitzen grauocker bis dunkler graubraun.

Oberfläche faserig, samtig matt.

Abziehende Hyphen an den Spitzen spärlich, nach hinten reichlicher, sich teils zu Hyphenfächern und -matten verfilzend, die das Substrat (Blattreste o. ä.) häutig überziehen, teils dichter zu Rhizomorphen gebündelt; junge Hyphenfächer und -stränge blaß blauviolett, ältere weißlichgrau. – Abb. 5a.

MIKROSKOPISCHE MERKMALE

Anatomie des Mantels in Flächenansicht

Manteloberfläche: Struktur unregelmäßig plectenchymatisch, ganz außen locker netzartig, in abziehende Hyphen aufgelöst, nach innen dichter verwoben; Hyphen reich verzweigt, 3–4 μm dick, mit dünnen, hyalinen Wänden, Septen zahlreich, nur ganz außen liegende Hyphen mit Schnallen. — Abb. 5b; Taf. 5a.

Oberfläche der Mykorrhizenspitze: Hyphen stärker gekrümmt und dichter verflochten, oberflächlich kaum aufgelockert. — Abb. 5c; Taf. 5b.

Mittlere Mantelschichten: Struktur kompakt plectenchymatisch bis fast pseudoparenchymatisch mit hyphigen bis kurzen, unregelmäßig gekrümmten Zellelementen; Hyphen reich verzweigt, 3,5–7 (9) μm dick, dünnwandig, Septen zahlreich, ohne Schnallen. — Abb. 5d; Taf. 5c.

Mantelinnenfläche: Struktur kompakt plectenchymatisch, Hyphen unregelmäßig oder streckenweise parallel verlaufend, dünnwandig, 2,5–4 μm dick, Septen spärlich, ohne Schnallen. — Abb. 5e; Taf. 5d.

Von der Manteloberfläche abziehende Elemente

Abziehende Hyphen: Durchmesser von 2,5–4 μm , dünnwandig, ältere Hyphen mit Wandverdickungen besonders im Bereich der Septen; in Abständen von 70–200 μm septiert, stets mit Schnallen; häufig verzweigt, dabei beide Äste über der Gabelung septiert. — Abb. 6a, a', b; Taf. 6d, e.

Hyphenschleier: abziehende Hyphen durch lockere Verflechtung und zahlreiche Anastomosen verbunden; Anastomosen einfach oder häufiger über kurze, gebogene Seitenhyphen ausgebildet. — Abb. 6a, a', b; Taf. 6d, e.

Rhizomorphen: aus dicht gebündelten, parallelaufenden, wenig verzweigten, anastomosierenden Hyphen gebildet, ohne Differenzierung in Rinde oder Zentralstrang; Hyphendurchmesser 2–3,5 μm ; Septen stets mit Schnallen. — Abb. 6d, d'; Taf. 6f.

Anatomie im Querschnitt

Mantel

Dicke 25–45 μm ; äußere Schichten plectenchymatisch, an der Oberfläche aufgelockert, nach innen zu kontinuierlich kompakter, fast pseudoparenchymatisch; häufig eine leichte Größenzunahme der Hyphendurchmesser von außen nach innen zu erkennen; Hyphen der äußeren Mantelschichten etwas abgeflacht, Durchmesser tangential 2,5–4 μm , radial 1,5–3 μm ; Hyphen der inneren Mantelschichten rundlich, Durchmesser 3–5 (6) μm ; Zellwände hyalin, nicht auffällig verdickt. — Abb. 6a.

Hartigches Netz

Eindringtiefe 1–2 (3) Rindenschichten.

In Flächenansicht fächerförmig verzweigte, eng parallel verlaufende Hyphen, lückenlos die Rindenzellen umgebend, mit dünnen Wänden und vereinzelt Septen; Endverzweigungen sehr fein, Hyphendurchmesser 0,5–2 μm .

Im Schnitt Hyphen 1,5–2,5 μm dick, sich nach innen zu allmählich keilförmig verjüngend. — Abb. 6c; Taf. 6c.

Rindenzellen rundlich bis radial gestreckt, Durchmesser tangential 10–15 μm , radial 15–25 μm . — Taf. 6a.

Anatomie im Längsschnitt

Mantelstruktur und -maße dem Querschnitt entsprechend. — Taf. 6b.

Mykorrhizenspitze:

Struktur und Hyphenmaße kaum von älteren Mantelpartien abweichend, Oberflächenschichten aber weniger aufgelockert.

Tangentialschnitt durch die äußere Rindenschicht

Hyphen des Hartigschen Netzes im Schnitt quadratisch bis rechteckig, gleichmäßig aneinandergereiht und lückenlos die Rindenzellen umgebend. — Taf. 5e.

FARBREAKTIONEN DES HYPHENMANTELS MIT VERSCHIEDENEN REAGENTIEN

Ethanol 70 %: bleicht violettes Pigment; Baumwollblau: Wände bläulich; Brillantkresylblau: violett; Chlorazol-Black-E: blaugrau; Eisensulfat: —; Erythrosin: rosa, Wände —; Fast-Green: grün, Wände —; Kalilauge 15 %: violettes Pigment nicht bleichend, eher farbvertiefend; Kongorot: braunrot; Malachitgrün: grün; Martius-Gelb: —; Melzers Reagens: —; Milchsäure: violettes Pigment über weinrosa entfärbend; Phloxin B: rötlich; Phenol: bleichend; Rutheniumrot: —; Stahl's EP-Reagens: —; Sudan-Glycerin: —; Sulfovanillin: —; Toluidinblau: blauviolett.

