

TÜBINGER GEOGRAPHISCHE STUDIEN	H. 116	1996	S. 185-200	Tübingen
FÖRSTER H. & PFEFFER K.-H. (HRSG.) - INTERNATIONALES ZENTRUM				
INTERAKTION VON ÖKOLOGIE UND UMWELT MIT ÖKONOMIE UND RAUMPLANUNG				

**PILZ-BAUMWURZELSYMBIOSEN ALS ÖKOLOGISCHER  
FAKTOR IN MITTELEUROPÄISCHEN WÄLDERN**

BEDEUTUNG UND NUTZUNG DER EKTOMYKORRHIZA  
INSBESONDERE BEI STEIGENDER STICKSTOFFBELASTUNG

von

SUSANNE BECKMANN, INGRID KOTTKE, FRANZ OBERWINKLER, TÜBINGEN

mit

3 Abbildungen

## 1. Einleitung

Die stetig steigenden Einträge von Stickstoffverbindungen aus Landwirtschaft und Verkehr bedeuten insbesondere für nährstoffarme Standorte eine nicht zu unterschätzende Belastung. In der Waldschadensforschung wurde der Wurzelraum bislang zumeist als Black Box bilanziert. Um jedoch ein Verständnis der biologischen Interaktionen zu entwickeln, ist es notwendig, sich mit den Organismen im Bodenraum, insbesondere mit Bakterien (wie WÖLFLSCHNEIDER 1994) und zersetzenden und symbiontischen Pilzen, zu befassen. Möglicherweise kommt hier den Mykorrhizapilzen eine besondere Rolle zu, da sie die Nährstoffaufnahme der Bäume aus dem Boden vermitteln. Eine nicht nur die Nährstoffaufnahme fördernde sondern regulierende Funktion der Baumwurzelsymbiosen unserer Wälder wird diskutiert.

## 2. Struktur der Ektomykorrhiza

Mykorrhiza, ein schon 1885 von FRANK geprägter Begriff, bedeutet Pilz-Wurzel. Es handelt sich dabei um eine Symbiose von Pilzen mit Wurzeln höherer Pflanzen. Die Ektomykorrhiza tritt bei Bäumen und Sträuchern insbesondere der Pinaceen (Kieferngewächse einschließlich Tannen und Fichten) und Fagales (Birken, Buchen, Eichen) vor allem in borealen und gemäßigten Breiten auf. Die beteiligten Pilze sind Ständerpilze, Basidiomyceten, wie Steinpilz, Fliegenpilz etc. und Schlauchpilze, Ascomyceten, wie z.B. Trüffel.

An den Langwurzeln der heimischen Kiefern- und Buchengewächse bilden sich seitlich Kurzurzeln von begrenzter Lebensdauer, die zu Mykorrhizen werden. Fast das gesamte Feinstwurzelsystem ist unter natürlichen Bedingungen mykorrhiziert. Diese Spitzen sind mehr oder weniger keulig angeschwollen (Abbildung 1) und haben im Gegensatz zu unmykorrhizierten Wurzelspitzen keine Wurzelhaare. Die Pilzfäden, Hyphen, wachsen nicht in die Zellen der Wurzel hinein. Sie umgeben die Wurzel mit einem oft hochkomplexen Hyphenmantel. Nach innen dringen die Hyphen radiär zwischen den Rindenzellen der Wurzel vor, wobei sie lappen- und fingerförmige Gebilde formen, die die innere Kontakt-Oberfläche zwischen Pilz und Pflanze vergrößern (BLASIUS ET AL. 1986). Dadurch daß die Hyphen die Rindenzellen umgeben, entsteht im Längs- oder Querschnitt ein netzförmiges Bild (Hartigches Netz, Abbildung 2).

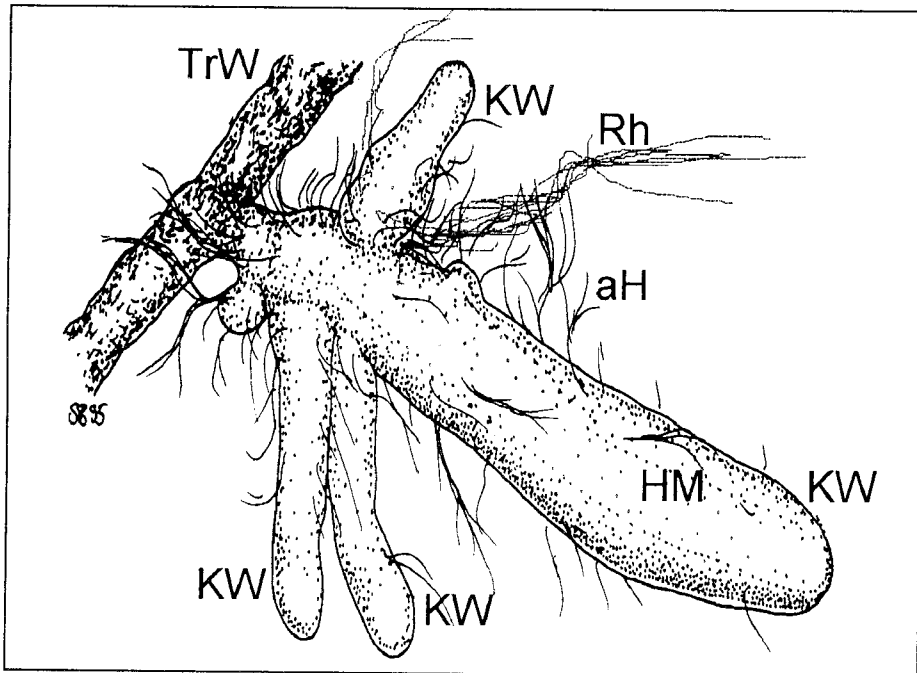


Abb. 1: Habitusbild einer mykorrhizierten Wurzel; TrW: Trägerwurzel = Langwurzel, KW: Kurzwurzel, HM: Hyphenmantel, aH: abgehende Hyphen, Rh: Rhizomorphe

Hyphenfrei sind die Endodermis der Wurzel, die die Stoffaufnahme in die Leitgewebe kontrolliert, und das Meristem als das aktive Teilungszentrum der Wurzelspitze. Oft strahlen abgehende Hyphen und Rhizomorphen in den umgebenden Bodenraum ab und verbessern durch eine stark vergrößerte Oberfläche die Erschließung des Wurzelraumes.

