

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung von Mykorrhizen der Fichte (*Picea abies* L. (Karst.)) in Vertikalprofilen

I. HAUG, I. KOTTKE und F. OBERWINKLER

Lehrstuhl Spezielle Botanik der Universität Tübingen
Auf der Morgenstelle 1, D-7400 Tübingen

Eingegangen am 2.5.1986

Haug, I., Kottke, I. & F. Oberwinkler (1986) — Research on mycorrhizas of Norway spruce (*Picea abies* L. (Karst.)) in depth profiles with means of light- and transmission electron microscopy. Z. Mykol. 52(2): 373–392.

Key Words: spruce (*Picea abies* L. (Karst.)) depth profiles, fertilization, mycorrhizas, characterization, vertical distribution, occurrence.

Abstract: Mycorrhizas of Norway spruce (*Picea abies* L. (Karst.)) were investigated in depth profiles down to 1 m on fertilized and unfertilized stands of 60–80 years of age in the Black Forest and in the Schönbuch near Tübingen (Baden-Württemberg). Seven mycorrhizal types could be observed frequently and were easily recognizable by their colour and structure. They are characterized in detail, macroscopically, microscopically and ultrastructurally in order to make them recognizable to other investigators. Some of the described types are present in all depths, others are restricted to the upper layers. There seems to be no significant difference in the distribution of the types between the fertilized and unfertilized stands. There is a greater variety of types in the upper 30 cm, the number of types decreasing rapidly with increasing soil depth. However living mycorrhizas can be found regularly at greater depths.

Zusammenfassung: Mykorrhizen von neun in der Nähe von Altfichten gelegenen Bodenprofilen wurden untersucht. Sieben Mykorrhizaformen, die häufig vorkamen und in ihrer Farbe und Struktur auffällig waren, wurden makroskopisch, mikroskopisch und ultrastrukturell beschrieben. Einige Formen zeigten sich auf die oberen Lagen beschränkt, andere kamen in allen Tiefenstufen vor. Die Formenverteilung auf die verschiedenen Profile erscheint zufällig, eine Abhängigkeit von Basensättigung und Ca/Al-Verhältnis konnte nicht eindeutig aufgezeigt werden. Die größte Formenvielfalt wird in den oberen Bodenschichten erreicht, sie nimmt mit zunehmender Bodentiefe stark ab. Auch in größeren Bodentiefen kommen regelmäßig Mykorrhizen vor.

Einleitung

Wie fast alle Waldbaumarten der gemäßigten Breiten gehört die Fichte (*Picea abies* L. (Karst.)) zu den Ektomykorrhizabildnern. Viele Pilzarten sind an der Bildung der Mykorrhizen beteiligt. T r a p p e (1962) zählt für die Fichte über 100 Arten auf, besonders zahlreich aus den Gattungen *Amanita*, *Lactarius*, *Cortinarius* und *Tricholoma*. Trotz wesentlicher Fortschritte mit Hilfe von Kulturversuchen ist man noch weit davon entfernt, jeder Mykorrhizaform „ihren“ Pilzpartner zuzuordnen. Um dennoch Veränderungen in der Mykorrhizazusammensetzung und -verbreitung feststellen zu können, ist eine genaue Beschreibung und Charakterisierung der Formen notwendig. Beschreibungen und Klassifikationsversuche gibt es schon mehrfach in der Literatur. Z a k (1973) gibt einen Überblick über die vorliegenden Arbeiten, die mit den Veröffentlichungen von M e l i n (1927) und D o m i n i k (1956) ihren Anfang nahmen. Z a k (1973) kritisiert kurze

und unvollständige Beschreibungen mit wenigen Abbildungen, die es einem anderen Betrachter unmöglich machen, die beschriebenen Mykorrhizen wiederzuerkennen. Chilver (1968) regt an, solche Kriterien zur Beschreibung zu verwenden, die eine geringe Variabilität gegenüber Umweltbedingungen zeigen. Als geeignete Kriterien haben sich besonders die Struktur des Hyphenmantels und der abgehenden Rhizomorphen bewährt, während die Farbe der Mykorrhiza, bei Dominik (1956) noch wichtiges Unterscheidungsmerkmal, mehr in den Hintergrund getreten ist, da sie sich oft beträchtlich variabel zeigt.

Ziel der vorliegenden Untersuchung ist, mit Hilfe von ungefähr 1 m tiefen Bodenprofilen in der Nähe von Altfichten, die häufigsten Mykorrhizaformen zu charakterisieren und ihre Verteilung auf die verschiedenen Tiefenstufen zu erfassen. Durch die Anlage der Profile auf verschiedenen Standorten, die sich bezüglich Düngung, Basensättigung bzw. Bodenversauerung und Ca/Al-Verhältnis unterscheiden, soll der Frage nachgegangen werden, ob diese Bodenfaktoren einen Einfluß auf die Zusammensetzung der Mykorrhizaformen und ihre Vitalität erkennen lassen.

Versuchsflächen

Die Wurzelproben wurden aus verschiedenen 60–80jährigen Fichtenbeständen bei Freudenstadt im Schwarzwald und einem Fichtenbestand im Schönbuch bei Tübingen entnommen. An jedem Standort wurden ein bis drei ungefähr 1 m tiefe und 70 cm breite Profilgruben angelegt (Tab. 1). Der Bodentyp an den Standorten war Parabraunerde, Pseudogley-Parabraunerde oder podsolige Braunerde mit Moderauflage. Bei den gedüngten Flächen handelt es sich um Praxiskalkungsflächen der 70er Jahre.

Tabelle 1: Versuchsflächen

Nr. des Profils	Name der Versuchsfläche	Forstbezirk	Düngung (Düngungsjahr)
1	Steinwald	Freudenstadt	—
2,3	Steinwald	Freudenstadt	+
4	Hirschkopf	Freudenstadt	—
5	Schönbuch	Tübingen	—
6	Pfalzgrafenweiler	Pfalzgrafenweiler	+(1970)
7	Pfalzgrafenweiler	Pfalzgrafenweiler	—
8	Ziefler	Donaueschingen-Wolfach	+(1975)
9	Ziefler	Donaueschingen-Wolfach	—

Die neun untersuchten Profile lassen sich nach den Bodendaten und dem Gesundheitszustand der Bäume in zwei Gruppen einteilen: Die Profile 1, 4, 7 und 9 weisen niedrige pH-Werte, geringe Ca-Konzentrationen, hohe Al-Konzentrationen*, mittlere bis starke Kro-

* R o s t - S i e b e r t (1983) fand ein Ca/Al-Mol-Verhältnis von unter 1 in der Nährlösung als Schwelle für Schädigungen von sterilen Fichtenwurzeln. In zahlreichen anderen Arbeiten wird eine toxische Wirkung von Aluminium-Ionen auf Wurzeln und Mykorrhizen diskutiert (z. B. T i s c h n e r & al. (1983), Z ö t t l (1983), U l r i c h (1984), O e l b e - F a r i v a r (1984), S t i e n e n (1985)).

nen-Schädigungen, Nadelverlust und Vergilbungen auf. Bei den Profilen 2, 3, 5, 6 und 8 sind die pH-Werte um 1 bis 1,5 Einheiten höher, die Ca/Al-Verhältnisse sind günstiger, und es treten nur geringe Schädigungen im Bereich der Krone auf. Stellvertretend für alle Profilgruben werden die Ca/Al-Verhältnisse und die pH-Werte für Profil 1 und 2 in Tab. 2 gezeigt.

Tabelle 2: Ca/Al-Verhältnisse und pH-Werte für Profil 1 und 2
(Aufnahme durch die FVA Baden-Württemberg, Dr. Hildebrand)

Bodentiefe (in cm)	Ca/Al-Verhältnis (Mol)				pH-Wert (H ₂ O/KCl)	
	Profil 1		Profil 2		Profil 1	Profil 2
0–2	0,24	1,08	21,8	30,49	3,57/2,98	5,00/4,23
2–10	0,1	0,73			3,64/2,96	
10–25	0,07	1,47	5,27	14,28	3,99/3,28	5,05/3,93
25–55	0,015	0,53	0,67	5,08	4,36/3,90	4,83/3,98
55–80	0,02	0,39	0,85	6,47	4,5 /4,11	4,84/4,12
80–90	0,025	0,11	0,12	0,33	4,64/4,00	4,72/4,09

Ca/Al-Verhältnis: linke Spalte = austauschbare Kationen
rechte Spalte = wasserlösliche Kationen

Material und Methoden

Die Wurzelproben wurden dreimal im Jahr und zwar im März, Juli und Oktober 1985 in 10-cm-Intervallen bis in eine Maximaltiefe von 1 m aus den Profilwänden mit einem scharfen Messer gezielt an Stellen mit Wurzeln entnommen. Wurzeln und Erde aus einem 10-cm-Intervall wurden bis zur weiteren Aufarbeitung in einer Plastdose bei 4° C aufbewahrt. Mit viel Wasser und einem Sieb erfolgte die Trennung von Erde und Wurzeln. Aus den frisch ausgewaschenen Wurzeln wurden unter dem Stereomikroskop die Mykorrhizen nach der Farbe des Hyphenmantels und den anhängenden Rhizomorphen aussortiert, fotografiert und dann in Glutaraldehyd nach K a r n o v s k y (1965) fixiert. Die Präparation erfolgte mit Osmium und Uranylacetat, als Einbettungsmedium wurde ERL verwendet. Die eingebetteten Wurzeln wurden für die Lichtmikroskopie semi-dünn (0,5–2 µm) längs geschnitten, für die Elektronenmikroskopie wurden ultradünne Längsschnitte (80–120 nm) angefertigt. Die Semi-Dünnschnitte wurden mit Neufuchsin-Kristallviolett gefärbt, die Ultradünnschnitte mit Bleicitrat kontrastiert.