EIGENFLUORESZENZ

Ganze Mykorrhizen: 254 nm: —; 366 nm —;

Querschnitte: UV-Filter 340–380 nm: Mantel und abziehende Hyphen hellblau; Blaufilter 450–490 nm: Mantel und abziehende Hyphen grünlichorange.

KERNFÄRBUNG (Karmin-Essigsäure und Bisbenzimid-Fluoreszenz)

Mantel, abziehende Hyphen: Paarkerne, dicht nebeneinanderliegend, Durchmesser 1,5–2 μm .

HERKUNFT DES UNTERSUCHTEN MATERIALS UND IDENTIFIZIERUNGSWEISE

R e f e r e n z b e l e g : Deutschland, Bayern, Landkreis Miesbach, „Im Buchet“ bei Thalham, Buchenreinbestand auf Parabraunerde über Würmmoräne, 18.9.1984; Referenzbeleg und Fruchtkörper FB 29 in Herb. F. Brand, M. Hyphenverbindungen zwischen Basisfilz der Fruchtkörper und Rhizomorphen der Mykorrhizen.

Weitere, entsprechende Funde:

Im selben Bestand, 8.9.1985 (FB 95, in M). Deutschland, Bayern, Forstenrieder Park bei München, Mischwald, Mykorrhizen an Buchen- und an Fichtenwurzeln, 20.8.1985 (FB 86, in M.) Weitere Mykorrhizenfunde an markierten Fruchtkörperfundstellen (B181184 bei FB 29, B10386 bei FB 95).

Die an Fichtenwurzeln gefundenen Mykorrhizen (FB 86) zeigten bei der Untersuchung von Mantelpräparaten völlige Übereinstimmung mit den Buchenmykorrhizen. Eine genauere Beschreibung wird vorbereitet.

SYNTHESEVERSUCHE

Mit Fruchtkörperkulturen (Deutschland, Bayern, Schöngeisinger Forst bei München, Fichte, 14.10.1984, FB 50) konnten synthetische Mykorrhizen an Buchensämlingen erzeugt werden. Sie entwickelten sich 2–3 Wochen nach der Inokulation. Die Mykorrhizen waren kleiner als natürlich wachsende, stimmten jedoch in Pigmentierung, Mantelanatomie, Hyphen- oder Rhizomorphenmerkmalen mit natürlichen Mykorrhizen überein. Neu ausgetriebene Enden behielten ihre violette Färbung 4–7 Tage. Die Pilzkulturen zeigten ebenfalls die Hyphenmerkmale natürlicher Mykorrhizen und waren nur an aktiv wachsenden Rändern blauviolett gefärbt, sonst weißlichgrau.

BESCHREIBUNGEN VON LACCARIA-MYKORRHIZEN IN DER LITERATUR

Die einzige Beschreibung der Mykorrhizen von *Laccaria amethystina* stammt von Meyer (1963), der Hyphenverbindungen zwischen Fruchtkörpern und Buchenmykorrhizen in dicken Fallabschichten fand. Er beschrieb knapp die Färbung der Mykorrhizen und im Querschnitt erkennbare Merkmale; beides stimmt mit der hier vorliegenden Beschreibung weitgehend überein. Allerdings fand Meyer Manteldicken bis zu 70 μm , sowie ektendotrophe Stadien von gealterten Mykorrhizen. *Laccaria amethystina* ist nach Meyer ein fakultativer Mykorrhizapilz ohne feste Wirts- und Substratbindung, der wahrscheinlich nicht Lignin, möglicherweise aber Cellulose abzubauen vermag.

Godbout & Fortin (1985a) synthetisierten Mykorrhizen der nahestehenden Art *L. bicolor* (Singer 1975) an *Populus tremuloides*. Sie beobachteten auch bei dieser Art violette Farben an manchen Mykorrhizenspitzen und an jungen Kulturen, was der Färbung der Stielbasis dieses sonst eher fleischrötlich bis braun getönten Pilzes entspräche. Die abgebildeten Schnitte zeigen eine dichte, unregelmäßig-plektenchymatische Mantelstruktur mit zahlreichen abziehenden Hyphen. Erwähnt werden außerdem vereinzelte, undifferenzierte Rhizomorphen aus miteinander verflochtenen, schnallenträgenden Hyphen, sowie zahlreiche sklerotienartige, bis 200 μm große Hyphenklumpen im Substrat.

Mykorrhizen von *Laccaria laccata* wurden von Fassi & Fontana (1966) in Hyphenverbindung mit Fruchtkörpern an *Pinus strobus* gefunden; die weißlichen Mykorrhizen hatten einen innen dicht plectenchymatischen, nach außen aufgelockerten Mantel und zahlreiche, schnallenträgende abziehende Hyphen von 2,5–3 μm Durchmesser, die häufig ellenbogenartige Fortsätze aufwiesen. *Picea-sitchensis*-Mykorrhizen mit den gleichen Merkmalen beschrieben Thomas & Jackson (1979) als *Laccaria laccata* zugehörig, nach Vergleich von Fruchtkörper- mit Mykorrhizenisolaten und wegen des Vorkommens bei den Fruchtkörpern. Bryan & Zak (1961) synthetisierten *L. laccata*-Mykorrhizen mit vier verschiedenen *Pinus*-Arten. Godbout & Fortin (1983) erhielten Mykorrhizen ohne ausgeprägtes Hartigsches Netz an *Alnus*-Arten, wobei im Substrat Hyphenklumpen ähnlich denen von *L. bicolor* auftraten.

