

## Zur Morphologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* mit *Suillus luteus*, *Amanita muscaria* und *Hebeloma mesophaeum*

Von Georg Ritter

Mit 4 Abbildungen

Seit den grundlegenden Arbeiten von Melin (1923, 1925), Hatch (1937) und Björkman (1942, 1944) ist die Mykorrhizaforschung im wesentlichen physiologisch und ökologisch orientiert. Man versucht, die komplizierten Stoffwechselbeziehungen zwischen Pilz und höherem Symbiosepartner aufzuklären und — wenn möglich — auch praktisch nutzbar zu machen, da die günstige Wirkung der Symbiose zumindest hinsichtlich der ektotrophen Gehölzmykorrhiza heute unumstritten ist. Gegenüber der Vielzahl physiologischer Untersuchungen sind Arbeiten morphologischen Charakters ausgesprochen spärlich vertreten. Die Gründe hierfür liegen vor allem in der Schwierigkeit, bei Mykorrhizen aus dem Freiland den Pilzsymbionten eindeutig zu bestimmen. Daher ist der Wert eines detaillierten Systems der Mykorrhizotypen, wie es Dominik (1956) aufgestellt hat, umstritten, weil gefordert werden muß, daß unterscheidbaren Typen bestimmte Pilze, oder doch Gruppen von solchen, zugeordnet werden können. Leider ist es unmöglich, durch Freilandbeobachtungen diesem Ziel wesentlich näherzukommen. Nur in wenigen Fällen konnte der Pilzpartner auf Grund anatomischer und morphologischer Kennzeichen der Mykorrhizen mit hinreichender Sicherheit identifiziert werden (z. B. Farbe und Struktur der Hyphen bei *Cenococcum graniforme*, Milchröhren bei *Lactarius*-Arten, typische Cystiden und Sternhaare bei einigen *Russula*-Arten; Lihnell 1942, Mikola 1948, Peyronel 1963).

Dagegen bieten Syntheseveruche unter Benutzung von Reinkulturen der Symbiosepilze die Möglichkeit, Mykorrhizen definierter Partnerkombinationen zu erzeugen und sowohl ihre physiologische Leistungsfähigkeit als auch ihren Bau zu studieren. Allerdings ist es erforderlich, solche Synthesen zwischen höheren Pflanzen und bestimmten Pilzen unter möglichst natürlichen Bedingungen durchzuführen, wenn man die Resultate auf Freilandverhältnisse übertragen will.

Versuche unter absolut sterilen Bedingungen in geschlossenen Glasgefäßen nach dem Vorbild von Melin (1923, 1925) sind daher nur bedingt aussagefähig. Durch kontrollierte Veränderung der Umweltfaktoren könnte so auch die natürliche Variationsbreite im Bau bestimmter Mykorrhizakombinationen annähernd erfaßt werden. Erst damit würde das morphologische System von Dominik mit taxonomischem und in der Perspektive auch mit praktischem Inhalt erfüllt, zumal gezeigt werden konnte, daß verschiedene Pilzpartner in ihrer physiologischen Wirkung auf die höhere Pflanze unterschiedlich zu beurteilen sind (Rosendahl 1942, Moser 1956, Levisohn 1957, Ritter 1963).

Um dem Ziel der Bestimmbarkeit von Mykorrhizen näherzukommen, ist es erforderlich, alle verfügbaren Angaben und Beobachtungen zu sammeln, weshalb im folgenden Mykorrhizen von *Pinus silvestris* L. mit den Pilzen *Suillus luteus* (L. ex Fr.) Gray, *Amanita muscaria* (L. ex Fr.) Hoker und *Hebeloma mesophaeum* (Pers. ex Fr.) Quéf. beschrieben werden sollen.