Ergebnisse

Von der Vielfalt der gefundenen Fichtenmykorrhizen wurden 7 Formen herausgegriffen, die häufig vorkamen und in ihrer Farbe und Struktur besonders auffällig waren, so daß sie in den verschiedenen Proben unter dem Stereomikroskop immer leicht zu erkennen waren.

Für die Beschreibung der Hyphenmantelstrukturen wird die Terminologie von C h i l v e r s (1968) verwendet (s. a. Z a k (1973), G o d b o u t & F o r t i n (1985)). Ein „Prosenchym“ stellt ein mäßig kompaktes Hyphengeflecht dar, in dem die einzelnen Hyphenelemente klar unterscheidbar und relativ große Interhyphalräume vorhanden sind. Bei einem „Synenchym“, von manchen Autoren auch als Pseudoparenchym bezeichnet, handelt es sich um ein kompaktes Geflecht mit nur kleinen Interhyphalräumen, in dem die Hyphen wie Einzelzellen erscheinen und ihr Verlauf nicht über längere Strecken verfolgt werden kann.

Beschreibung der Formen

(im folgenden wird für Hyphenmantel die Abkürzung HM verwendet)

1. Weiß-gelbe Form mit zahlreichen Rhizomorphen (Abb. 1*, 1)

a) Makroskopische Merkmale (Abb. 1*):

Farbe: weiß, gelb-weiß oder gelb; samtene Oberfläche der Wurzeln; Hyphenmantel lückenhaft und locker, zwischen den weißen und gelben Abschnitten immer wieder braune Rindenzellen durchscheinend; Rhizomorphen: zahlreich, dick, von der Mykorrhiza abgehend, leuchtend gelb bis weiß, gelbe Farbe im Wasser rasch verblasend, viele einzelne Hyphen um die Mykorrhiza.

b) Mikroskopische Merkmale (Abb. 1a, 1b, 1c):

Rhizomorphen: Hyphen parallel verlaufend, mit schnallenlosen Septen, Hyphendurchmesser: $2,5\ \mu\text{m}$; Dicke der Rhizomorphen variabel; Hyphenmantel: prosenchymatisch (Abb. 1a, 1b); Hyphen im äußeren Bereich einzeln, im inneren Bereich zu kleinen Gruppen zusammengelagert, gering verzweigt, mit schnallenlosen Septen, Hyphendurchmesser: $1,7\text{--}2,3\ \mu\text{m}$; Dicke des HMs: um $40\ \mu\text{m}$ schwankend

c) Ultrastrukturelle Merkmale (Abb. 1d, 1e):

Doliporen mit perforierten Parenthesomen (Abb. 1e); Hyphen im Bereich des HMs nicht in eine Matrix eingebettet (Abb. 1d); Hartig-Netz mit Zwischenräumen (Abb. 1d, 1e).

2. Silbrig-glänzende Form (Abb. 2*, 2)

a) Makroskopische Merkmale (Abb. 2*):

Farbe: weiß, silbrig-glänzend; Oberfläche fein papillös; HM kompakt; Rhizomorphen: weiß, in geringer Anzahl (1–5) pro Mykorrhiza vorkommend

b) Mikroskopische Merkmale (Abb. 2a, 2b, 2c, 2f):

Rhizomorphen: Hyphen mit Schnallen, unverzweigt, parallellaufend, eng miteinander verflochten; ohne abzweigende Hyphen, zentrale Hyphen mit größerem Durchmesser als umgebende Hyphen;

Hyphenmantel: im äußersten, 1–2 Hyphenschichten dicken Bereich prosenchymatisch, Hyphen zu Bündeln zusammengelagert, dazwischen große Hohlräume (Abb. 2a, 2f);

im mittleren, den Hauptteil des Hyphenmantels bildenden Bereich, synenchymatisch (Abb. 2b, 2c, 2f), Durchmesser der Hyphen sehr unterschiedlich: $3,4\text{--}6,8\ \mu\text{m}$, einzelne aufgeblasene Hyphen dazwischen (in Abb. 2 mit * gekennzeichnet);

im innersten Bereich (Hyphen den Rindenzellen aufliegend) wieder prosenchymatisch, Hyphendurchmesser geringer (Abb. 2f);

Dicke des HMs: um $50\ \mu\text{m}$ schwankend

c) Ultrastrukturelle Merkmale (Abb. 2d, 2e):

Doliporen mit perforierten Parenthesomen (Abb. 2d); alle Hyphen des HMs voll plasmatisch, in hellgraue Matrix eingebettet (Abb. 2e)

3. Orange-gelbe, warzige Form (Abb. 3*, 3)

a) Makroskopische Merkmale (Abb. 3*):

Farbe: orange-gelb mit helleren, schuppenartigen Erhebungen, im Alter Verfärbung nach grün-orange

Rhizomorphen: nicht beobachtet

b) Mikroskopische Merkmale (Abb. 3a, 3b, 3c, 3f):

Hyphenmantel: in der äußeren Hälfte synenchymatisch, Hyphenanschnitte 4–6-eckig, mosaikartig (Abb. 3a, 3b, 3f), Hyphendurchmesser: $10\ \mu\text{m}$; im inneren Be-

- reich prosenchymatisch, Hyphendurchmesser: 3 μm , Hyphen unregelmäßig angeordnet (Abb. 3b, 3f);
 warzige Erhebungen zeigen sich als Ansammlungen von toten Hyphen (Abb. 3b, 3f);
 Hartigsches Netz: im äußeren Rindenbereich oft 2- oder 3schichtig (Abb. 3c), zur Endodermis hin 1schichtig ausgebildet
- c) Ultrastrukturelle Merkmale (Abb. 3d, 3e):
 Doliporen mit perforierten Parenthesomen (Abb. 3d); Hyphen im synenchymatischen Bereich mit großen Vakuolen und dünnem Plasmabelag, im prosenchymatischen Bereich mit kleinen Vakuolen und zahlreichen Organellen (Abb. 3e).
4. Dunkelbraune Form (Abb. 4*, 4)
- a) Makroskopische Merkmale (Abb. 4*):
 Farbe: dunkelbraun, fein papillöse Oberfläche;
 Rhizomorphen/abgehende Hyphen: selten vereinzelt abstehende, dunkelbraune, haarförmige Hyphen
- b) Mikroskopische Merkmale (Abb. 4a, 4b, 4c):
 Abgehende Hyphen: wenig verzweigt, septiert, mit Schnallen, mit dicken, dunkelbraunen Wänden, aus aufgeblähten Hyphenzellen in der äußersten HM-Schicht entspringend
 Hyphenmantel: äußerer Bereich synenchymatisch, Hyphenanschnitte 4–5eckig, mosaikartig (Abb. 4a, 4c, 4d), Durchmesser der Hyphen: 8–16 μm ; innerster Bereich prosenchymatisch, Hyphen kurz septiert (Abb. 4b, 4c, 4d), Hyphendurchmesser: 3–5 μm ;
 Dicke des HMs: um 80 μm schwankend
- c) Ultrastrukturelle Merkmale (Abb. 4d, 4e):
 Doliporen mit perforierten Parenthesomen (Abb. 4e); elektronendichte Masse zwischen den Hyphen des HMs, besonders im äußeren Bereich (Abb. 4d); Hyphen im äußersten Bereich des HMs tot.
5. Gelb-grüne Form (Abb. 5*, 5)
- a) Makroskopische Merkmale (Abb. 5*):
 Farbe: gelbrün;
 Rhizomorphen/abgehende Hyphen: zahlreich vorhanden, gelb-grün bis gelb gefärbt, lockeres Geflecht um die Mykorrhiza bildend
- b) Mikroskopische Merkmale (Abb. 5a, 5b, 5c, 5d):
 Rhizomorphen: wenig verzweigte Hyphen mit Schnallen, locker umeinander gewunden;
 Hyphenmantel: prosenchymatisch, Hyphen ganz locker angeordnet, kein Muster bildend, große Hohlräume zwischen den einzelnen Hyphen (Abb. 5a, 5b, 5d), Hyphendurchmesser: 1,7–2,3 μm , äußere Hyphen dickwandiger und dunkler gefärbt; auffallend: äußerste 3–4 Rindenzellschichten mit Polyphenolen gefüllt, dazwischen gut entwickeltes Hartig-Netz (Abb. 5c, 5d, 5e)
- c) Ultrastrukturelle Merkmale (Abb. 5e, 5f, 5g, 5h):
 Doliporen mit perforierten Parenthesomen (Abb. 5h); äußere Hyphen des HMs und abgehende Hyphen dickwandig, mit stiftförmigen Auflagerungen (Abb. 5e, 5f, 5g).
6. Braune Form mit silbriger Auflage (Abb. 6*, 6)
- a) Makroskopische Merkmale (Abb. 6*):
 Farbe: braun mit weißem bis silbrig-glänzendem Überzug, nur teilweise die Mykorrhiza bedeckend;

keine Rhizomorphen beobachtet; einzelne, von der Oberfläche abstehende Hyphen vorhanden

b) Mikroskopische Merkmale (Abb. 6a, 6b, 6c):

Hyphenmantel: prosenchymatisch, Hyphen in dunkle Matrix eingebettet (Abb. 6c, 6d), geweihartig verzweigt (Abb. 6a, 6b), Hyphendurchmesser: 1,7–3,4 μm ; Dicke des HMs: um 20 μm schwankend

c) Ultrastrukturelle Merkmale (Abb. 6d, 6e):

Septen mit einfachen Poren (Abb. 6e); Matrix zwischen den Zellen des HMs elektrodicht (Abb. 6d);

Hartig-Netz mit Zwischenräumen (Abb. 6d)

7. Hellbraune Form (Abb. 7*, 7)

a) Makroskopische Merkmale (Abb. 7*):