Gemeinsame Merkmale von *Laccaria*-Mykorrhizen sind nach bisherigen Untersuchungen plectenchymatische, aus dicht verflochtenen Hyphen gebildete, außen in abziehende Hyphen aufgelockerte Mäntel, sowie zahlreiche, gelegentlich zu undifferenzierten Rhizomorphen vereinigte abziehende Hyphen, die stets Schnallen besitzen. Nach Singer (1971) sind *Laccaria*-Arten weitverbreitete fakultative Mykorrhizabildner mit geringer Wirtsspezifität, die durch ihre ökologische Plastizität möglicherweise eine wichtige Rolle bei der Sukzession von Wald-Ökosystemen spielen.

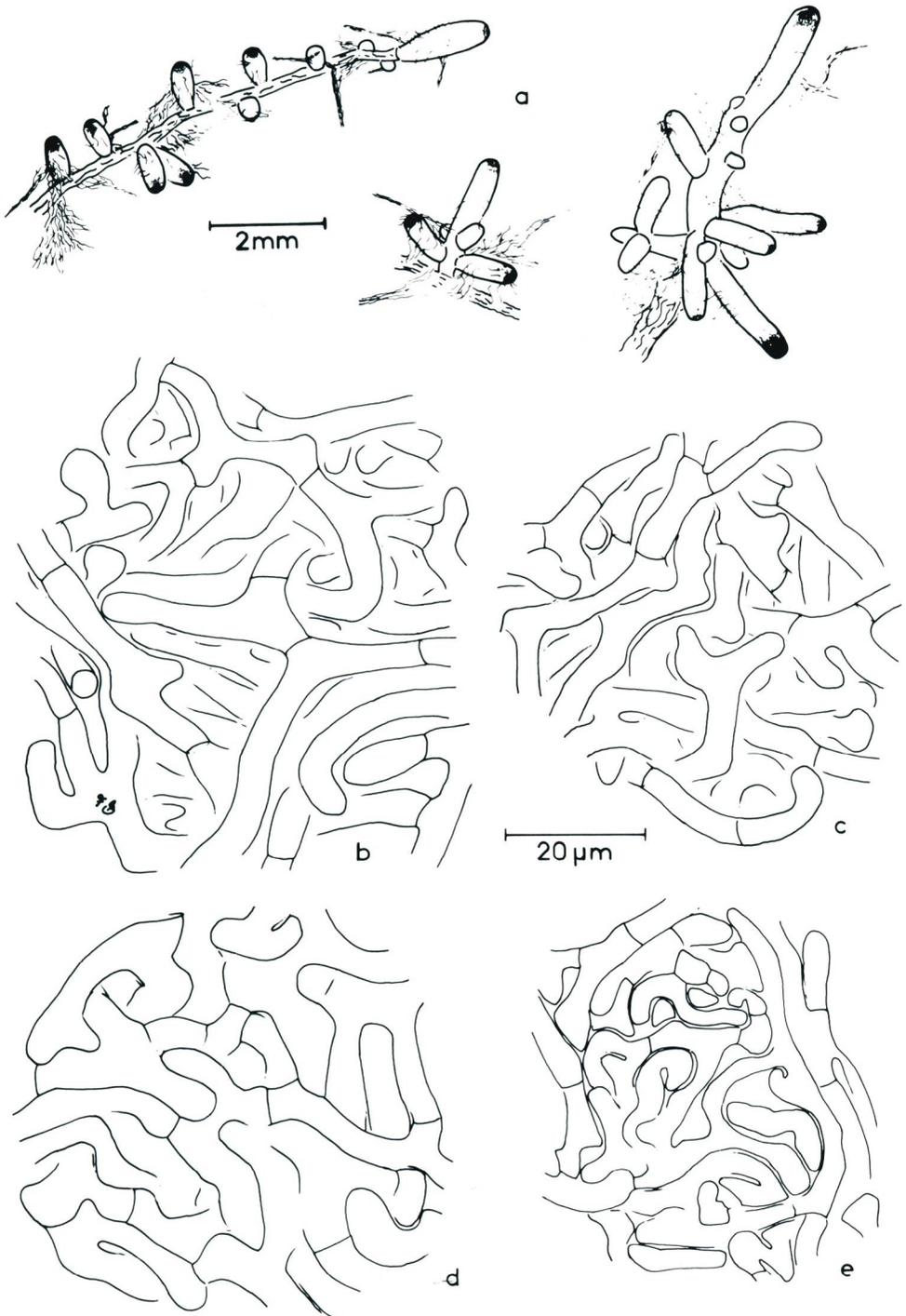


Abb. 5

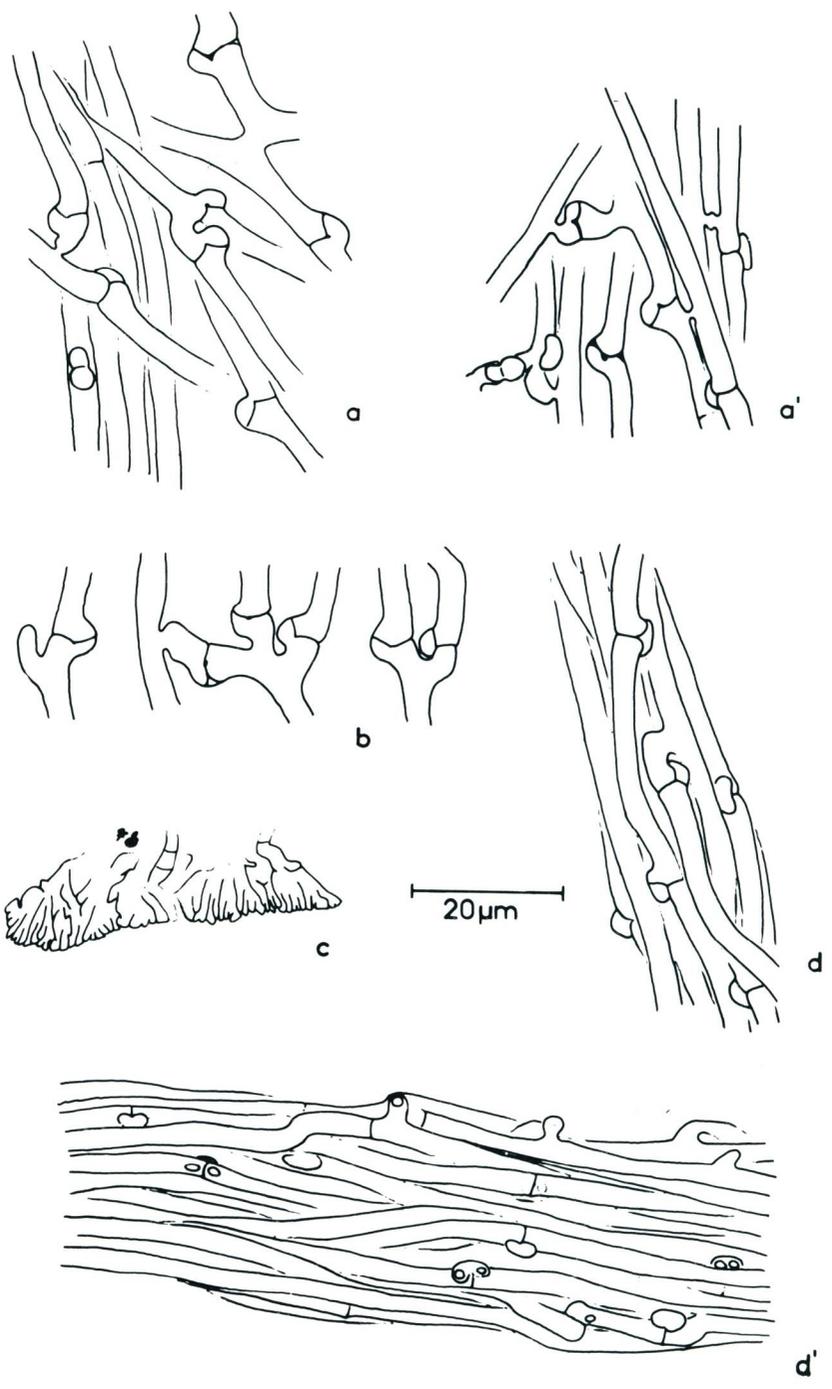


Abb. 6

Abb. 5 – *Laccaria amethystina* – a: Habitus der Mykorrhizen in verschiedenen Wachstumsstadien. – b: Aufsicht auf die Manteloberfläche – c: Aufsicht auf die Mykorrhizenspitze. – d: Flächenansicht der inneren Mantelschichten. – e: Flächenansicht der innersten Mantelschicht. (a, d, e von FB 95, b von FB 29, c von FB 86 in Herb. F. Brand, M).

Fig. 5 – *Laccaria amethystina* – a: Habit of mycorrhizae in different stages of growth. – b: Surface view of mantle. – c: Surface view of the very tip. – d: Plan view of inner layers of mantle. – e: Inner surface of mantle. (a, d, e from FB 95, b from FB 29, c from FB 86 in Herb. F. Brand, M).

Abb. 6 – *Laccaria amethystina* – a, a': Abziehende Hyphen, zu einem Schleier vernetzt. – b: Verzweigung und Anastomosieren abziehender Hyphen. – c: Querschnitt, „Front“ des Hartigschen Netzes in Flächenansicht. – d, d': Rhizomorphen. (a, d von FB 86, a', c von FB 29, d' von FB 95 in Herb. F. Brand, M).