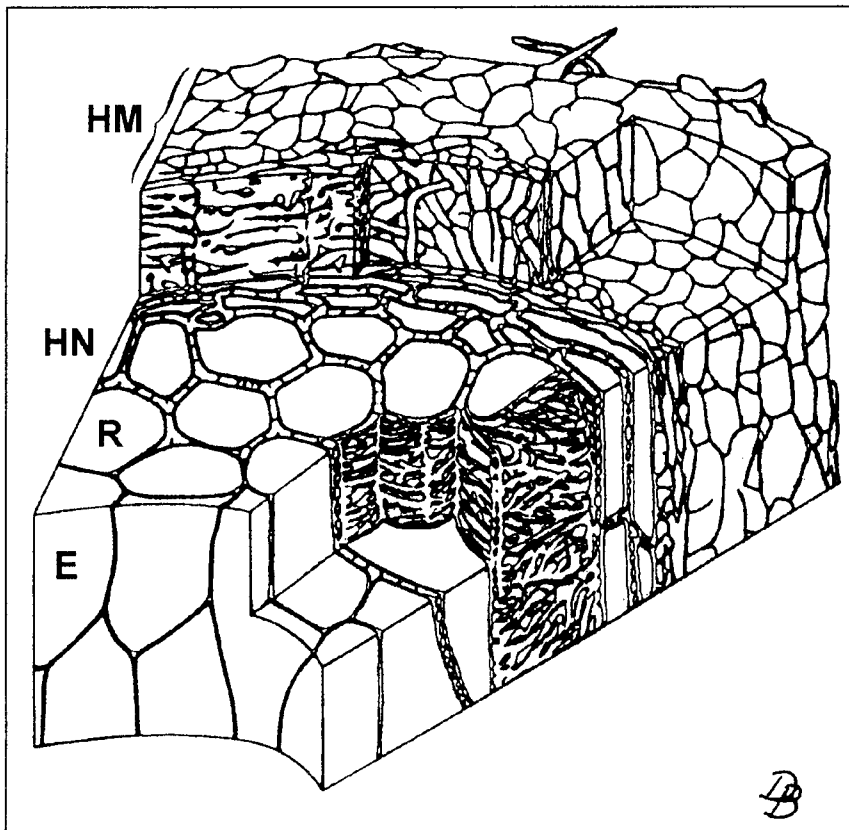


Abb. 2: Blockdiagramm einer Ektomykorrhiza, BLASIUS ET AL. 1986; HM: Hyphenmantel des Pilzes, HN: Hartigsches Netz, E: Endodermis, R: Rindenzellen der Wurzel

### 3. Funktion der Ektomykorrhiza für die Interaktion Pilz-Baum

Durch die feinfädige Beschaffenheit der Pilzhyphen vergrößern Mykorrhizen sehr effektiv die Wurzeloberfläche (READ 1986), sie können noch in kleine Porenräume bis  $2\ \mu\text{m}$  vordringen und dort Wasser und Nährsalze aufnehmen. Die Pilzpartner können durch Enzyme, die sie nach außen ausscheiden, Nährelemente wie Kalium (RYGIEWICZ und BLEDSOE 1984), Phosphor (HARLEY und SMITH 1983, u.a.) und Stickstoff erschließen. Viele Mykorrhizapilze können auch organisch gebundenen Stickstoff nutzen, zu dem die Pflanze selbst keinen Zugang hat (ABUZINA-DAH und READ 1986). So kommt Ektomykorrhizen in den borealen Laub- und Nadelwäldern, wo die N-Verfügbarkeit oft der wachstumsbegrenzende Faktor ist, vor allem die Rolle zu, die N-Versorgung der Bäume zu gewährleisten (BÅÅTH u. SÖDERSTRÖM 1979). Zusätzlich sind Mykorrhizapilze in der Lage, Schwermetalle wie Zink, Nickel, Kupfer und Cadmium sowie Aluminium zu akkumulieren (TURNAU et al. 1993). Ob sie dadurch einem Spurenelementmangel nicht nur des Pilzes sondern auch des Baumes vorbeugen können, ist nicht belegt. Möglicherweise können sie toxische Effekte dieser Elemente mindern oder verhindern (HOLOPAINEN et al. 1992). Bekanntlich sind Pilze in der Lage, zahlreiche hochwirksame Sekundärstoffe zu synthetisieren (Penizilline, Phalloidine). So konnte für Mykorrhizapilze auch eine antibiotische und antipathogene Wirkung nachgewiesen werden (MARX 1972, TSANTRIZOS ET AL. 1991). Vitale Hyphenmäntel werden in der Regel nur oberflächlich von Bodenpilzen und Bakterien besiedelt (QIAN ET AL. 1996). Eine systemische, also den allgemeinen Gesundheitszustand und Ernährungsstatus betreffende, und daher indirekte Steigerung der Pathogenresistenz wurde wiederholt nachgewiesen (CHAKRAVARTY und UNESTAM 1987, HERRMANN ET AL. 1992, KOTTKE und HÖNIG 1996). Die chitinhaltigen Zellwände der Hyphenmäntel, sowie Metacutin- und Tannin-Barrieren in der Wurzel bieten mechanischen Widerstand und Schutz vor Austrocknung.

Die Mykorrhiza dient also in erster Linie der Verbesserung der Wasser- und Nährstoffversorgung, der Milderung zahlreicher abiotischer und biotischer Streßfaktoren sowie der Pathogenabwehr des Baumes.