### a) *Suillus luteus* und *Amanita muscaria*

Für Untersuchungen über die ernährungsphysiologische Bedeutung der Mykorrhiza von *Pinus silvestris* wurden einjährige Kiefern sämlinge, die aus desinfiziertem Saatgut in Mitscherlichgefäßen mit autoklaviertem Sand angezogen worden waren, in Blumentöpfe mit ebenfalls sterilisiertem Sand umgepflanzt und mit Reinkulturen der beiden Pilze beimpft. Die Pflanzen entwickelten sich in den Blumentöpfen gut weiter und bildeten reichlich Mykorrhizen, so daß im folgenden Jahr genügend Material mit fast völlig verpilzten Wurzelsystemen bereitstand. Die Kontrolle der Mykorrhizabildung

ist bei dieser Form der Anzucht sehr gut durchführbar, so daß auch Fremdinfectionen, die sowohl bei beimpften als auch bei nicht beimpften Pflanzen gelegentlich auftraten, eliminiert werden konnten. Während der gesamten Versuchszeit standen die Pflanzen in einem Gewächshaus.

Wie die Abb. 1 und 2 zeigen, war es schon makroskopisch möglich, die durch die beiden Pilze bewirkte Mykorrhizabildung zu unterscheiden. Zur näheren Charakterisierung dienten der mikroskopische Bau sowie der Vergleich mit dem Myzel der verwendeten Reinkulturen.

*Suillus luteus*: Mykorrhizen einfach, häufiger dichotom, manchmal korallenförmig; hell- bis dunkelbraun, von wattigem, gelblich-grauem Myzel reichlich umgeben. Hyphen 3—4 (—5)  $\mu$  breit, hyalin und glatt bis bräunlich und dann stark körnig, septiert; Schnallen und Anastomosen vorhanden. Myzelmantel locker, meist dünn, (0) bis 20  $\mu$  breit, nach außen sich in das Bodenmyzel auflösend. Hartigsches Netz meist bis zur Endodermis entwickelt, die Zellwände tapetenähnlich dicht umkleidend.

Myzel der Reinkultur hellgrau-bräunlich, feinfilzig, das Substrat dunkel verfärbend. Hyphen 2—3  $\mu$  breit, hyalin bis hellbraun, Oberfläche jung glatt, später stark körnig, septiert, Schnallen selten, Anastomosen vorhanden.

Fruchtkörperbildung wurde auf den Blumentöpfen nicht beobachtet, wohl aber fanden sich auf einem ebenfalls beimpften Mitscherlichgefäß mit zweijährigen Pflanzen zwei Exemplare von *Suillus luteus* (Abb. 3, siehe S. 92).

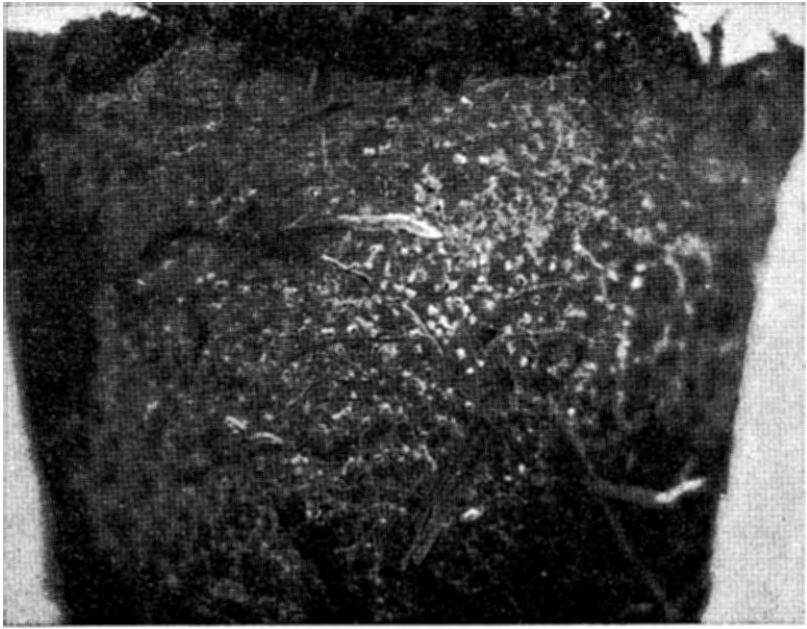


Abb. 1

Wurzelballen mit Mykorrhizen und viel ausstrahlendem Myzel von *Suillus luteus* (Aufnahme 20. 8. 1962)