Farbe: hellbraun bis weiß — je nach Alter der Wurzel, d. h. an der Wurzelspitze in der Regel weiß, weiter basal ins Bräunliche übergehend; HM durchsichtig, dadurch bei stärkeren Vergrößerungen Rindenzellen zu erkennen, die eine gewisse Musterung des HMs bewirken; keine Rhizomorphen beobachtet
zahlreiche farblose bis durchsichtige Hyphen von der Oberfläche des HMs abgehend und die Mykorrhiza als lockeres Durcheinander umgebend

b) Mikroskopische Merkmale (Abb. 7a, 7b, 7c, 7d):

Abgehende Hyphen: selten verzweigt, mit Schnallen, auf den dicken Wänden rundliche Auflagerungen (Abb. 7a, 7b — mit * gekennzeichnet)

Hyphenmantel: prosenchymatisch, kompakt, Hyphen in dunkle Matrix eingebettet, Matrix zur Rinde hin abnehmend (Abb. 7a, 7d),

Durchmesser der Hyphen: 1,1–2,3 μm ;

Dicke des HMs: um 10 μm schwankend

c) Ultrastrukturelle Merkmale (Abb. 7e, 7f, 7g, 7h):

Doliporen mit perforierten Parenthesomen (Abb. 7h); Matrix nicht bis zur innersten Schicht des HMs reichend (Abb. 7e);

Hyphen des HMs mit stark unterschiedlich dicken Wänden (Abb. 7e);

äußere Hyphen des HMs und abgehende Hyphen mit rundlichen Wandauflagerungen (Abb. 7f, 7g);

zahlreiche Poren im Bereich des Hartigschen Netzes.

8. Cenococcum

Vgl. Beschreibung von Chilver (1968) und Trappe (1971), keine abweichenden Merkmale beobachtet.

9. Sandige Formen (Abb. 8)

a) Makroskopische Merkmale:

Farbe: Hyphen dicht mit Bodenpartikeln inkrustiert, Mykorrhizen daher gelb-braun erscheinend;

keine Rhizomorphen beobachtet; einzelne abgehende Hyphen, Wände ebenfalls mit Bodenpartikeln inkrustiert

b) Mikroskopische Merkmale:

keine einheitliche Form, deutlich verschieden aufgebaute Hyphenmäntel: Form 1 (Abb. 8a, 8b): HM synenchymatisch, außen einzelne Hyphen aufliegend (mit ■ gekennzeichnet), Hyphen hauptsächlich parallel zur Wurzellängsachse verlaufend

Form 2 (Abb. 8c, 8d): HM 2geteilt, in der äußeren Hälfte ganz locker ausgebildet, Hyphen teilweise senkrecht von der Mykorrhizaoberfläche abgehend, teilweise parallel zur Wurzellängsachse angeordnet, im inneren Bereich synenchymatisch

c) Ultrastrukturelle Merkmale:

Unterschiede im HM-Aufbau werden noch deutlicher:

Form 1 (Abb. 8b): Hyphen im HM-Bereich mit stark elektronendurchlässiger Zellwand (mit ★ gekennzeichnet)

Form 2 (Abb. 8d): abgehende Hyphen mit verdickten Zellwänden (mit * gekennzeichnet), Hyphen im synenchymatischen Bereich des HMs in graue Matrix eingebettet.

Vorkommen der verschiedenen Formen in den untersuchten Profilen

Aus dem Vergleich des Vorkommens in den verschiedenen Profilen und in den verschiedenen Bodentiefen (vgl. Tabelle 3 und 4) zeigt sich, daß gewisse Formen sehr häufig sind, d. h. in fast jeder Profilgrube und über das gesamte Vertikalprofil vorkommen, andere auf wenige Profile und auf gewisse Tiefenstufen beschränkt sind. So kommen Form 1, 2 und 3 fast ausnahmsweise in den oberen 0–10 cm Boden vor, Form 7 und 8 verteilen sich hingegen über alle Tiefenstufen bis zu 90 cm Tiefe. Insgesamt nimmt die Formenvielfalt mit zunehmender Tiefe ab. Unterschiede in der Formenverteilung zwischen gedüngten und ungedüngten Standorten sind nicht durchgängig.

Tabelle 3: Vorkommen der verschiedenen Formen in den Profilen

Profil-Nummer	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. gelb-weiße Form	+	—	+	—	—	—	—	—	—
2. silbrig-glänzende Form	+	—	+	+	+	—	+	+	—
3. orange-gelbe warzige Form	—	—	—	+	—	+	—	—	—
4. dunkelbraune Form	—	+	+	—	—	—	—	—	+
5. gelb-grüne Form	—	+	—	—	—	—	—	+	—
6. braune Form	—	—	—	+	+	—	—	+	—
7. hellbraune Form	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8. Cenococcum	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Tabelle 4: Vorkommen der Formen in den Tiefenstufen

Bodentiefe in cm	Form							
	1	2	3	4	5	6	7	8
10	+	+	+	+	+	+	+	+
20		(+)	(+)	+	+	+	+	+
30					(+)	+	+	+
40						+	+	+
50							+	+
60							+	+
70								+
80								+

In den neun untersuchten Bodenprofilen befinden sich in allen untersuchten Bodentiefen Wurzeln und Mykorrhizen. Die höchste Wurzeldichte und damit auch die meisten Mykorrhizen sind in 0–30 cm Tiefe zu finden. Ab 30 cm Tiefe nimmt die Durchwurzelung stark

ab, aber es sind bis in 90 cm Tiefe mykorrhizierte Wurzeln zu finden. Helle turgeszente Wurzelspitzen, ein gut entwickelter Hyphenmantel und das in Längsschnitten erkennbare Hartigsche Netz belegen die Vitalität und Mykorrhizierung der Wurzeln. Zwischen den einzelnen Profilen zeigen sich keine deutlichen Unterschiede betreffs der Mykorrhizahäufigkeit, d. h. in den weniger Aluminium-belasteten Profilen sind nicht deutlich mehr oder weniger Mykorrhizen zu finden. Quantitative Zählungen von Mykorrhizen in bestimmten Bodenvolumina wurden nicht vorgenommen, da keine volumenkonstante Entnahme erfolgte. So kann auch keine Aussage darüber gemacht werden, ob die Anzahl der (immer vorhandenen) Totwurzeln in den Aluminium-belasteten Profilen erhöht ist.

Diskussion

Die von Ch il v e r s (1968) und Z a k (1973) vorgeschlagenen Charakterisierungskriterien haben sich als sehr brauchbar erwiesen. Mit Hilfe von Farbe und Struktur des Hyphenmantels und der abgehenden Rhizomorphen bzw. Hyphen ergeben sich für die näher untersuchten Formen deutliche Unterschiede.

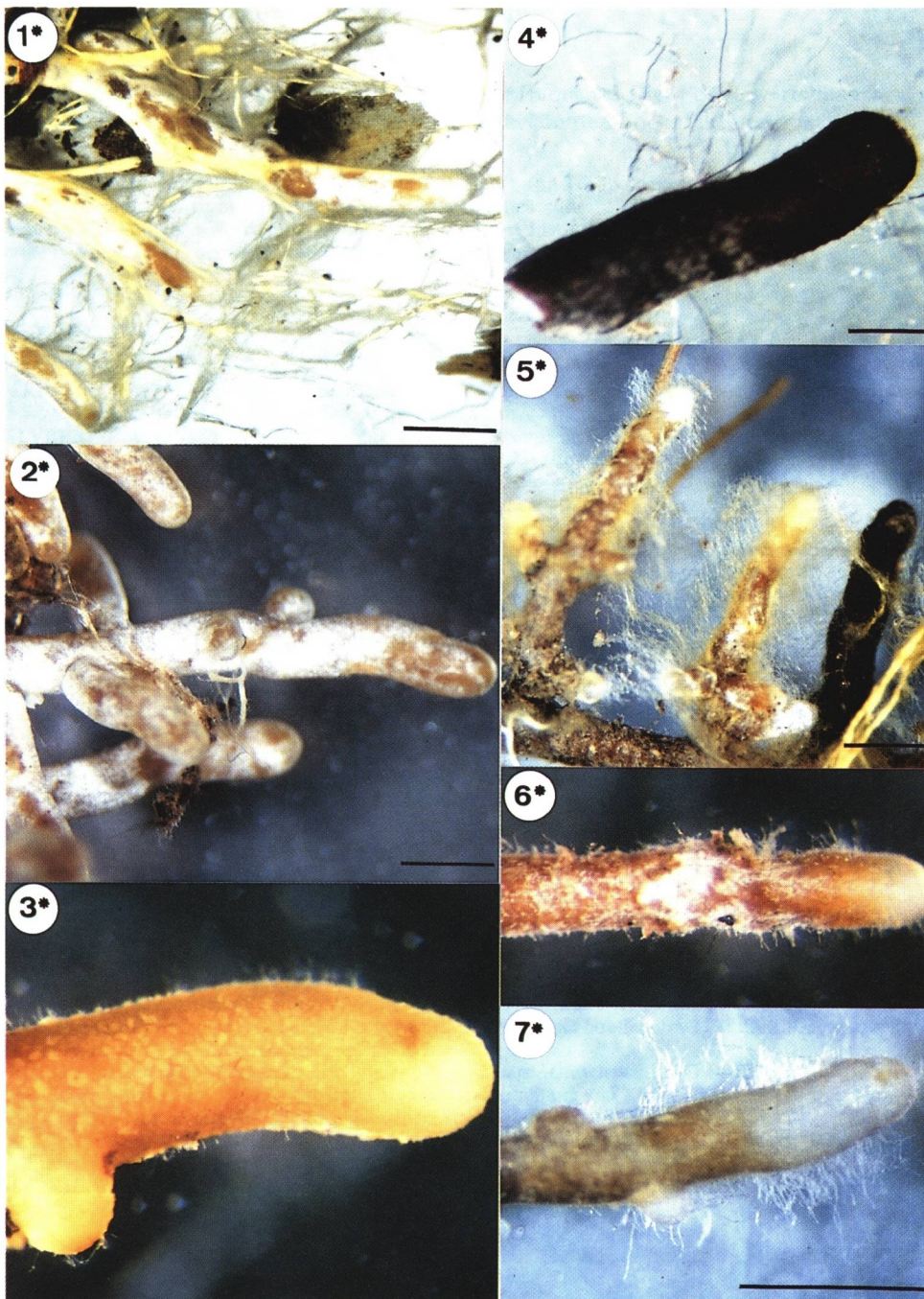
Die Bearbeitung der sandigen Form zeigt, daß die Struktur des Hyphenmantels unerlässlich ist, um eine Mykorrhizaform eindeutig zu charakterisieren. Am Beispiel dieser stark mit Bodenpartikeln inkrustierten Mykorrhizen zeigt sich, daß sich Tangentialschnitte im Bereich des Hyphenmantels und mediane Längsschnitte am besten eignen, um dessen Struktur aufzuklären. Der Schlüssel von D o m i n i k (1969) wurde nicht berücksichtigt, da die Farbe als wichtiges Unterscheidungsmerkmal als zu problematisch angesehen wird.