Vom Baum erhält der Mykorrhizapilz seinerseits Kohlenhydrate, die die Energieversorgung des heterotrophen Pilzpartners sicherstellen (FINLAY und READ 1986). Viele Mykorrhiza-Pilzarten sind so stark auf ihren Baumpartner angewiesen, daß sie ohne ihn nicht lebensfähig sind. Sie sind obligate Symbionten.

### 4. Anwendung der Ektomykorrhiza in der Forstpraxis

Als Mittler zwischen Boden und Baum kommt der Mykorrhiza in unseren Wäldern eine hervorragende Rolle zu (KOTTKE 1995). Anhand von Beobachtungen an Mykorrhizen lassen sich Aussagen über die Wachstumsbedingungen der Bäume an

einem Standort machen (QIAN ET AL. 1993, QIAN ET AL. 1996).

Bereits erprobt und in Frankreich, in den USA und Schweden in größerem Maßstab forsttechnisch angewandt, ist die Inokulation, Beimpfung, von Keimlingen von Douglasie, Sitkafichte, Eiche, Buche und Eucalyptus (GARBAYE und PERRIN 1986) zur Aufforstung von Problemstandorten wie Deponien, ehemaligen Ackerflächen (HERRMANN ET AL. 1992), Sturmwurf- und anderen Waldschadensflächen.

Bei Versuchen unserer Arbeitsgruppe zeigten in Foliengewächshäusern vorgezogene Buchen- und Eichenkeimlinge nach Inokulation mit *Paxillus involutus* ein gedüngten Pflanzen gegenüber ebenbürtiges Wachstum bei deutlich verbessertem Gesundheitszustand, starker Pathogenresistenz und deutlich vermindertem Pflanzschock. Entscheidend ist insbesondere die große Konkurrenzkraft der jungen Bäume gegenüber Gräsern (*Calamagrostis epigejos*, HERRMANN ET AL. 1992, HÖNIG Diss. 1995, KOTTKE und HÖNIG 1996). Dies ist von besonderer Bedeutung, da infolge der verbreiteten Stickstoff-Eutrophierung Vergrasung auftritt, die durch Wurzelkonkurrenz heute eines der größten Probleme der Forstwirtschaft bei der Naturverjüngung darstellt. Durch Anwendung von Mykorrhizapilzen zur Vormykorrhizierung von Keimlingen könnten in der Forstpraxis wesentlich geringere Ausfälle erreicht und erhebliche Mengen an Pestiziden und Dünger eingespart werden.

## 5. Rolle der Ektomykorrhizen bei einer erhöhten N-Belastung von Waldstandorten

### 5.1. Die aktuelle Stickstoffbelastung

Hauptverursacher der erhöhten N- Einträge sind die Landwirtschaft (ISERMANN und ISERMANN 1995) und der Verkehr. Die aktuellen N-Gesamt-Einträge in der Bundesrepublik werden mit durchschnittlich 20-70 kg/(ha a) (UBA, 1995) angegeben. Hinzu kommt ein Netto-Zugewinn von 50-100 kg N/(ha a) durch mikrobielle Nitrifikation (MATZNER ET AL. 1995, 30-100 kg N/(ha a) nach KREUTZER 1992). Dagegen beträgt der Nutzungsentzug heutzutage nur noch 2-8 kg/(ha a) durch die Extensivierung der Bewirtschaftung unserer einheimischen Wälder (KREUTZER 1992), insbesondere durch Einstellung der Streunutzung - im Vergleich zu 10-30 kg/(ha a) im vorigen Jahrhundert. So überwiegen bei dem Element Stickstoff seit den 60er Jahren in Mitteleuropa die Einträge weiträumig die Austräge. Dadurch kommt es zu einer großflächigen Überdüngung, die vor allem Biotope mit begrenzter Nährstoffverfügbarkeit in ihrer charakteristischen Artenzusammensetzung verändert oder gefährdet, wie Moore, Heiden und karge Waldtypen wie den Flechten-Kiefernwald oder den Hagermoos-Kiefernforst (HOFMANN 1995) im nordost-deutschen Tiefland. Als critical loads, unterhalb derer langfristig keine nachteiligen Folgen zu erwarten sind, wurden für Waldökosysteme

10-15 kg N/(ha a) ermittelt (UBA 1995). Dieser Wert wird in Deutschland weitläufig überschritten (ULRICH 1995). Ökologisch entscheidend ist daher nicht allein die momentan aktuelle Schädigung durch dieses Ungleichgewicht. Vielmehr sind die langfristigen Folgen einer ungebremsten Weiterentwicklung dieser Tendenz von erheblicher Bedeutung.

## 5.2. Bedeutung der N-Einträge für das Waldökosystem

Der Einfluß atmosphärischer N-Einträge wurde neben direkten Beobachtungen in Belastungsgebieten vielfach modellhaft durch experimentelle Düngungsversuche in Labor, Gewächshaus und Freiland untersucht.

Zunächst wirkt Ammonium- oder Nitrat-Stickstoff im Wald als Dünger, da der pflanzenverfügbare Stickstoff dort zumeist im Minimum vorliegt. Die Stoffwechselaktivität und der Ertrag der Bäume und Pilze wird gesteigert. Wenn eine kritische Dosis überschritten wird (ihre Höhe ist artspezifisch und umweltabhängig) treten jedoch zunehmend nachteilige Folgen auf, die durch Imbalancen im Nährstoffhaushalt und Organismengefüge verursacht werden (JOCHHEIM ET AL. 1995).

Um den Einfluß vermehrten N-Eintrages auf Waldökosysteme genauer zu untersuchen, wurde im Rahmen des ARINUS-Projektes (ARINUS = Auswirkungen von Restabilisierungsmaßnahmen und Immissionen auf den N- und S-Haushalt der Öko- und Hydrosphäre von Schwarzwaldstandorten) von der Arbeitsgruppe ZÖTTL/FEGER (Freiburg) ein Düngeexperiment auf zwei nach Bodenstruktur, Wasserhaushalt und Nährstoffversorgung der Bäume deutlich unterschiedlichen Standorten im

Schwarzwald durchgeführt (Schluchsee und Villingen). Es wurden experimentell Kalkungen, Ammonium- und Magnesium-Düngungen durchgeführt (ZÖTTL ET AL. 1987). Die experimentelle Ammoniumsulfat-Düngung im Juni 1988 von 150 kg N/ha wurde zweimal wiederholt (Juni 1991, Mai 1994).