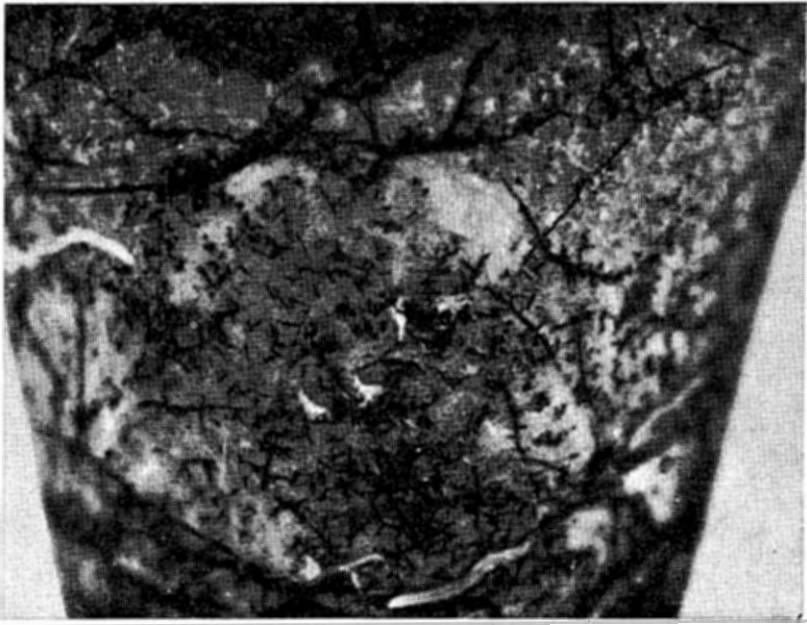


Abb. 2

Wurzelballen mit reichlicher Mykorrhizabildung von *Amanita muscaria* (Aufnahme 20. 8. 1962)

*Amanita muscaria*: Mykorrhizen meist dichotom, seltener einfach oder koralloid, weißlich bis schwach graurosa; Myzel ausstrahlend, oft zu schwachen Strängen vereinigt (Abb. 2). Hyphen hyalin, glatt bis stark körnig, 3—4  $\mu$  breit, septiert, Anastomosen und Schnallen selten. Mantel meist dick (40—80  $\mu$ ), plektenchymatisch-kompakt. Hartigches Netz normal entwickelt, aber die Endodermis oft nicht erreichend. Fruchtkörper wurden nicht gefunden.

In Sterilkultur reinweißes, wattiges Myzel bildend; das Substrat wird nicht verfärbt. Hyphen 3—4  $\mu$  breit, hyalin, glatt bis körnig, septiert, Schnallen und Anastomosen vorhanden.

Beide Mykorrhizaformen gehören zur Gruppe der ektotrophen Mykorrhizen und entsprechen dem Typ A nach Björkman (1942) bzw. den Untertypen A (*Suillus luteus*) und H (*Amanita muscaria*) nach Dominik (1956).

Die Befunde stimmen recht gut mit den Beschreibungen von Melin (1923), Modess (1941), Wanin und Achremowitsch (1952) sowie Schemachanowa (1961, 1962) überein. Gewisse Unterschiede sind wahrscheinlich in der verschiedenen Kulturtechnik begründet (sterile Syntheseversuche, Gefäßversuche, Freilandbedingungen).