Ein Vergleich mit vorliegenden Beschreibungen von Fichtenmykorrhizen ist nur bedingt möglich. B ü c k i n g (1979) beschreibt 9 Typen von Fichtenmykorrhizen auf Kalkstandorten. Da für jeden Typ nur ein Habitusbild und ein Querschnitt gezeigt werden, gelang lediglich die Identifikation von *Cenococcum graniforme* Ferd. & Winge.

Als neues methodisches Mittel wurde das Transmissions-Elektronen-Mikroskop eingesetzt. Die Vorteile im Erkennen von Details sind eindeutig, z. B. Oberflächenstrukturen von Hyphen, Vitalitätszustände, Septenporen und Matrices im Bereich des Hyphenmantels und des Hartigschen Netzes. Es stellt somit weitere Charakteristika einer Mykorrhiza-Form zur Verfügung. Nach dem jetzigen Stand der Untersuchungen lassen sich die verschiedenen Formen mit Hilfe der Lichtmikroskopie gut auseinanderhalten. Die Zuordnung zu bestimmten Pilzpartnern wird durch den Hinweis auf Asco- oder Basidiomycet erleichtert.

In der vorliegenden Untersuchung wird für Fichte gezeigt, daß Mykorrhizen auch in größeren Bodentiefen regelmäßig vorkommen und sich auch bei hohen Aluminium-Belastungen und niedrigen Calcium-Konzentrationen entwickeln können. Wie lang sie diesen Bedingungen standhalten, ob sie vorzeitig altern und absterben, konnte nicht untersucht werden. Daß nur bestimmte Formen, z. B. *Cenococcum*, noch in größeren Tiefen vorkommen, zeichnet sie als besonders widerstandsfähig aus. Zu ähnlichen Ergebnissen kam Egli (1980) bei der Untersuchung von Eichenmykorrhizen im Vertikalprofil. Auch er fand in den oberen Bodenschichten eine gewisse Mannigfaltigkeit von Erscheinungsformen und führt sie auf günstigere Bedingungen für das Pilzwachstum zurück.

Die Verteilung der beschriebenen Formen — es bleibt zu berücksichtigen, daß längst nicht alle vorhandenen Mykorrhizaformen charakterisiert wurden — auf die einzelnen Profile gibt keine Hinweise, daß in den belasteten Profilen mehr oder weniger oder ganz andere Formen vorhanden sind. Bei Untersuchungen von Kiefer und Buche an verschiedenen Standorten fanden W e h r l i c h & L y r (1957) ebenfalls keine Unterschiede hinsicht-



1*: weiß-gelbe Form, 2*: silbrig-glänzende Form, 3*: orange-gelbe, warzige Form, 4*: dunkelbraune Form, 5*: gelb-grüne Form, 6*: braune Form mit silbriger Auflage, 7*: hellbraune Form (Maßstab 1 mm, für 3* und 6* gleicher Maßstab wie bei 7*).

Coloured plate:

1*: white-yellow type, 2*: silvery type, 3*: orange-yellow type, 4*: darkbrown type, 5*: yellow-green type, 6*: brown type with a silvery layer, 7*: light-brown type (scale 1 mm, 3* and 6* have the same scale as 7*).

lich der vorkommenden Mykorrhizaformen und -frequenz. Die Formenverteilung erscheint somit eher zufällig bzw. von anderen, nicht bekannten Bodenfaktoren abhängig zu sein.

Die Autoren danken dem Bundesministerium für Forschung und Technologie sowie dem Projekt Europäisches Forschungszentrum für gewährte finanzielle Unterstützungen. Unser Dank gilt auch Herrn Dr. Hildebrand, FVA Baden-Württemberg, und Herrn Aldinger, Institut für Bodenkunde und Waldernährungslehre Freiburg, für die bodenkundlichen Untersuchungen.

Literatur

- BÜCKING, E. (1979) – Fichten-Mykorrhizen auf Standorten der Schwäbischen Alb und ihre Beziehung zum Befall durch *Fomes annosus*. Europ. J. For. Path. 9, 19–35.
- CHILVERS, G. A. (1968) – Some distinctive types of eucalypt mycorrhizas. Aust. J. Bot. 16, 49–70.
- DOMINIK, T. (1956) – Tentative proposal for a new classification scheme of ectotrophic mycorrhizae established on morphological and anatomical characteristics. Roczn. Nauk Les. 14, 223–245 (English transl., U. S. Dept. of Commerce OTS 60–21383 (1962)).
- (1969) – Key to ectotrophic mycorrhizae. Folia Forest. Pol. Ser. A. 15, 309–328.
- EGLI, S. (1980) – Vertikale Verteilung der Mykorrhizen in Eichenbeständen, Zusammenhang mit der Bewurzelung und einzelnen edaphischen Merkmalen. Diplomarbeit, Birmensdorf-Zürich.
- GODBOUT, C., J. A. FORTIN (1985) – Synthesized ectomycorrhizae of aspen: fungal genus level of structural characterization. Can. J. Bot. 63, 252–262.
- KARNOVSKY, M. J. (1965) – A formaldehyde-glutaraldehyde fixation of high osmolality for use in electronical microscopy. J. Cell. Biol. 27, 137.
- MELIN, E. (1927) – Studier över barrträdplantans utveckling i rähmus. II. Mykorrhizans utbildning hos tallplantan i olika rähmusformer (German summary). Medd. Skogsforsöks anstalt, Stockholm 23, 433–484.
- OELBE-FARIVAR, M. (1985) – Physiologische Reaktionen von Mykorrhizapilzen auf simulierte saure Bodenbedingungen. Dissertation, Universität Göttingen.
- ROST-SIEBERT, K. (1983) – Al-Toxizität und -Toleranz an Keimpflanzen von Fichte und Buche. AFZ 38, 686–689.
- STIENEN, H. (1985) – Struktur und Funktion von Feinwurzeln gesunder und erkrankter Fichten (*Picea abies* (L.) Karst.) unter Wald- und Kulturbedingungen. Dissertation, Universität Hamburg.
- TISCHNER, R., U. KAISER, A. HÜTTERMANN (1983) – Untersuchungen zum Einfluß von Al-Ionen auf das Wachstum von Fichtenkeimlingen in Abhängigkeit vom pH-Wert. Forstw. Cbl. 102 (6), 329–336.
- TRAPPE, J. M. (1962) – Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. Bot. Rev. 28, 538–60.
- (1971) – Mycorrhiza-Forming Ascomycetes. In: Mycorrhizae. Proceedings of the First North American Conference on Mycorrhizae – April 1969 – Misc. Publication 1189 U. S. Department of Agriculture – Forest Science, pp. 19–37.
- ULRICH, B. (1984) – Waldsterben durch saure Niederschläge. Umschau 11, 348–355.
- WEHRLICH, I., H. LYR (1957) – Über die Mykorrhizausbildung von Kiefer (*Pinus silvestris* L.) und Buche (*Fagus sylvatica* L.) auf verschiedenen Standorten. Arch. f. Forstw. 6 (1), 1–23.
- ZAK, B. (1973) – Classification of Ectomycorrhizae. In: Ectomycorrhizae. G. C. Marks, T. T. Koslowski, Academic Press, New York and London, pp. 43–78.
- ZÖTTL, H. W. (1983) – Zur Frage der toxischen Wirkung von Aluminium auf Pflanzen. AFZ 38, 206–208.

Abb. 1: Längsschnitte der weiß-gelben Form

Tangentiale Längsschnitte im a) äußeren, b) inneren Bereich des Hyphenmantels (Maßstab 20 µm); c), d) mediane Längsschnitte: Hyphenmantel und Rindenbereich mit Hartig-Netz, c) Semidünnschnitt (Maßstab 20 µm), d) Ultradünnschnitt (Maßstab 10 µm), e) Hyphe im Bereich des Hartigschen Netzes mit Septum und Doliporus (Maßstab 0,5 µm).

Fig. 1: Longitudinal sections of the white-yellow type

a) Surface layers of mantle, showing prosenchyma tissue (scale 20 µm); b) prosenchyma tissue within hyphal mantle (scale 20 µm); c), d) longitudinal sections through hyphal mantle and adjacent tissues, c) semi-thin section (scale 20 µm), d) ultra-thin section (scale 10 µm); e) dolipore septum of a hypha (scale 0,5 µm).