Auf den Flächen des ARINUS-Projektes wurden zahlreiche Untersuchungen durchgeführt: Arbeitsgruppe ZÖTTL/FEGER (Freiburg): Nährstoffbilanzierung und -dynamik in Boden und Wasserhaushalt; Arbeitsgruppe RENNENBERG (Garmisch-Partenkirchen): Stickstoffphysiologie der Bäume; Arbeitsgruppe KOTTKE, Tübingen: Haug: Bestandsaufnahme der Mykorrhizotypen, PRITSCH: Nährelementgehalte Mykorrhizotypen; FREUND (Arbeitsgruppe FINK, Freiburg / WINKELMANN, Tübingen): Assoziation von Mykorrhizen mit Bakterien. Einige der Ergebnisse sollen hier vorgestellt werden.

### 5.3. Einflüsse des N-Eintrages auf den Baum

Bäume können Stickstoff über die Mykorrhiza in Form von  $\text{NH}_4^+$  und  $\text{NO}_3^-$  aber auch als Aminosäuren aufnehmen. Eine noch zuträgliche N-Düngergabe fördert zunächst das Wachstum der Bäume, wobei das des Sprosses stärker gefördert wird als das der Wurzel (KOTTKE 1995). Teilweise wurde auf den ARINUS-Flächen nach der Düngung eine vermehrte Feinwurzelmasse beobachtet (RASPE 1992), durch die verstärkte Förderung des Langwurzelwachstums entsteht aber eine verminderte Verzweigungsdichte der Wurzeln (BJÖRKMAN 1942, HAUG ET AL. 1992). Der Stickstoffgehalt von Nadeln, Stamm und Wurzeln nimmt zu (KOTTKE 1995). Die vermehrte Verarbeitung der N-Verbindungen im Stoffwechsel der Pflanze (Assimilation) führt zunächst durch eine Förderung der Photosynthese zu einer allgemeinen Erhöhung der Stoffwechselaktivität.

Wird nun die förderliche Dosis überschritten, treten zunehmend Imbalancen auf. Durch eine Anhäufung von Aminosäuren durch die Assimilation kann die Attraktivität des Baumes für Schädlinge wie z.B. Läuse (Aphiden) erhöht werden (KREUTZER 1992).

Ob nun  $\text{NH}_4^+$  über die Atmosphäre oder über den Boden aufgenommen wurde, die Assimilation von Ammonium, führt zu Protonenabgabe oder Anionen-Aufnahme an der Wurzel. Dies und auch die verstärkte Nitrifizierung (Bildung von  $\text{NO}_3^-$  aus  $\text{NH}_4^+$ ) durch Mikroorganismen im Boden führt zu einer Bodenversauerung. Die Auswaschung von Nährsalzen aus dem Boden und der Pflanze ("leaching") wird gefördert und kann durch Kalium-, Calcium-, Magnesium-, sowie Bor- und Kupfer-Verluste zu einem akuten Nährstoff-, d.h. vor allem Basenmangel, führen. Wachstumsdepressionen und hauptsächlich durch Mg-Mangel verursachte "Montane Vergilbung" (ZECH und POPP 1985, KREUTZER ET AL. 1989) können die Folge sein. Insgesamt kann es, abhängig von einer Reihe ökologischer Faktoren wie Klima, Pufferkapazität der Böden, Nährstoffverfügbarkeit, Basennachlieferung des Gesteins, Mikrobielle Aktivität des Bodens etc. zu Wuchshemmungen (TAMM 1991) bis hin zu starken Verlichtungen kommen (HOFMANN ET AL. 1990). Die durch die Verlichtung geförderte Vergrasung wiederum ist durch Wurzelkonkurrenz mit den Baumkeimlingen ein entscheidendes Hindernis der Naturverjüngung in Wäldern.

### 5.4. Einfluß des N-Eintrages auf die Mykorrhiza

Nach Beobachtungen von HAUG ET AL. (1992) auf den ARINUS-Flächen führt eine Stickstoff-Gabe abhängig von Boden- und Standortfaktoren zunächst zu einer Erhöhung der relativen Mykorrhiza-Häufigkeit (Anzahl der Spitzen pro 100 mg Wurzeltrockengewicht). Die Mykorrhizadichte im Bodenvolumen kann dagegen deutlich verringert sein (WÖLLMER Diss. 1995, ARINUS). Auch eine Verlängerung

der Lebensdauer der einzelnen Spitzen wurde beschrieben (ALEXANDER UND FAIRLEY 1983).

Nach Überschreiten der kritischen N-Dosis, die standortabhängig ist, nimmt der Mykorrhizierungsgrad oft drastisch ab (ALEXANDER UND FAIRLEY 1983, BOXMAN ET AL. 1991, KOTTKE und HÖNIG 1996). Die Ursachen hierfür sind noch nicht vollständig geklärt. Eine Verringerung der Mykorrhizaspitzen-Anzahl bedeutet jedoch eine allgemeine Schwächung des Wurzelsystems, die sich in Dürreperioden besonders stark auswirkt. Außerdem kann ein verstärkter Verbrauch von Kohlenhydraten für die Assimilation von N-Verbindungen in den Blättern zur Folge haben, daß weniger Kohlenhydrate für das Wachstum von Wurzeln und Mykorrhizen zur Verfügung gestellt werden können (GIVAN 1979). Wurzelwachstum und Wurzelverzweigung würden dadurch verringert. Hinweise hierfür finden sich in Untersuchungen von belasteten Standorten in Nordost-Deutschland (WEBER ET AL. 1992, MÜNZENBERGER mündl. Mitteilung). Ein anderer wesentlicher Aspekt einer N-Überdüngung ist eine mögliche Verschiebung im Artenspektrum der Mykorrhiza-Pilze, die mit einer Artenverarmung verbunden sein kann. Arten mit einer breiten ökologischen Amplitude (wie *Tylospora fibrillosa* auf den ARINUS-Flächen, HAUG ET AL. 1992) werden dabei offenbar stärker gefördert, spezialisierte Arten wie z.B. Cortinarius-Mykorrhizen gehen zurück (KUYPER 1989, TERMORS-HUIZEN und SCHAFFERS 1987, HAUG ET AL. 1992). Dieser Effekt ist vergleichbar mit der Ruderalisierung bei höheren Pflanzen durch Eutrophierung (HOFMANN ET AL. 1990).