#### b) *Hebeloma mesophaeum*

Auf einer Reihe von Mitscherlichgefäßen bzw. Blumentöpfen mit Kiefernjungpflanzen, die für die oben erwähnten Versuche vorgesehen, aber als Kontrollen unbeimpft geblieben waren, traten im Herbst des zweiten Jahres vereinzelt Fruchtkörper dieses Pilzes auf. Im dritten und vierten Jahr wurden sie in zunehmender Zahl gefunden, so daß die

Vermutung nahelag, daß *Hebeloma mesophaeum* symbiontisch mit den Kiefern vergesellschaftet ist. Das spontane Auftreten dürfte auf Sporeninfection zurückzuführen sein, denn Fruchtkörper finden sich häufig auf Gefäßkulturen von *Pinus silvestris*, *Picea abies*, *Betula pendula*, *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica* und (seltener) *Cryptomeria japonica* sowie im benachbarten Freiland. Offenbar ist dieser Pilz in der Wahl des höheren Symbiosepartners nicht eng spezialisiert, und dies ist wohl die Ursache, weshalb die Art bisher als Mykorrhizapilz praktisch unbekannt blieb. Lediglich Lange (1957) und Peace (1962, Tafel 9) bezeichnen ihn als Symbionten von *Betula nana*, *Salix*-Arten (*S. arctica*, *S. glauca*, *S. herbacea*) und Eiche. Daß *Hebeloma mesophaeum* in den Gefäßkulturen als Mykorrhizapartner der betreffenden Baumarten anzusehen ist, wird durch verschiedene Gründe nahegelegt. So ist die Fruchtkörperbildung deutlich von der jahreszeitlichen Entwicklung der Partnerpflanzen abhängig. Während sich die Sporophore bevorzugt in den Monaten August bis November sowie von Januar bis März (unter Gewächshausbedingungen) zeigen, konnten sie in der Zeit des Pflanzenwachstums (April bis Juni) nicht oder nur sehr selten festgestellt werden.

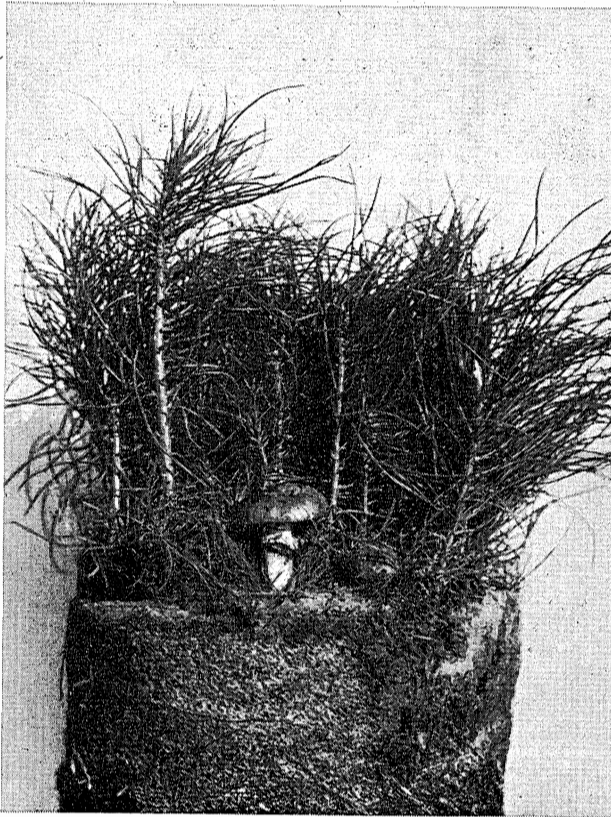


Abb. 3

Fruchtkörper von *Suillus luteus* auf einem beimpften Mitscherlichgefäß (Aufnahme 3. 8. 1962)