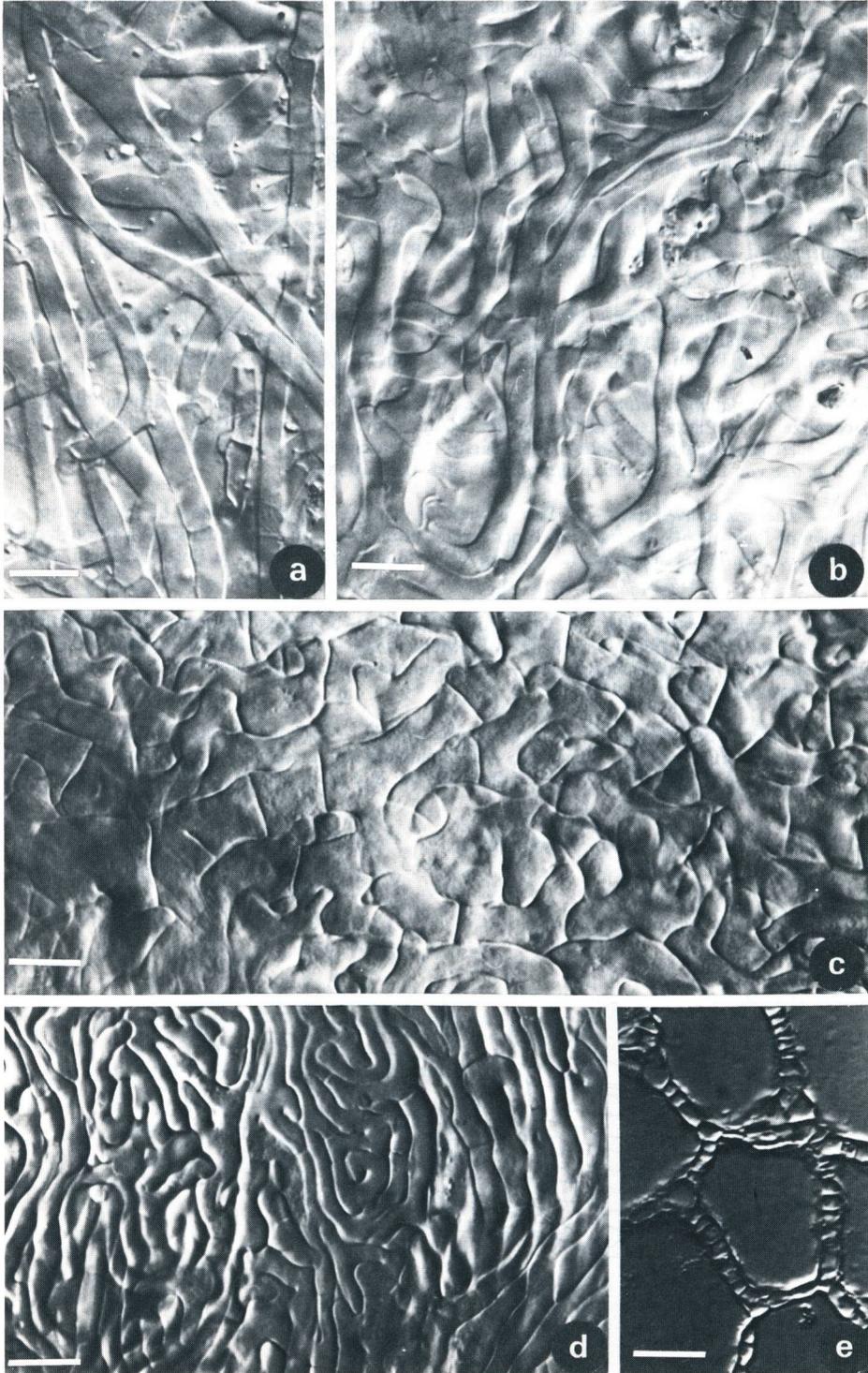
Fig. 6 – *Laccaria amethystina* – a, a': Emanating hyphae, forming wefts. – b: Branching and anastomosing of emanating hyphae. – c: Cross section, „front“ of Hartig net in plan view. – d, d': Rhizomorphs. (a, d from FB 86, a', c from FB 29, d' from FB 95 in Herb. F. Brand, M).

Tafel 5 – *Laccaria amethystina* – a: Aufsicht auf die Manteloberfläche. – b: Aufsicht auf die Mykorrhizenspitze. – c: Flächenansicht der inneren Mantelschichten. – d: Aufsicht auf die Mantelinnenfläche. – e: Tangentialschnitt durch die äußerste Rindenschicht und das Hartigsche Netz. (a, b, von FB 29, c, d, e von FB 95 in Herb. F. Brand, M)'. Meßstrich 10 μm .