### 5.5. Einfluß der Ektomykorrhiza auf die Stickstoffwirkung

Durch die hohe absorptive Potenz und Säuretoleranz der Pilzpartner kann die Mykorrhiza bei geringeren N-Einträgen Mangel an anderen Nährstoffen im Baum hinauszögern (READ 1991). Die durch die Düngewirkung verstärkte Pathogen-(Krankheits-)Anfälligkeit wird durch Mykorrhizierung nachweislich verringert (HERRMANN ET AL. 1992). Der aufgrund von Kulturversuchen postulierte toxische Effekt von Aluminium auf die Wurzeln wird im Freiland nicht beobachtet (RASPE 1992), offensichtlich wird er durch die Mykorrhizen stark vermindert (KOTTKE 1995, ULRICH 1995, JOCHHEIM ET AL. 1995).

Eigene Untersuchungen geben Hinweise dafür, daß Stickstoff zu einem bedeutenden Anteil in den Hyphenmänteln der Mykorrhizen organisch gebunden und somit dem Nährstoffkreislauf temporär entzogen werden kann (BECKMANN UND KOTTKE 1994).

Hinweise für eine N-Akkumulation in den Hyphenmänteln der Mykorrhizen geben folgende Ergebnisse unterschiedlicher Autoren:

- Die höchsten N-Gehalte der verschiedenen Wurzeldurchmesserklassen bei



Fichte wies RASPE 1992 im Freiland in allen Bodenhorizonten in der Feinwurzelfraktion (< 2 mm) nach. Auf der ARINUS-Fläche Schluchsee beispielsweise erreichten sie einen Gesamtwert von 37,18 kg N/ha gegenüber 8,01 kg N/ha in den Mittelwurzeln (5-10 mm).

- Nach einer experimentellen Ammoniumsulfat-Düngung konnte HAUG ET AL. 1992 eine vorübergehende Erhöhung des N-Gehaltes in den Feinstwurzeln (< 1 mm) von Fichten (ebenfalls ARINUS-Projekt) nachweisen.
- Anhand von Mykorrhiza-Kulturrexperimenten mit Kiefer (*Pinus sylvestris*, FINLAY ET AL. 1988) und Buche (*Fagus sylvatica*, FINLAY ET AL. 1989) konnten FINLAY und Mitarbeiter feststellen, daß bei  $^{15}\text{N}$ -Düngung mit Ammonium- oder Nitrat-Stickstoff der weitaus größte Teil des aufgenommenen  $^{15}\text{N}$  in Aminosäuren und Proteinen in den Mykorrhizen nachgewiesen werden konnte, gegenüber erheblich geringeren Anteilen in allen anderen Organen der Bäumchen.
- KOTTKE ET AL. (1995) gelang es erstmals stickstoffhaltige Granula in den Vakuolen der Hyphenmäntel der Pilzpartner nachzuweisen. Dies war möglich durch die Anwendung der Elektronen-Energie-Verlust-Spektroskopie EELS mit Hilfe des Transmissionselektronenmikroskops EM 902 Zeiss (KOTTKE 1994). Verwendet wurden Topfkulturen von *Pinus sylvestris* (Kiefer) inokuliert mit dem Ascomyceten *Cenococcum geophilum*. Durch Erhöhung der  $\text{NH}_4^+$ -Gabe konnte sowohl die Anzahl als auch der Stickstoffgehalt der Granula deutlich gesteigert werden.

Daher wurde die Hypothese aufgestellt, daß die Mykorrhizen nicht nur für die N-Versorgung der Fichten von Bedeutung sind, sondern durch temporäre Deposition von Stickstoffverbindungen eine regulatorische Pufferfunktion übernehmen können, indem sie Stickstoff durch Akkumulation in Polyphosphaten oder/und Proteinbodies in den Vakuolen ihrer Hyphenmäntel immobilisieren, vermutlich überwiegend in Form von Aminosäuren wie Glutamin, Asparagin und Arginin. Dies für das Freiland zu prüfen und die Rolle unterschiedlicher Mykorrhizapilztypen unter dem Einfluß unterschiedlicher Standortfaktoren abzuschätzen, ist Ziel von zur Zeit laufenden Untersuchungen.

So wurden von den Ammoniumsulfatdüngungsflächen und Kontrollflächen der Standorte Schluchsee und Villingen des ARINUS-Projektes im Schwarzwald wiederholt Mykorrhizaprobe untersucht. Die Probenahme der mykorrhizierten Wurzeln erfolgte mit Bohrstöcken bis in 20 cm Tiefe und zwar einmal vor, sowie zweimal nach der Düngung im Sommer 1994 (I: September 1993, II: Juni 1994, III: September 1994). Die Mykorrhizen wurden nach Bodenhorizonten getrennt (OI + Of, Oh, Ah und B) erfaßt und nach Präparation lichtmikroskopisch (quantitative Auszählung der Granula pro  $\text{mm}^2$  Hyphenmantelfläche) und elektronenmikroskopisch auf stickstoffhaltige Granula untersucht. Die vakuolären Granula enthielten Stickstoff, wie stichprobenartig mit Hilfe der Elektronen-

Energie-Verlust-Spektroskopie (EELS) am Transmissionselektronenmikroskop (TEM 902, Zeiss) an mehreren Typen festgestellt wurde (BECKMANN UND KOTTKE 1994). Es wurden zwei verschiedene Typen von Granula beobachtet, N-reiche, P-arme, große helle Granula mit unregelmäßigem Rand, möglicherweise identisch mit "Proteinbodies" und N-arme, P-reiche, kleine dunkle mit glattem Rand, vermutlich "Polyphosphatgranula" (ASHFORD ET AL. 1986, ORLOVICH ET AL. 1989). Alle acht eingehend untersuchten Mykorrhizatypen waren in der Lage, N-haltige Granula zu bilden (BECKMANN UND KOTTKE 1995).