Abb. 2: Längsschnitte der silbrig-glänzenden Form

Tangentiale Längsschnitte im a) äußersten, b), c) mittleren Bereich des Hyphenmantels, aufgeblasene Hyphen mit * gekennzeichnet (Maßstab 20 µm); d) Septum einer Hyphe mit Doliporus (Maßstab 0,5 µm); e), f) mediane Längsschnitte: Hyphenmantel, e) Ultradünnschnitt (Maßstab 10 µm), f) Semidünnschnitt (Maßstab 20 µm).

Fig. 2: Longitudinal sections of the silvery type

a) Surface layers of mantle, showing prosenchyma tissue (scale 20 µm); b), c) irregular synenchyma tissue within hyphal mantle, hyphae with very large diameter are marked with * (scale 20 µm); d) dolipore septum of a hypha (scale 0,5 µm); e), f) longitudinal sections through hyphal mantle, e) ultra-thin section (scale 10 µm), f) semi-thin section (scale 20 µm).

Abb. 3: Längsschnitte der orange-gelben, warzigen Form

a) Tangentialer Längsschnitt im Bereich des Hyphenmantels (Maßstab 20 µm); b), c) tangentielle Längsschnitte: b) Hyphenmantel mit angeschnittenen Warzen, c) 2schichtiges Hartig-Netz im äußeren Rindenbereich (Maßstab 20 µm); d) Septum einer Hyphe mit Doliporus (Maßstab 0,5 µm); e), f) mediane Längsschnitte: Hyphenmantel, e) Ultradünnschnitt (Maßstab 10 µm), f) Semidünnschnitt (Maßstab 20 µm).

Fig. 3: Longitudinal sections of the orange-yellow type

a) Synenchyma tissue within hyphal mantle (scale 20 µm); b), c) tangential sections: b) through hyphal mantle and adjacent tissues, prosenchyma tissue adjacent to the epidermal cell layer, synenchyma tissue with protuberances composed of dead hyphae (marked with S), c) two layers of Hartig net hyphae in the outermost cortical region (scale 20 µm); d) dolipore septum of a hypha (scale 0,5 µm); e), f) longitudinal sections through hyphal mantle and adjacent tissues, e) ultra-thin section (scale 10 µm), f) semi-thin section (scale 20 µm).

Abb. 4: Längsschnitte der dunkelbraunen Form

Tangentiale Längsschnitte im a) mittleren, b) inneren Bereich des Hyphenmantels (Maßstab 20 µm); c), d) mediane Längsschnitte: Hyphenmantel, c) Semidünnschnitt (Maßstab 20 µm), d) Ultradünnschnitt (Maßstab 10 µm); e) Septum einer Hyphe mit Doliporus (Maßstab 0,5 µm).

Fig. 4: Longitudinal sections of the dark brown type

a) Synenchyma tissue within hyphal mantle (scale 20 µm); b) prosenchyma tissue with short septate hyphae adjacent to the epidermal cell layer (scale 20 µm); c), d) longitudinal sections through hyphal mantle, c) semi-thin section (scale 20 µm), d) ultra-thin section (scale 10 µm); e) dolipore septum of a hypha (scale 0,5 µm).

Abb. 5: Längsschnitte der gelb-grünen Form

Tangentiale Längsschnitte im a) äußeren Bereich, b) inneren Bereich des Hyphenmantels (Maßstab 20 µm); c) Hartig-Netz-Strukturen zwischen den polyphenolhaltigen äußeren Rindenzellen (Maßstab 20 µm); d), e) mediane Längsschnitte: Hyphenmantel und Rindenbereich, d) Semidünnschnitt (Maßstab 20 µm), e) Ultradünnschnitt (Maßstab 10 µm); f), g) stiftförmige Auflagerungen der vom Hyphenmantel abgehenden Hyphen (f) Maßstab 1 µm, g) Maßstab 0,5 µm); h) Septum einer Hyphe mit Doliporus (Maßstab 0,5 µm).

Fig. 5: Longitudinal sections of the yellow-green type

a) Surface layers of mantle, showing loose hyphae with clamp connections (scale 20 µm); b) prosenchyma tissue adjacent to the epidermal cell layer (scale 20 µm); c) Hartig net structures between tannin cells (scale 20 µm); d), e) longitudinal sections through hyphal mantle and adjacent tissues, four layers of tannin cells!, d) semi-thin section (scale 20 µm), e) ultra-thin section (scale 10 µm); f), g) outgrowing hyphae with thickened walls and numerous hollow pins (f) scale 1 µm, g) scale 0,5 µm); h) dolipore septum of a hypha (scale 0,5 µm).

Abb. 6: Längsschnitte der braunen Form mit silbriger Auflage

a), b) Tangentiale Längsschnitte im Bereich des Hyphenmantels (Maßstab 20 μm); c), d) mediane Längsschnitte im Bereich des Hyphenmantels (Maßstab 20 μm); c), d) mediane Längsschnitte: Hyphenmantel und Rindenbereich, c) Semidünnschnitt (Maßstab 20 μm), d) Ultradünnschnitt (Maßstab 10 μm); e) Septum einer Hyphe mit einfachem Porus und Woronin-Körperchen (Maßstab 0,5 μm).

Fig. 6: Longitudinal sections of the brown type

a), b) Prosenchyma tissue within hyphal mantle, hyphae embedded in dark matrix (scale 20 μm); c), d) longitudinal sections through hyphal mantle and adjacent tissues, c) semi-thin section (scale 20 μm), d) ultra-thin section (scale 10 μm); e) simple septum of a hypha with Woronin-bodies (scale 0,5 μm).

Abb. 7: Längsschnitte der hellbraunen Form

a), b), c) Tangentiale Längsschnitte im Bereich des Hyphenmantels: a) Übersicht, Ausschnitte aus dem b) äußeren, c) inneren Bereich (Maßstab 20 μm); d), e) mediane Längsschnitte: Hyphenmantel und Rindenbereich, d) Semidünnschnitt (Maßstab 20 μm), e) Ultradünnschnitt (Maßstab 10 μm); f), g) vom Hyphenmantel abgehende Hyphen mit rundlichen Wandauflagerungen (f) Maßstab 1 μm , g) Maßstab 0,5 μm); h) Septum einer Hyphe mit Doliporus (Maßstab 0,5 μm); rundliche Wandauflagerungen mit * gekennzeichnet.

Fig. 7: Longitudinal sections of the light brown type

a), b), c) Prosenchyma tissue within hyphal mantle, outgrowing hyphae with thickened walls, liberally ornamented with spheres of secreted material (marked with *), outmost hyphae embedded in matrix (scale 20 μm); d), e) longitudinal sections through hyphal mantle and adjacent tissues, d) semi-thin sections (scale 20 μm), e) ultra-thin section (scale 10 μm); f), g) outgrowing hyphae with thickened walls and secreted spheres (f) scale 1 μm , g) scale 0,5 μm); h) dolipore septum of a hypha (scale 0,5 μm).

Abb. 8: Längsschnitte von sandigen Formen

a), b) sandige Form I: mediane Längsschnitte: Hyphenmantel und Rindenbereich, a) Semidünnschnitt (Maßstab 20 μm), b) Ultradünnschnitt (Maßstab 10 μm); einzelne, außen aufliegende Hyphen mit ■ gekennzeichnet, stark elektronen-durchlässige Hyphenwand mit *; c), d) sandige Form II: mediane Längsschnitte: Hyphenmantel und Rindenbereich, c) Semidünnschnitt (Maßstab 20 μm), d) Ultradünnschnitt (Maßstab 10 μm); abgehende Hyphen mit verdickten Zellwänden mit * gekennzeichnet.

Fig. 8: Longitudinal sections of sandy types

a), b) sandy type I: longitudinal sections through hyphal mantle and adjacent tissues, outgrowing hyphae with thin walls (marked with ■), mantle hyphae with electron permeable wall (marked with *), a) semi-thin section (scale 20 μm), b) ultra-thin section (scale 10 μm); c), d) sandy type II: longitudinal sections through hyphal mantle and adjacent tissues, outgrowing hyphae with thickened walls (marked with *), c) semi-thin sections (scale 20 μm), d) ultra-thin section (scale 10 μm).

Verwendete Abkürzungen für die Abbildungen:

HM	Hyphenmantel	hyphal mantle
i	innerer Bereich des HMs	inner region of hyphal mantle
a	äußerer Bereich des HMs	outer region of hyphal mantle
HN	Hartig Netz	Hartig net
R	Rindenzelle	cortical cell
T	Tanninzelle	tannin cell
M	Matrix	matrix
S	schuppenartige Hyphenansammlung	protuberances composed of dead hyphae
WB	Woronin-Körperchen	Woronin-body