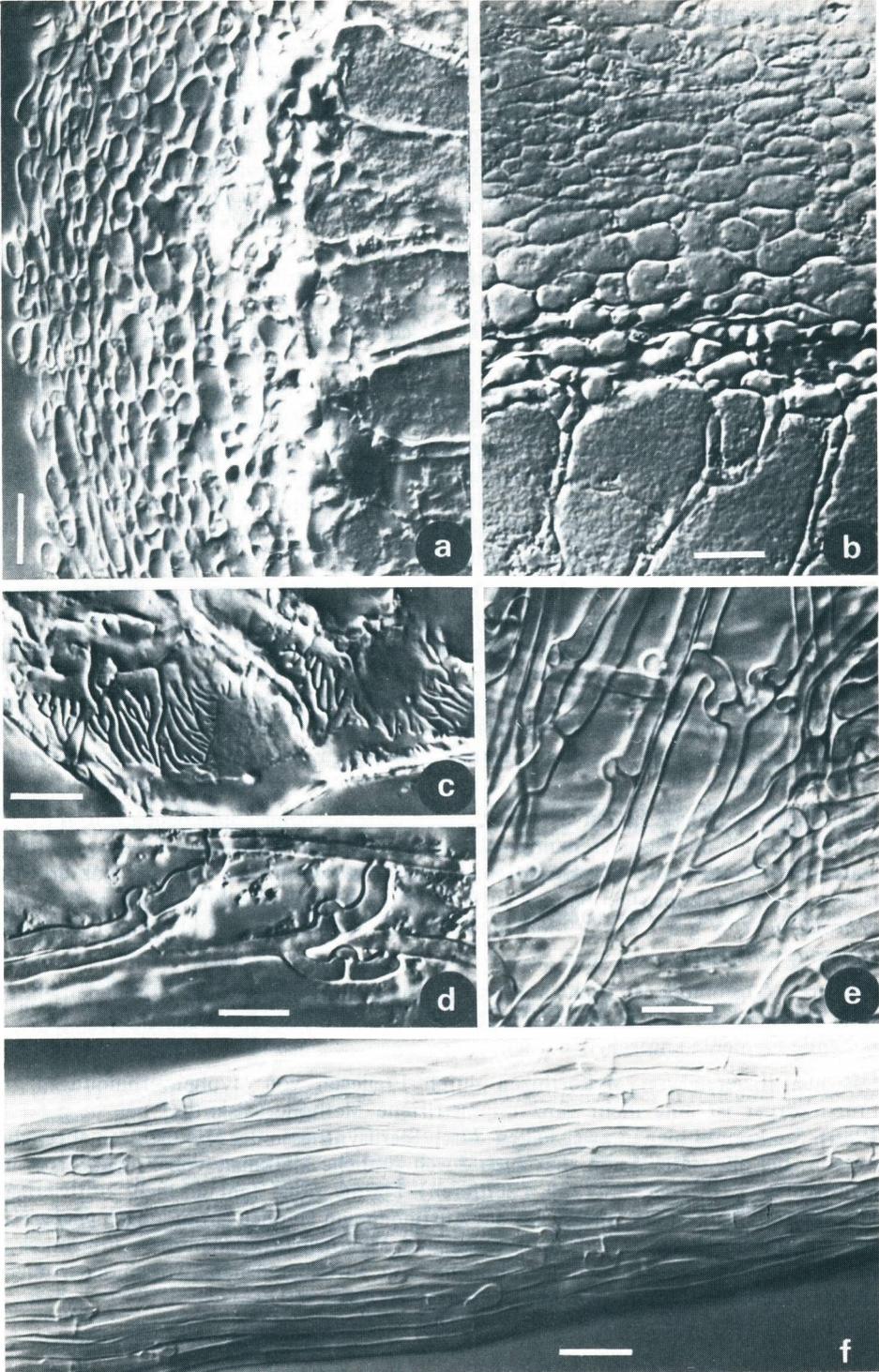
Plate 5 – *Laccaria amethystina* – a: Surface view of mantle. – b: Surface view of the very tip. – c: Plan view of inner mantle layers. – d: Inner surface of mantle. – e: Tangential section through outermost cortex cells and Hartig net. (a, b from FB 29, c, d, e from FB 95 in Herb. F. Brand, M). Bar 10 μm .

Tafel 6 – *Laccaria amethystina* – a: Querschnitt, Mantel. – b: Längsschnitt, Mantel und Hartigsches Netz. – c: Querschnitt, Hartigsches Netz in Flächenansicht. – d: Abziehende Hyphen, Verzweigung und Anastomosen. – e: Hyphenschleier. – f: Rhizomorphen. (a, b, c, f von FB 95, d, e von FB 86 in Herb. F. Brand, M). Meßstrich 10 μm .

Plate 6 – *Laccaria amethystina* – a: Cross section, mantle. – b: Longitudinal section, Hartig net. – c: Cross section, Hartig net in plan view. – d: Branching and anastomoses of emanating hyphae. – e. Hyphal weft. – Rhizomorph. (a, b, c, f from FB 95, d, e from FB 86 in Herb. F. Brand, M). Bar 10 μm .



Tafel 5



Tafel 6

Schlußfolgerungen

Die drei hier beschriebenen Buchenmykorrhizen zeigen in vielen der untersuchten Merkmale deutliche Unterschiede. Da jeweils mehrere Aufsammlungen von verschiedenen Standorten und zu unterschiedlichen Jahreszeiten gleiche Ergebnisse brachten, kann auf eine relativ große Konstanz dieser Merkmale geschlossen werden.

Von großer Bedeutung ist offensichtlich die Untersuchung von Mantelpräparaten in Flächenansicht. Bereits F r a n k (1885) – der den Begriff „Mykorrhiza“ prägte und als erster Buchenmykorrhizen beschrieb – und G i b e l l i (1883) erkannten unterschiedliche Strukturen der Manteloberfläche. Aber nur C h i l v e r s (1968) bezog konsequent Mantelflächenansichten in die Beschreibung von Mykorrhizen ein. Dieser Aspekt fehlt leider in den meisten neueren Arbeiten. G o d b o u t & F o r t i n (1985a) bedauern es im Resumee einer 29 Arten umfassenden Beschreibung, diese Merkmale nicht genutzt zu haben.

Da bei der Ausbildung einer Ektomykorrhiza der Pilz versucht, die wachsende Wurzel möglichst schnell und vollständig in ein Hyphengeflecht einzuhüllen, breiten sich die Hyphen vorwiegend parallel zur Wurzeloberfläche aus. Daher ist, wie auch die hier beschriebenen Mykorrhizen zeigen, die Form der Hyphenzellen am besten in der Flächenansicht des Mantels zu erkennen. In Längs- und Querschnitten ist nicht immer eindeutig zu entscheiden, ob ein aus langgestreckten Hyphenzellen gebildetes Plectenchym oder ein aus ovalen bis isodiametrischen Elementen bestehendes Pseudoparenchym vorliegt.