Die Reaktion auf die Düngegabe in Form einer Akkumulation war in Stetigkeit, Zeitpunkt und Menge typenspezifisch. Die statistische Auswertung dieses Experiments ist noch nicht abgeschlossen, jedoch lassen sich nach den bisherigen Tendenzen typenspezifische und standortspezifische Unterschiede in der Akkumulationskapazität der verschiedenen Mykorrhizatypen erwarten. Diese Eigenschaften der Pilzpartner könnten möglicherweise durch Auswahl besonders stark akkumulierender Mykorrhizapilze in der Praxis Anwendung finden. Mit ihnen könnten junge Bäume für die Bepflanzung von stark mit Stickstoff belasteten Standorten beimpft werden. Auch könnte die Akkumulation von stickstoffhaltigen Grana evtl. als Bioindikator eingesetzt werden.

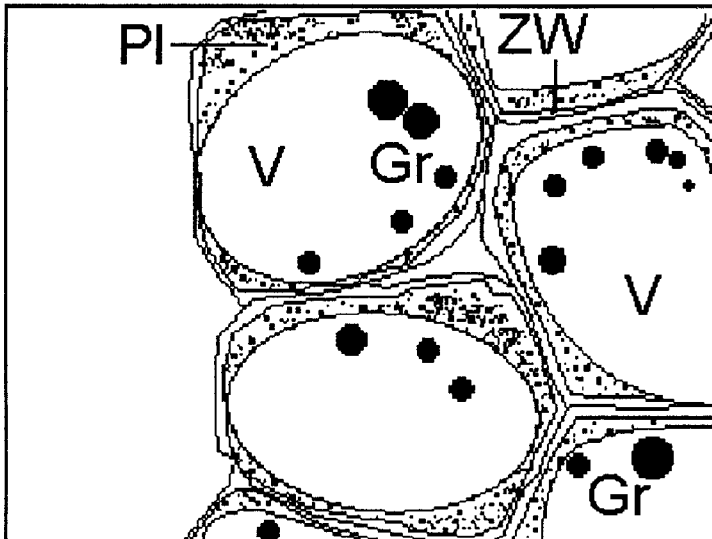


Abb. 3: Halbschematische Darstellung (S.B.) Granuläre stickstoffhaltige Ablagerungen im Hyphenmantel von Mykorrhizen, V: Vakuole, Pl: Cytoplasma, ZW: Zellwand, Gr: Granulum

## 6. Zusammenfassung

Die weiträumigen Einträge von Stickstoff aus Landwirtschaft und Verkehr stellen eine problematische Tatsache dar. Die langfristigen Folgen für unsere Wälder sind noch nicht abzuschätzen.

Da unsere einheimischen Baumarten mit dem Boden fast ausschließlich über symbiotische Pilze in Kontakt treten, sind diese Mykorrhizapilze für die Regulation der Aufnahme von Nährstoffen von entscheidender Bedeutung. Spezifische Strukturen intensivieren durch eine enorme Oberflächenvergrößerung den Kontakt Baum-Pilz (Hartigisches Netz) und Baum-Boden (abgehende Hyphen, Rhizomorphen). Dadurch wird die Nährstoff- und Wasserversorgung des Baumes verbessert. Mykorrhizen bieten aber auch einen verstärkten Schutz vor physikalischem Streß und vor Pathogenen.

Die Mykorrhiza scheint nicht nur für die N-Ernährung der Bäume von Bedeutung zu sein, sondern es wird auch eine regulatorische Funktion, möglicherweise eine Pufferfunktion für den Stickstoffhaushalt der Wälder diskutiert. Bei einer Überdüngung findet eine Akkumulation von granulären Ablagerungen in den Hyphen statt. Die beobachteten Granula in den Vakuolen konnten als stickstoffhaltig nachgewiesen werden. Es wurden zwei Typen von Polyphosphat- und/oder Proteinkörpern beobachtet. Alle untersuchten Mykorrhizatypen waren in der Lage, diese Granula zu bilden. Düngung vermehrte die Granula gegenüber der Kontrolle bei allen Typen, abhängig vom Nährstoffstatus des Standortes, jedoch in typenspezifischem unterschiedlichem Ausmaß. Der Nachweis der Stickstoffakkumulation war möglich durch die Anwendung der Elektronen-Energie-Verlust-Spektroskopie, EELS, am Transmissionselektronenmikroskop, TEM 902 Zeiss, der derzeit einzigen Methode, die bei einer so genauen Lokalisation einen quantitativen Nachweis von Stickstoff in den Zellen ermöglicht.

Eine Nutzung des akkumulierenden Effektes durch die Auswahl besonders wirkungsvoller Pilzpartner zur Beimpfung von Bäumchen bei der Anzucht für Standorte mit starker Stickstoffbelastung sollte erprobt werden.