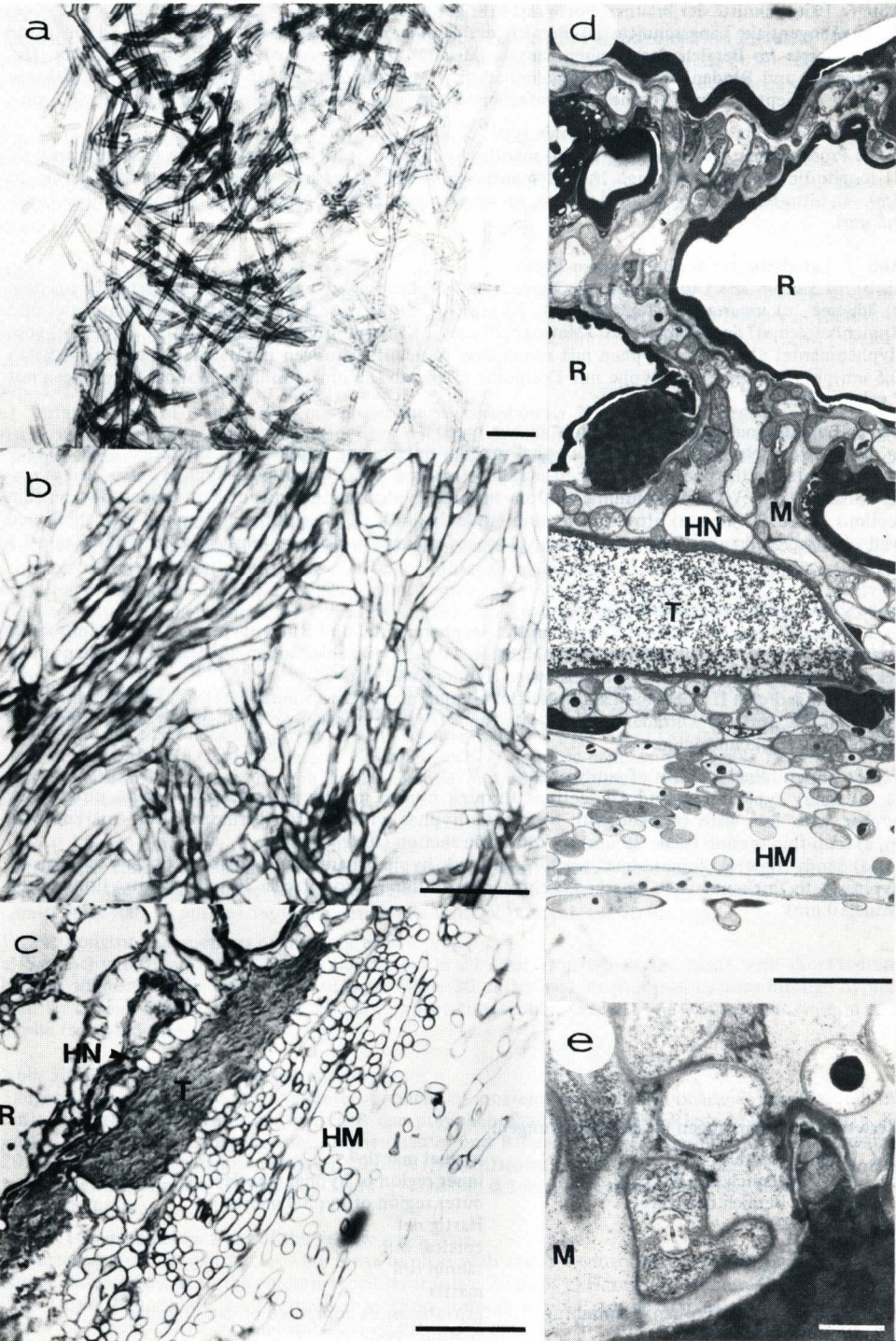


Abb. 1

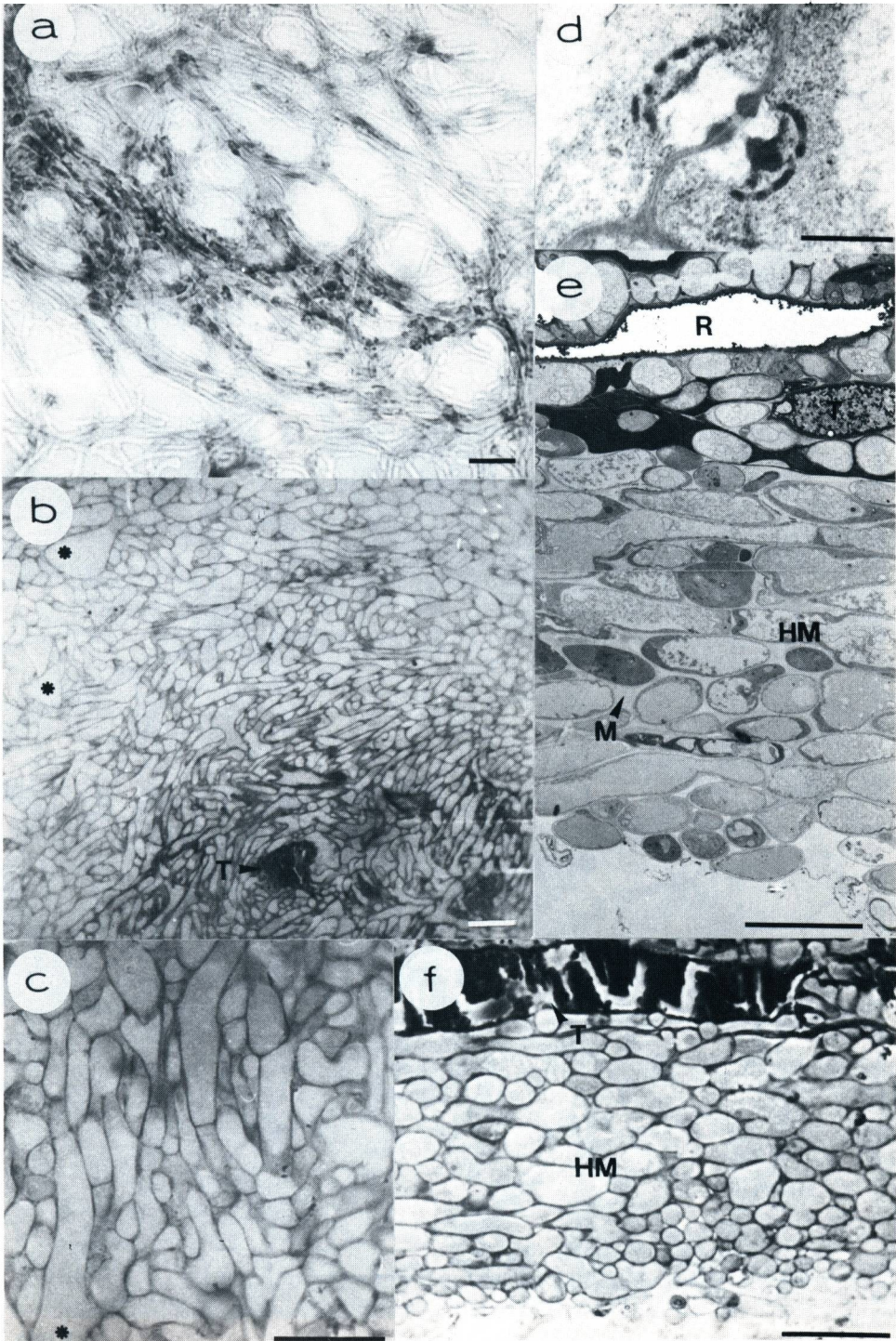


Abb. 2

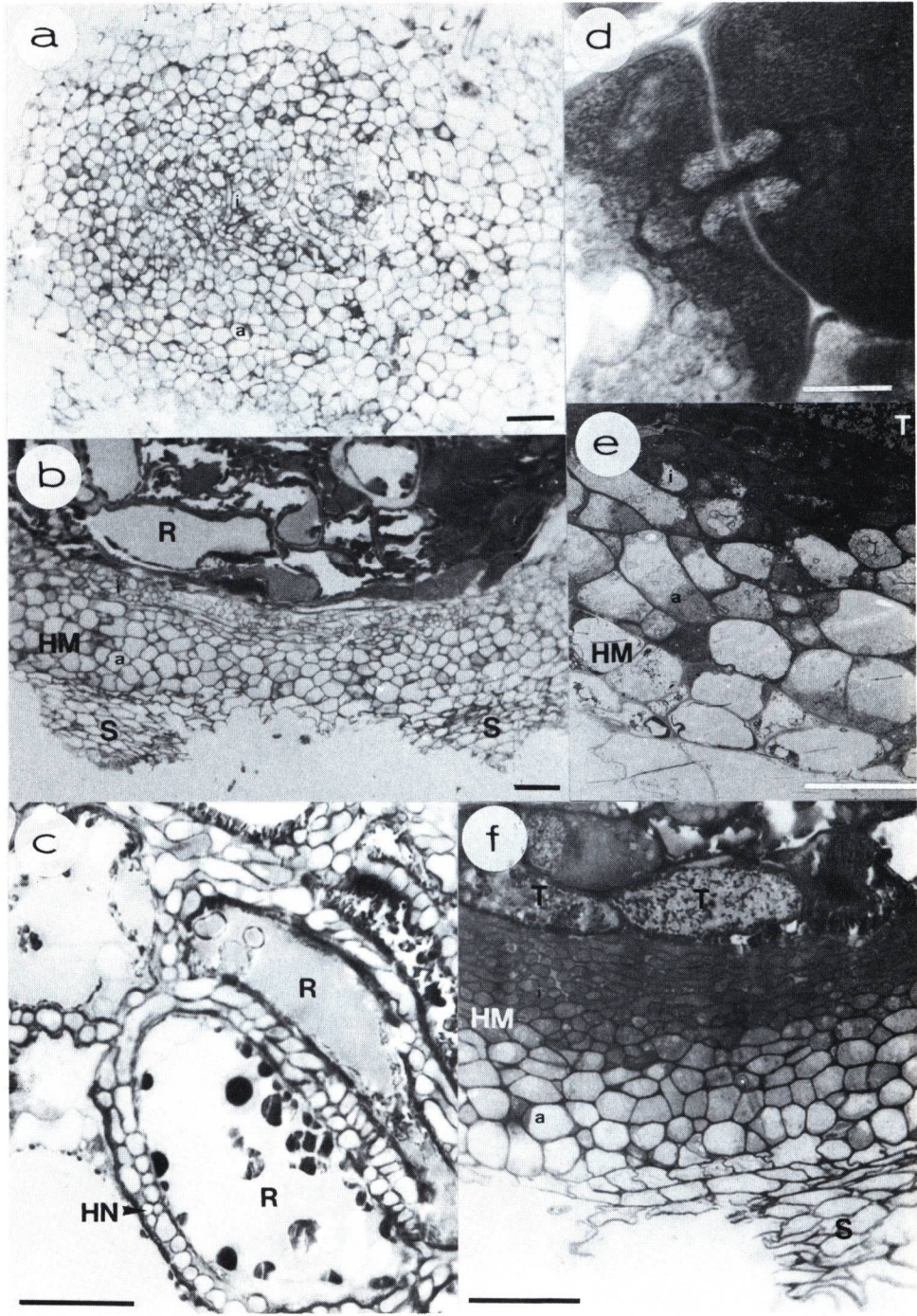


Abb. 3

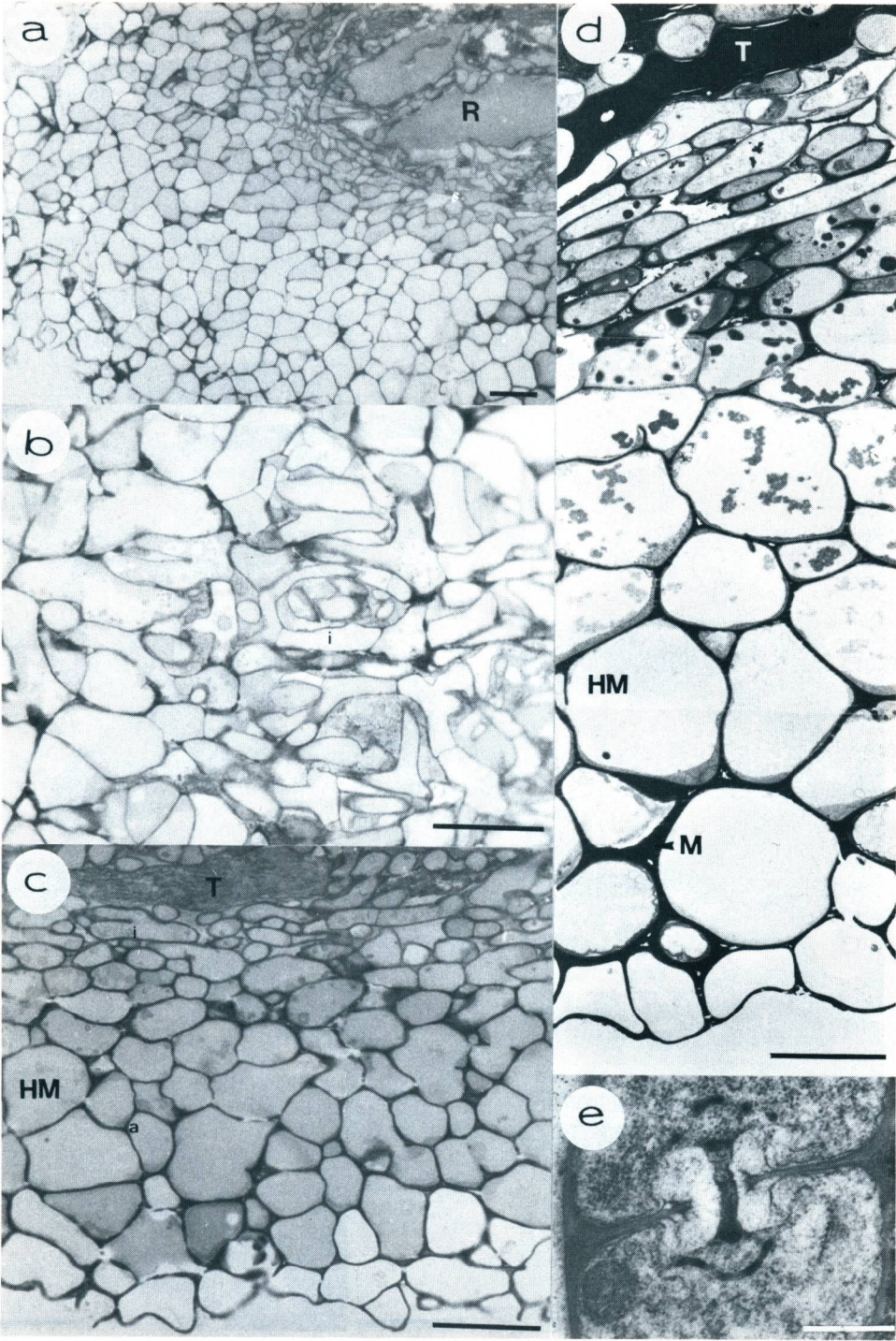


Abb. 4

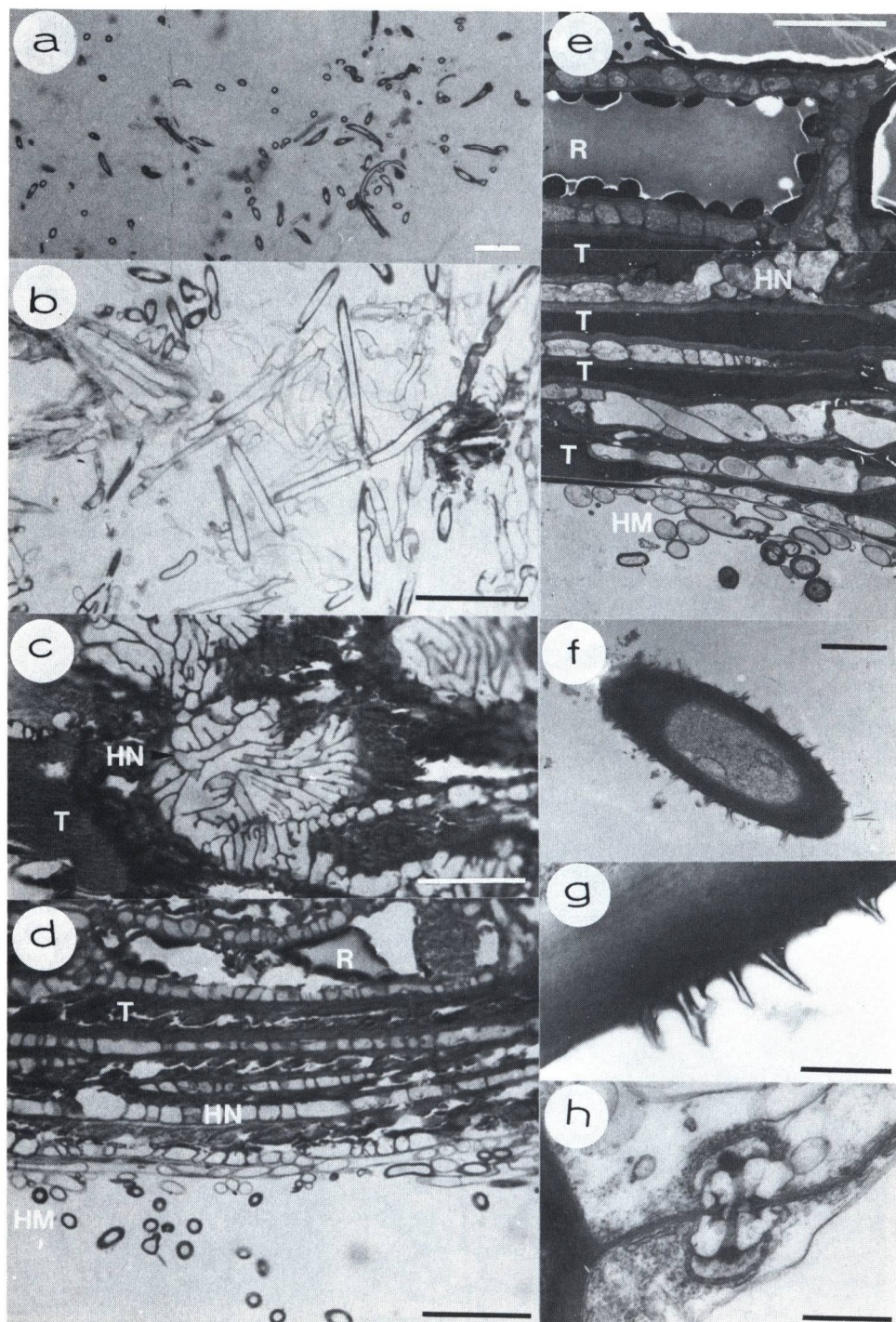


Abb. 5