Bemerkenswert erscheint die ebenfalls bei F r a n k (1885) erwähnte Bildungszone des Hyphenmantels an der Mykorrhizenspitze, wie sie auch A g e r e r (1986b) für *Russula ochroleuca* beschrieb; sie ist besonders bei pseudoparenchymatischen Mänteln auffällig ausgebildet und besteht aus kleineren, dünnwandigeren Hyphenzellen. Nähere Untersuchungen dieser Zone könnten Aufschlüsse über das Wachstumsverhalten des Hyphenmantels unter dem Druck des Wurzelgewebes liefern; es ist auffällig, daß auch an diesen wachsenden Bereichen von pseudoparenchymatischen Mänteln hyphenartige Elemente nicht zu erkennen sind.

Brauchbare Merkmale finden sich nach diesen Untersuchungen und denen von A g e r e r (1986b) auch in der Fluoreszenzmikroskopie im UV-Licht. Wie bereits T r a p p e (1967a) andeutete, können auch Mykorrhizen, die makroskopisch keine Fluoreszenz erkennen lassen, im mikroskopischen Bereich auffällige Ergebnisse liefern. Dies zeigen auch *Russula ochroleuca* (A g e r e r 1986b) und die hier beschriebenen Mykorrhizen, besonders *Lactarius vellereus*.

Größeres Augenmerk ist nach unseren bisherigen Ergebnissen dem Vorhandensein von Rhizomorphen an den Mykorrhizen zu schenken, die bisher als „glatt“, d. h. ohne abziehende Elemente angesehen wurden.

Das Identifizieren von Mykorrhizen durch Freilegen von Hyphenverbindungen zum Fruchtkörper ist eine nicht ganz unumstrittene Methode (diskutiert bei A g e r e r 1986). Sie konnte hier in zwei Fällen durch Sterilsynthesen der Mykorrhizen abgesichert werden, bei allen drei Arten aber auch durch ähnliche Merkmale von Fruchtkörper und Mykorrhiza (z. B. Pigmentierung, Lactiferen). Für die große Zahl der nicht kultivierbaren Mykorrhizapilze ist man vorerst auf das Auffinden von Hyphenverbindungen angewiesen. Gemeinsame Merkmale von Fruchtkörper und Mykorrhiza können diese Ergebnisse bestätigen; aber erst mehrere ungewöhnliche und auffällige Übereinstimmungen reichen allein für die Identifizierung des Pilzpartners aus (Z a k 1973).

Verschiedene Autoren haben versucht, Gattungsmerkmale von Mykorrhizen herauszustellen (Peyronel 1963, Pachlewski & Pachlewska 1974, Godbout & Fortin 1985a). Hier konnte (außerdem) gezeigt werden, daß die Ektomykorrhizen selbst nahe verwandter Pilzarten bei genauer Analyse noch viele Unterschiede zeigen können, die zur Abgrenzung voneinander ausreichen und ein Ansprechen der Pilzart anhand der Mykorrhizen ermöglichen. Die Variation der Mantelanatomie bei Vertretern verschiedener Sektionen der Gattung *Lactarius* deutet an, daß bei weiterer Kenntnis die Mykorrhizenmerkmale sogar einen Beitrag zur Gattungsgliederung liefern könnten.