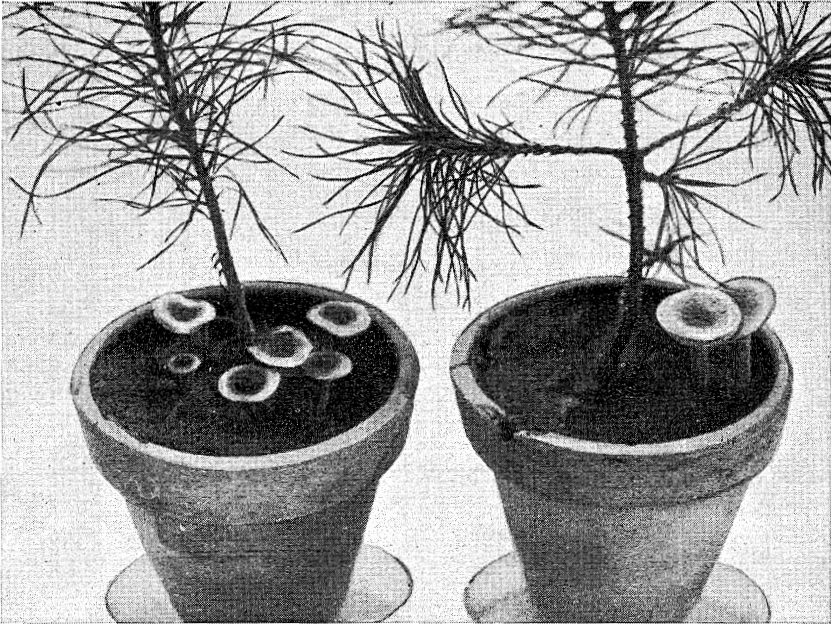


Abb. 4

Fruchtkörper von *Hebeloma mesophaeum* auf Blumentöpfen mit dreijährigen Kiefernpflanzen (Aufnahme Oktober 1963)

Offenbar verbraucht die höhere Pflanze in dieser Periode ihre Assimilate weitgehend selbst, so daß dem Pilz kein Kohlenhydratüberschuß in den Wurzeln zur Verfügung steht. Ferner spricht der geringe Glühverlust des Substrates (0,3 %) dafür, daß der Pilz symbiontisch lebt, denn saprophytisches Myzelwachstum verbunden mit beträchtlicher Fruchtkörperbildung (oft 5—7 Fruchtkörper pro Gefäß) erscheinen auf dem praktisch humusfreien Sand ausgeschlossen (Abb. 4). Eine Isolierung von Reinkulturen aus den Fruchtkörpern gelang trotz vielfacher Versuche bisher nicht, was ebenfalls die Zugehörigkeit der Art zu der schwer kultivierbaren Gruppe obligater Symbiosepilze vermuten läßt. Schließlich ist bekannt, daß zumindest sieben weitere *Hebeloma*-Arten (*H. crustuliniforme*, *H. fastibile*, *H. firmum*, *H. longicaudum*, *H. pusillum*, *H. sacchariolum*, *H. strophosum*) als Mykorrhizabildner mit verschiedenen Gehölzen auftreten, so daß das Merkmal der symbiontischen Lebensweise innerhalb dieser Gattung verbreitet sein dürfte (Trappe 1962).

Bisher konnte nur die Mykorrhizabildung von *Hebeloma mesophaeum* mit Kiefer untersucht werden, jedoch wäre eine vergleichende morphologische Bearbeitung der Symbiose mit den anderen eingangs genannten Gehölzen sicher von Nutzen, da sie Aufschluß über die Variabilität der Mykorrhizen des gleichen Pilzes mit verschiedenen Baumpartnern verspricht. An *Pinus silvestris* sind die Mykorrhizen einfach bis mehrfach dichotom verzweigt, 0,3—0,5 mm dick und von brauner Farbe. Der Hyphenmantel ist gut entwickelt, innen kompakt-plektenchymatisch und löst sich nach außen in lockeres, hellbräunliches Myzel auf, das den verpilzten Kurzwurzeln ein flaumiges Aussehen verleiht. Diese in den Boden ausstrahlenden Hyphen sind einzeln hyalin, glatt, 2,5—3,5  $\mu$  dick und reichlich mit Schnallen versehen. Das Hartigsche Netz reicht meist bis zur

Endodermis und umkleidet die Zellen der Wurzelrinde fast lückenlos. Nach ihrer Morphologie gehören diese Mykorrhizen zum Typ A nach Björkman (1942) bzw. zum Untertyp H im Sinne von Dominik (1956).