## 7. Literatur

ABUZINADAH, R.A., READ, D.J. (1986): The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of peptides and proteins by ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.* 103, 481-493

ALEXANDER, I.J., FAIRLEY, R.I. (1983): Effects of N fertilization on populations of fine roots and mycorrhizas in spruce humus. *Plant Soil* 71, 49-53

- ASHFORD A.E., PETERSON R.L., DWARTE D., CHILVERS G.A. (1986): Polyphosphate granules in eucalypt mycorrhizas: determination by dispersive x-ray microanalysis. *Can. J. Bot.* 64, 677-687
- BÅÅTH E., SÖDERSTRÖM B. (1979): Fungal biomass and fungal immobilisation of plants nutrients in swedish coniferous forest soil. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 16, 477-489
- BECKMANN S., KOTTKE I. (1994): Stickstoffdeposition in Ektomykorrhizen der Fichte (*Picea abies* L. Karst.) auf gedüngten und auf gekalkten Standorten im Schwarzwald (ARINUS-Projekt). KfK-PEF 117, Kernforschungszentrum Karlsruhe, 101-110
- BECKMANN S., KOTTKE I. (1995): Stickstoffdeposition in Ektomykorrhizen der Fichte (*Picea abies* L. Karst.) auf  $\text{NH}_4^+$ -gedüngten Standorten im Schwarzwald (ARINUS-Projekt). FZKA-PEF, 130, Forschungszentrum Karlsruhe, 105-114
- BJÖRKMAN E (1942): Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei der Kiefer und Fichte. *Symb. Bot. Ups.* 6, 1-90
- BLASIUS D., FEIL W., KOTTKE I., OBERWINKLER F. (1986): Hartig net structure and formation in fully ensheated ectomycorrhizas. *Nord. J. Bot.* 6, 837-842
- BOXMAN A.W., KRABBENDAM H., BELLEMAKERS M.J., ROELFS G.M. (1991): Effects of ammonium and aluminium on the development and nutrition of *Pinus nigra* in hydroculture. *Environ. Pollution* 73, 119-136
- CHAKRAVARTY P, UNESTAM T. (1987): Mycorrhizal fungi prevent disease in stressed pine seedlings. *J Phytopathology*, 335-340
- FINLAY R.D., READ D.J. (1986): The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. II. The uptake and distribution of phosphorus by mycelial strands interconnecting host plants. *New Phytol.* 103, 157-165
- FINLAY R.D., EK H., ODHAM G., SÖDERSTRÖM B. (1988): Mycelial uptake, translocation and assimilation of nitrogen from  $^{15}\text{N}$ -labelled ammonium by *Pinus sylvestris* plants infected with four different ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.* 110, 59-66
- FINLAY R.D., EK H., ODHAM G., SÖDERSTRÖM B. (1989): Uptake, translocation and assimilation of nitrogen from  $^{15}\text{N}$ -labelled ammonium and nitrate sources by

intact ectomycorrhizal systems of *Fagus sylvatica* infected with *Paxillus involutus*. New Phytol. 113, 47-55

FRANK, B. (1885): Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 3, 128-145.

GARBAYE, J., PERRIN, R. (1986): L'inoculation ectomycorhizienne des plants sur tourbe fertilisée: résultats sur chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) avec quatres souches fongiques. Eur. J. For. Path. 16, 239-246

GIVAN C.V.(1979): Metabolic Detoxification of ammonia in tissues of higher Plants. Phytochemistry 18, 375-382

HARLEY J.L., SMITH S.E. (1983): Mycorrhizal Symbiosis. Academic Press, London, New York.

HAUG I., PRITSCH K., OBERWINKLER F. (1992): Der Einfluss von Düngung auf Feinwurzeln und Mykorrhizen im Kulturversuch und im Freiland. Forschungsbericht KfK-PEF 97 Kernforschungszentrum Karlsruhe

HERRMANN S., RITTER TH., KOTTKE I., OBERWINKLER F. (1992): Steigerung der Leistungsfähigkeit von Forstpflanzen (*Fagus sylvatica* L. und *Quercus robur* L.) durch kontrollierte Mykorrhizierung. Allg. Forst- u. J.-Ztg. 163, 72-79

HOFMANN G., HEINSDORF D., KRAUß H.H. (1990): Wirkung atmogener Stickstoffeinträge auf Produktivität und Stabilität von Kiefern-Forstökosystemen. Beitr. Forstwirtschaft 24, 59-73

HOFMANN G.(1995): Zur Wirkung von Stickstoffeinträgen auf die Vegetation nordostdeutscher Kiefernwaldungen. In: IMA-Querschnittseminar Wirkungskomplex Stickstoff und Wald, Texte 28/95, UBA (Ed.), 131-140

HOLOPAINEN T., ANTONEN S., WULFF A., PALOMÄKI V., KÄRENLAMPI (1992): Comparative evaluation of the effects of gaseous pollutants, acidic deposition and mineral deficiencies: structural changes in the cells of forest plants. Agriculture, Ecosystems and Environment, 42, 365-398

HÖNIG K. (1995): Inokulierung von Eichen- (*Quercus robur*) und Buchen- (*Fagus sylvatica*) Sämlingen im Gewächshaus und die Charakterisierung von zehn Stämmen von *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. mit den molekularbiologischen Methoden PCR (polymerase chain reaction) und RFLP (restriction fragment length polymorphism). Diss. Tübingen