Literatur

- AGERER, R. (1986a) – Studies on ectomycorrhizae II. – Introducing remarks on characterization and identification. *Mycotaxon* 26: 473–492.
- (1986b) – Studies on ectomycorrhizae III. – Mycorrhizae formed by four fungi in the genera *Lactarius* and *Russula* on spruce. *Mycotaxon* 27: 1–59.
- (1986c) – Studies on ectomycorrhizae V. – Mycorrhizae formed by *Dermocybe cinnamomea* and *D. sanguinea* on spruce. *Nova Hedwigia* 44 (1–2).
- F. BRAND & E. GRONBACH (1986) – Die exakte Kenntnis der Ektomykorrhizen als Voraussetzung für Feinwurzeluntersuchungen im Zusammenhang mit dem Waldsterben. *Allgemeine Forst Zeitschrift* 20/1986: 497–503, 509.
- ALEXANDER, I. J. (1981) – *Picea sitchensis* and *Lactarius rufus* mycorrhizal association and its effects on seedling growth and development. *Trans. Br. myc. Soc.* 76: 417–423.
- BRYAN, W. C. & B. ZAK (1961) – Synthetic culture of mycorrhizae of southern pines. *For. Sci.* 7: 123–129.
- CERUTI, A. & L. BUSSETTI (1962) – Sulla simbiosi micorrizale 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.
- & L. D. PRYOR (1965) – The structure of eucalypt mycorrhizas. *Austr. J. Bot.* 13: 245–259.
- CLOWES, F. A. L. (1951) – The structure of mycorrhizal roots of *Fagus sylvatica*. *New Phytol.* 50 (1): 1–17.
- DANIELSON, R. M. (1982) – Taxonomic affinities and criteria for identification of the common ectendomycorrhizal symbiont of pines. *Can. J. Bot.* 60 (1): 7–18.
- FASSI, B. & A. FONTANA (1966) – Ricerche sulle micorrize ectotrofiche del Pino strobo in vivaio II. Micorrize di „*Thelephora terrestris*“ Ehrh. ex Fr., di „*Laccaria laccata*“ (Scop.) Berk. & Br. e di „*Hebeloma mesophaeum*“ Pers. ex Fr. *Allionia* 12: 47–53.
- FRANK, B. (1885) – Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 3: 128–145.
- FROIDEVAUX, L. (1973) – The ectomycorrhizal association, *Alnus rubra* + *Lactarius obscuratus*. *Can. J. For. Res. Res.* 3: 601–603.
- GIBELLI, G. (1883) – Nuovi studii sulla malattia del castagno detta dell'inchostro. *Mem. Accad. Sci. Ist. Bologna* 4: 287–314.
- GODBOUT, G. & J. A. FORTIN (1983) – Morphological features of synthesized ectomycorrhizae of *Alnus crispa* and *A. rugosa*. *New Phytol.* 94: 249–262.
- (1985) – Classification of ectomycorrhizae: what's new and what to do. *Proc. NACOM VI*: 186–188.
- (1985a) – Synthesized ectomycorrhizae on aspen: fungal genus level of structural characterization. *Can. J. Bot.* 63: 252–262.
- GRONBACH, E. & R. AGERER (1986) – Charakterisierung und Inventur der Fichtenmykorrhizen im Höglwald und deren Reaktion auf saure Beregnung. *Forstw. Cbl.* 105 (4): 329–335.
- HARLEY, J. L. & S. E. SMITH (1983) – Mycorrhizal symbiosis. Academic press, London, New York.
- LUPPI, A. M. & C. GAUTERO (1967) – Ricerche sulle micorrize di „*Quercus robur*“, „*Quercus petraea*“ e „*Quercus pubescens*“ in Piemonte. *Allionia* 13: 129–148.
- MARKS, G. C. (1965) – The classification and distribution of the mycorrhizas of *Pinus radiata*. *Australian Forestry* 29: 238–251.
- & R. C. FOSTER (1973) – Structure, morphogenesis, and ultrastructure of ectomycorrhizae. In: Marks, G. C. & T. T. Kozłowski – *Ectomycorrhizae. Their ecology and physiology*. Academic press, New York and London.

- MEYER, F. H. (1963) – *Laccaria amethystina* (Bolt. ex Fr.) Berk. et Br., ein zur Mykorrhizabildung an der Buche befähigter Pilz. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 76: 90–96.
- OORT, A. J. P. (1981) – Nutritional requirements of *Lactarius* species, and cultural characters in relation to taxonomy. Verh. Koninkl. Ned. Akad. Wetensch., Natuurkde. 76: 1–95.
- PACHLEWSKI R. & J. PACHLEWSKA (1974) – Studies on symbiotic properties of mycorrhizal fungi of pine (*Pinus silvestris* L.) with the aid of the method of mycorrhizal synthesis in pure cultures on agar. Forest research institute, Warsaw.
- PEYRONEL, B. (1934) – Il sapore e alcune reazioni microchimiche delle micorrize ectotrofiche prodotte da *Russule* e *Lattarii*. N. Giorn. Bot. Ital., n. s., XLI (4): 744–746.
- (1963) – Mykorrhizenstruktur und mykorrhizogene Pilze. Mykorrhiza. Int. Symp. Weimar 1960: 16–25. Fischer, Jena.
- SINGER, R. (1971) – Contributed papers. Forest mycology and forest communities in South America. II. Mycorrhiza sociology and fungus succession in the *Nothofagus dombeyi* – *Austrocedrus chilensis* woods of Patagonia. In: Hacsaylo, E. (ed.): Mycorrhizae. Washington DC: 204–215.
- (1975) – The Agaricales in modern taxonomy. 3. Aufl. J. Cramer, Vaduz.
- THOMAS, G. W. & R. M. JACKSON (1979) – Sheathing mycorrhizas of nursery grown *Picea sitchensis*. Trans. Br. mycol. Soc. 73 (1): 117–125.
- TRAPPE, J. M. (1967) – Principles of classifying ectotrophic mycorrhizae for identification of fungal symbionts. Proc. Int. Union Forest Rest. Organ., 14th, 1967, Sect. 24: 46–59.
- WERNER, J. (1984) – Ein neues Kunststoff-Einbettmedium für die Lichtmikroskopie: Das Glycol-Methacrylat LKB-HistoResin. mta praxis 30 (10): 675–679.
- 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.
- ZAK, B. (1973) – Classification of ectomycorrhizae. In: Marks, G. C. & T. T. Kozłowski (eds.): Ectomycorrhizae, their ecology and physiology. Academic Press, New York, London.



Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der DGfM.

www.dgfm-ev.de

Über [Zobodat](#) werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
(Name der Hefreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der [Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz](#) (CC BY-ND 4.0).



- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die [vollständigen Lizenzbedingungen](#), wovon eine [offizielle deutsche Übersetzung](#) existiert. Freigibiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society](#)

Jahr/Year: 1986

Band/Volume: [52_1986](#)

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

Artikel/Article: [Studien an Ektomykorrhizen VIII* Die Mykorrhizen von *Lactarius subdulcis*, *Lactarius vellereus* und *Laccaria amethystina* an Buche 287-320](#)