Die Tatsache, daß auch die Mykorrhizen von *Amanita muscaria* zum gleichen Untertyp (H) gehören, demonstriert deutlich genug die Unzulänglichkeit dieser Klassifizierung, und es drängt sich die Frage auf, welche Möglichkeiten gegenwärtig für die Identifizierung der Symbiosepilze von Mykorrhizen in Betracht kommen.

Die nächstliegende Methode ist ohne Zweifel die morphologisch-anatomische Charakterisierung von Mykorrhizen bekannter Partnerkombination mit dem Ziel, Bestimmungsschlüssel zu erarbeiten. Die Grenzen dieses Verfahrens liegen in der Notwendigkeit, eine Vielzahl von Syntheseversuchen durchzuführen, die wegen der starken physiologischen Spezialisierung der Symbiosepilze nicht in jedem Fall erfolgreich sein werden. Ferner ist mit der morphologischen Variabilität der Mykorrhizen auf Grund der Umweltverhältnisse im weitesten Sinn zu rechnen, worüber derzeit praktisch noch nichts bekannt ist. Noch komplizierter und bisher kaum realisierbar ist die Isolierung der Pilzpartner aus Freilandmykorrhizen und ihre Bestimmung mit Hilfe von Myzelbestimmungsschlüsseln. Trotz verschiedener Versuche (z. B. Nobles 1948 für Holzzerstörer) liegen für keine Basidiomycetengruppe solche Schlüssel in brauchbarer Form vor. Bei den schwer kultivierbaren Mykorrhizapilzen bereitet außerdem die sichere Isolierung erhebliche Schwierigkeiten, die erst überwunden werden können, wenn die Ernährungsansprüche dieser vermutlich auxoheterotrophen Arten hinreichend geklärt sind.

Schließlich wäre die Anwendung serologischer Verfahren für die Pilzbestimmung in Mykorrhizen zu überprüfen. Erste Versuche in dieser Richtung sind von Wanin und Achremowitsch (1952), wenn auch mit nur geringem Erfolg, unternommen worden. Eine gründliche methodische Durcharbeitung könnte jedoch die bestehenden Schwierigkeiten überwinden, so daß serologische Tests als hochspezifische Mikroverfahren in der Perspektive erfolgversprechend sein dürften. Erforderlich wäre allerdings die Bereitstellung von Testseren möglichst vieler in Frage kommender Pilzarten, wofür aber nicht unbedingt Reinkulturen, sondern auch die meist leichter zu beschaffenden Fruchtkörper als Ausgangsmaterial Verwendung finden könnten. Obwohl keine der genannten Methoden bisher in einer Form ausgearbeitet ist, die eine praktische Anwendung gestattet, darf man annehmen, daß das Problem der Identifizierung von Symbiosepilzen in absehbarer Zeit lösbar ist. Dabei wird weder die morphologische noch z. B. die serologische Methode allein Anwendung finden, sondern vermutlich ein kombiniertes Verfahren, das sämtliche Möglichkeiten sinnvoll vereinigt.

#### Literatur:

- Björkman, E. 1942: Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. Symb. Bot. Ups. 6 (2), 1—190  
 — 1944: The effect of strangulation on the formation of mycorrhiza in pine. Svensk Bot. Tidskr., 38, 1—14  
 Dominik, T. 1956: Vorschlag einer neuen Klassifikation der ektotrophen Mykorrhizen nach morphologisch-anatomischen Merkmalen. Roczniki Nauk Lesnych, 14, 247—265  
 Hatch, A. B. 1937: The physical basis of mycotrophy in *Pinus*. Black Rock Forest Bull., 6, 1—168  
 Lange, M. 1957: *Macromycetes*. Part III. Meddel. om Grönland, 148, 1—125  
 Levisohn, I. 1957: Differential effects of root-infecting mycelia on young trees in different environments. Emp. Forestry Review, 36, 281—286  
 Lihnell, D. 1942: *Cenococcum graniforme* als Mykorrhizabildner von Waldbäumen. Symb. Bot. Ups., 5, (2), 1—19