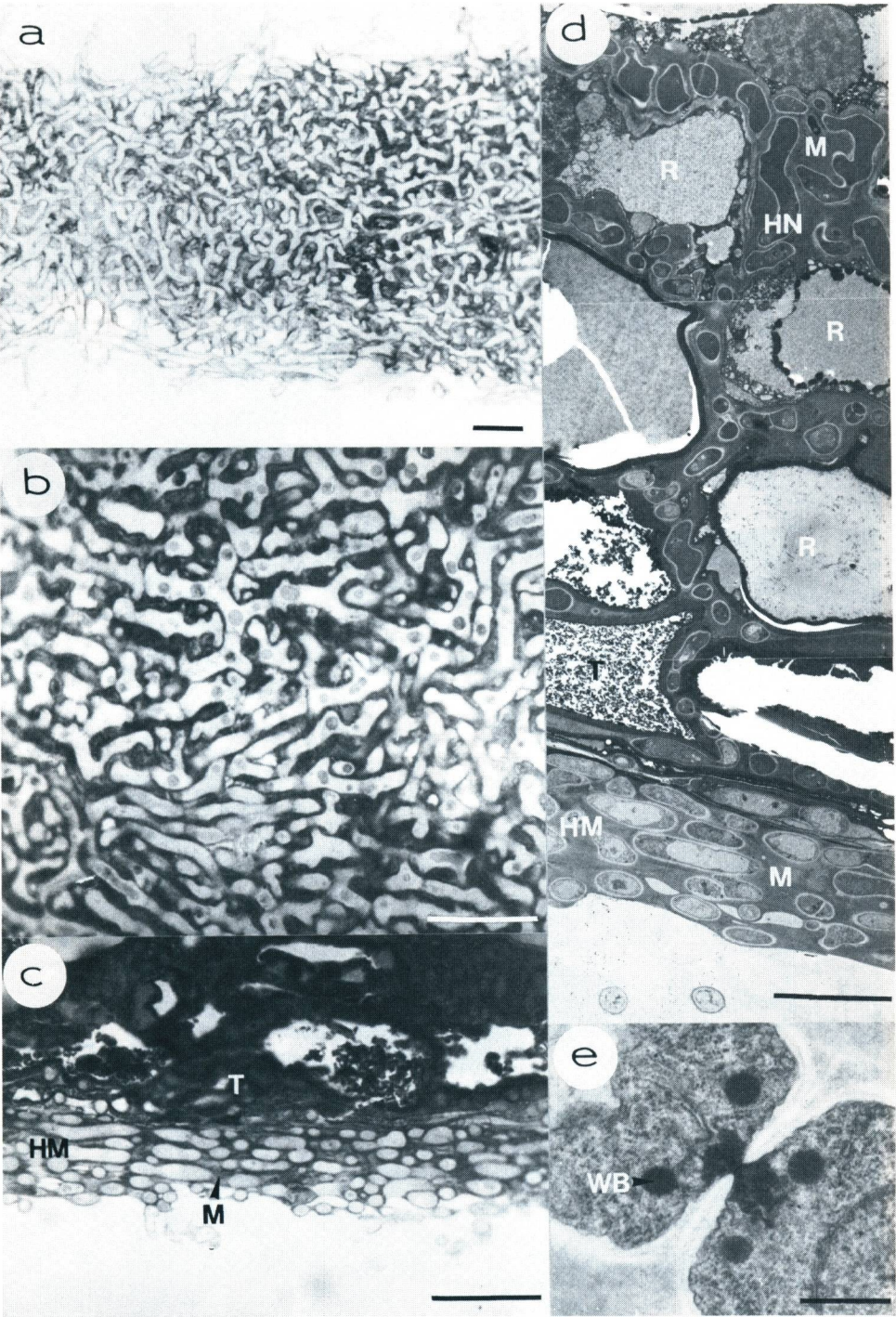


Abb. 6

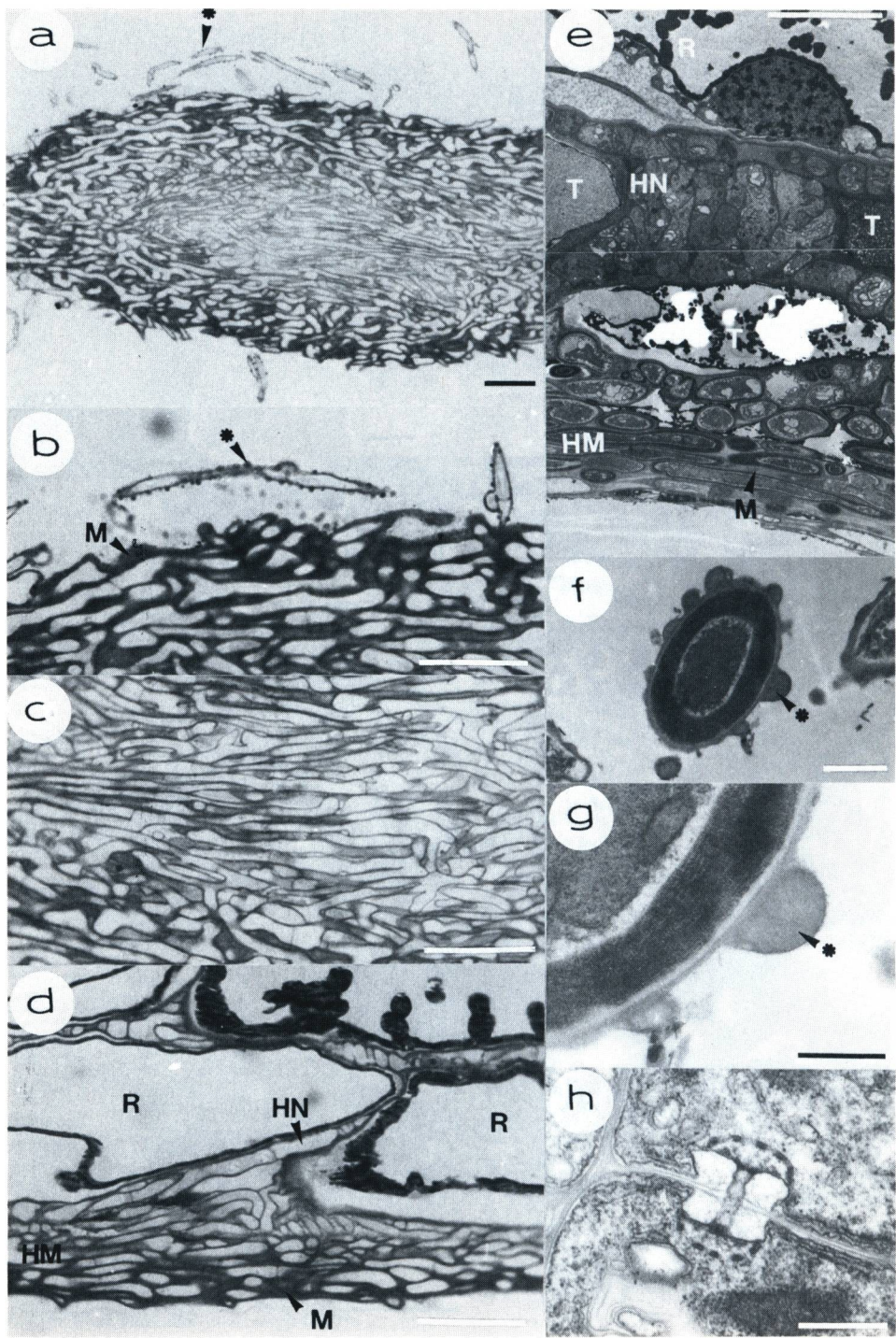


Abb. 7

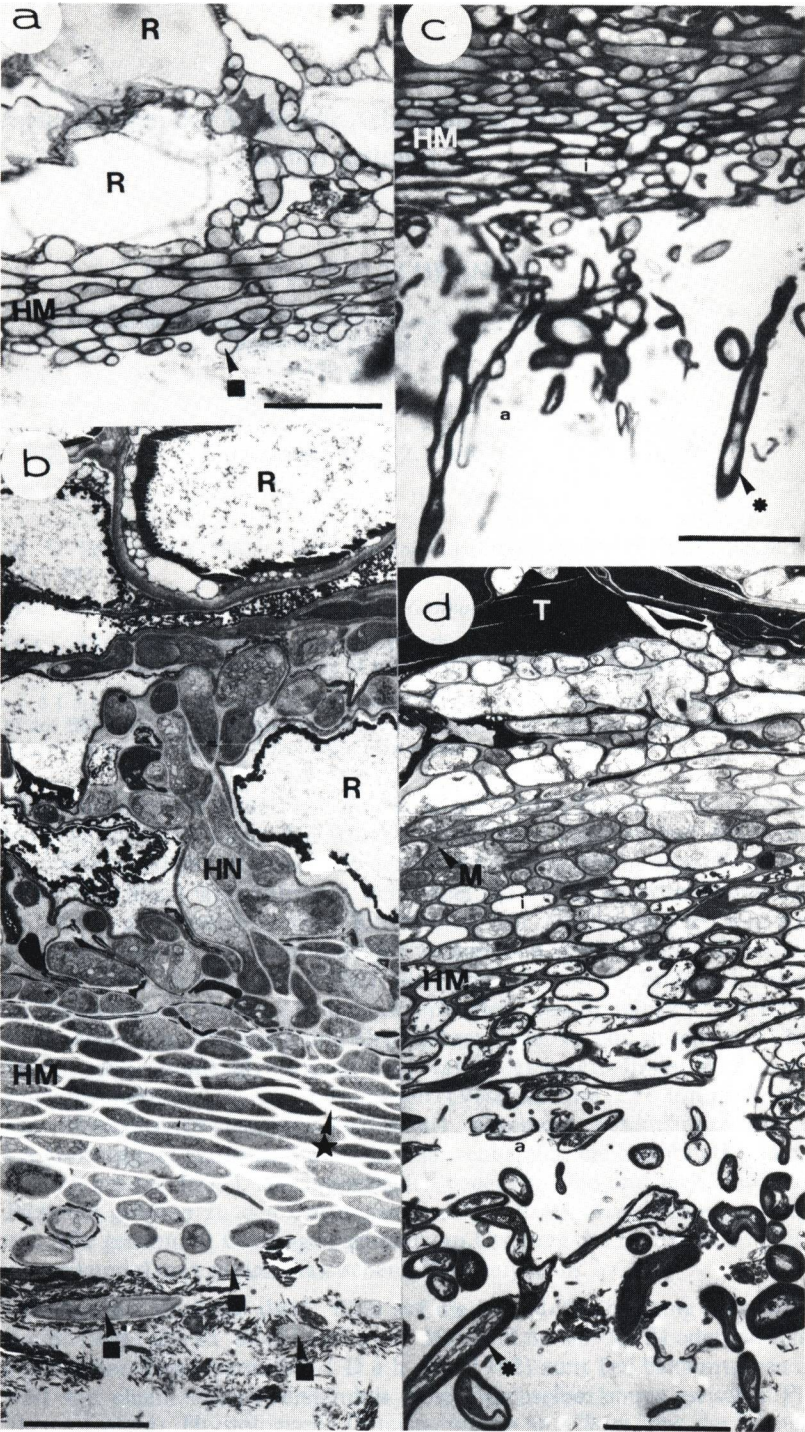


Abb. 8



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 Heftreihe 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. Freigebiger 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): Haug I, Kottke Ingrid, Oberwinkler Franz

Artikel/Article: [Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchung von Mykorrhizen der Fichte \(Picea abies L. \(Karst.\)\) in Vertikalprofilen 373-391](#)