- ISERMANN K., ISERMANN R. (1995): Die Landwirtschaft als einer der Hauptverursacher der neuartigen Waldschäden. AFZ 1995, 2-6
- JOCHHEIM H., GERKE H.H., HÜTTL R.F. (1995): Auswirkungen von Stickstoff auf den Ernährungszustand von Waldbeständen. In: IMA-Querschnittseminar Wirkungskomplex Stickstoff und Wald, Texte 28/95, UBA (Ed.), 107-119
- KOTTKE, I. (1994): Localization and identification of elements in mycorrhizas. Advantages and limits of electron energy-loss spectroscopy. Acta bot. Gallica 141
- KOTTKE I. (1995): Wirkungskomplex Stickstoff und Wald, Wurzelproduktion, Wurzelsysteme und Mykorrhizaentwicklung. In: IMA-Querschnittseminar Wirkungskomplex Stickstoff und Wald, Texte 28/95, UBA (Ed.), 97-106
- KOTTKE I., HOLOPAINEN T., ALANEN E., TURNAU K. (1995): Deposition of nitrogen in vacuolar bodies of *Cenococcum geophilum* Fr. mycorrhizas as detected by electron energy loss spectroscopy. New Phytol 129, 6pp
- KOTTKE I., HÖNIG K. (im Druck): Improvement of maintenance and autochthones mycorrhization of beech (*Fagus sylvatica* L.) and oak (*Quercus robur* L.) plantlets by premycorrhization with *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. in: Misra A. (Ed.) problems of Wasteland Development and Role of Microbes
- KOTTKE I., OBERWINKLER F. (1986): Mycorrhiza of forest trees - structure and function. Trees (1986), 1-24
- KREUTZER K. (1989): Änderungen im Stickstoffhaushalt der Wälder und die dadurch verursachten Auswirkungen auf die Qualität des Sickerwassers. DVWK-Mitteilungen Nr. 17, 121-132
- KREUTZER K.(1992): Changes in the role of nitrogen in central european forests. In: Huettl R.F., Mueller-Dombois D.(Eds.) Forest Decline in the Atlantic and Pacific Regions, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 82-96
- KUYPER TH.W. (1989): Auswirkungen der Walddüngung auf die Mykoflora. Beitr. Kenntnis Pilze Mitteleuropas, 5, 5-20
- MARX D.H. (1971): Ectomycorrhizae as biological deferrants to pathogenic root infections. In: Mycorrhizae, Hacskaylo, E. (Ed.) Washington, 81- 96
- MATZNER E., Stuhmann, M. Manderscheid B.(1995): Wirkung von N-Einträgen auf Bodenprozesse des N-Haushalts von Waldökosystemen. In: IMA-Querschnitt-

seminar Wirkungskomplex Stickstoff und Wald, Texte 28/95, UBA (Ed.), 97-106

ORLOVICH D.A., ASHFORD A.E., COX G.C. (1989): A reassessment of Polyphosphate granule composition in the ectomycorrhizal fungus *Pisolithus tinctorius*. Aust. J. Plant Physiol. 16, 107-115.

QIAN X.M., EL-ASHKAR A., KOTTKE I., OBERWINKLER F. (1993): Vergleichende Untersuchungen an Mykorrhizen und Mikropilzen der Rhizosphäre nach saurer Beregnung und Kalkung im Fichtenbestand "Höglwald". BMFT Projekt 0339175E, 83 S.

QIAN X.M., KOTTKE I., OBERWINKLER F. (im Druck): Influence of liming and acidification on the vitality of the mycorrhizal populations in a *Picea abies* (Karst.) stand. Plant and Soil

RASPE S. (1992): Biomasse und Mineralstoffgehalte der Wurzeln von Fichtenbeständen (*Picea abies* Karst.) des Schwarzwaldes und Veränderungen nach Düngung. Diss. Freiburg

READ D.J. (1986): Non-nutritional effects of mycorrhizal infection. In: Gianinazzi-Pearson V., Gianinazzi S. (Eds.): Physiological and genetical aspects of Mycorrhizae, 169-177

READ D.J. (1991): Mycorrhiza in ecosystems. In: Hawksworth DL (ed) Frontiers in Mycology, 101-130, CAB International, Wallingsford, UK

RYGIEWICZ P.T., BLEDSOE C.S. (1984): Mycorrhizal effects on potassium fluxes by northwest coniferous seedlings. Plant Physiol. 76, 918-923

TAMM C.O. (1991): Nitrogen in terrestrial ecosystem. Ecol. Studies 81, 1-115

TERMORSHUIZEN A.J., SCHAFFERS A.P. (1987): Occurrence of carpophores of ectomycorrhizal fungi in selected stands of *Pinus sylvestris* in the Netherlands in relation to stand vitality and air pollution. Plant Soil 104, 209-217

TURNAU K., KOTTKE I., OBERWINKLER F. (1993): *Paxillus involutus-Pinus sylvestris* mycorrhizae from heavily polluted forest. I. Element localisation using electron energy loss spectroscopy and imaging. Botanica Acta 106, 313-219

TSANTRIZOS Y.S., KOPE H.H., FORTIN J.A., OGILVIE K.K. (1991): Antifungal Antibiotics from *Pisolithus tinctorius*. Phytochemistry 30, No. 4, 1113-1118

UBA (Ed.) (1995): Executive Summary, IMA-Querschnittseminar Wirkungskomplex Stickstoff und Wald, Texte 28/95, 1-7

ULRICH B. (1995): Die Entwicklung der Waldschäden aus ökosystemarer Sicht. In: IMA-Querschnittseminar Wirkungskomplex Stickstoff und Wald, Texte 28/95, UBA (Ed.), 9-19

WEBER R., KOTTKE I., OBERWINKLER F. (1992): Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen zur Vitalität von Mykorrhizen an Fichten (*Picea abies* L. Karst.) verschiedener Schadklassen am Standort "Postturm", Forstamt Farchau/Ratzeburg. in: Michaelis W., Bauch J. (Eds.): Luftverunreinigungen und Waldschäden am Standort "Postturm", Forstamt Farchau/Ratzeburg. GKSS Forschungszentrum Geesthacht, GKSS 92/E/100, 187-211

WÖLFELSCHNEIDER A. (1994): Einflußgrößen der Stickstoff- und Schwefel-Mineralisierung auf unterschiedlich behandelten Fichtenstandorten im Südschwarzwald Diss. Freiburg

WÖLLMER H. (1996): Rhizoskopische Untersuchungen zur Entwicklung und Ökologie von Mykorrhizen der Fichte (*Picea abies* L. Karst.). Diss. Hohenheim

ZECH, POPP (1985): Magnesiummangel, einer der Gründe für das Fichten- und Tannensterben in NO-Bayern. Forstw. Cbl. 102, 50-55

ZÖTTL H.W., FEGER K.-H., BRAHMER G. (1987): Projekt ARINUS: I. Zielsetzung und Ausgangslage. KfK-PEF 12 (1), 269-281.

Prof. Dr. Franz Oberwinkler  
PD. Dr. Ingrid Kottke  
Dipl. Biol. Susanne Beckmann

Eberhard-Karls-Universität Tübingen  
Botanisches Institut  
Spezielle Botanik und Mykologie  
Auf der Morgenstelle 1  
72076 Tübingen