- Melin, E. 1923: Experimentelle Untersuchungen über die Konstitution und Ökologie der Mykorrhizen von *Pinus silvestris* L. und *Picea abies* (L.) Karst. Mykol. Untersuch. und Ber. v. R. Falck, 2, 73—331
- 1925: Untersuchungen über die Bedeutung der Baummykorrhiza. G. Fischer, Jena, 1—152
- Mikola, P. 1948: On the physiology and ecology of *Cenococcum graniforme* especially as a mycorrhizal fungus of birch. Inst. Forest. Fenn. Commun., 36 (3), 1—104
- Modess, O. 1941: Zur Kenntnis der Mykorrhizabildner von Kiefer und Fichte. Symb. Bot. Ups., 5 (1), 1—146
- Moser, M. 1956: Die Bedeutung der Mykorrhiza für Aufforstungen in Hochlagen. Forstwiss. Centbl., 75, 8—18
- Nobles, M. K. 1948: Identification of cultures of wood-rotting fungi. (Studies in Forest Pathology IV). Canadian Journal of Research C 26, 281—431
- Peace, T. R. 1962: Pathology of trees and shrubs, 753 pp. Oxford
- Peyronel, B. 1963: Mykorrhizenstruktur und mykorrhizogene Pilze. Mykorrhiza. Internat. Mykorrhizasymp. Weimar 1960, 16—23, Fischer, Jena
- Ritter, G. 1963: Die Bedeutung der Mykorrhiza für die Ernährung von *Pinus silvestris* L. Diss. Eberswalde, 1—128
- Rosendahl, R. O. 1942: The effect of mycorrhizal and nonmycorrhizal fungi on the availability of difficultly-soluble potash and phosphate minerals. Soil Sci. Soc. Amer. Proc., 7, 477—479
- Schemachanowa, N. M. 1961: Die Einwirkung reiner Kulturen mykorrhizabildender Pilze auf die Entwicklung von Kiefern- und Eichensämlingen. Isw. AN SSSR, Ser. Biol., 1961, 362—376
- 1963: Bedingungen der Mykorrhizabildung bei *Pinus silvestris* mit *Boletus luteus* (L.) Fr. in Reinkultur. Internat. Mykorrhizasymp. Weimar 1960, 191—202, Fischer, Jena
- Trappe, J. M. 1962: Fungus associates of ectotrophic mycorrhizae. Botanical Review, 1962, 538—606
- Wanin, S. I. und M. W. Achremowitsch 1952: Einige Methoden zur Untersuchung mit Mykorrhizen besetzter Sämlinge und der Mykorrhiza-Pilze im Boden. In: Arbeiten der Wissenschaftlichen Komplex-Expedition zu Fragen der Anlage von Waldschutzstreifen, 2,2 Untersuchungen über die Mykorrhiza der Holzpflanzen. Isd. AN SSSR, 213—230.

## Beiträge zur Revision M. Britzelmayr's „Hymenomyceten aus Südbayern“ 1.

(Strobilomycetaceae und Boletaceae der Augsburgur Umgebung)

Von A. Bresinsky und J. Stangl

Mit 2 Abbildungen

Die Hymenomycetenkunde erlebte in Südbayern nach Jakob Christian Schaeffer (1718—1790) vor allem durch den Augsburgur Kreisschulrat M. Britzelmayr (1839 bis 1909), der etwa gleichzeitig mit dem ebenfalls verdienten bayerischen Mykologen A. Allescher (1828—1903) tätig war, stärkere Förderung. Britzelmayr bildet in seinem Werk „Hymenomyceten aus Südbayern“, 1879—1897, etwa 2000 Arten farbig ab und ergänzt diese Figuren meist durch kurze Beschreibungen. Der großen Zahl von 600 neu aufgestellten Pilzarten ist es zuzuschreiben, daß die Lebensarbeit Britzelmayrs in einem allerdings vielfach abgewerteten Sinne über Augsburg und Bayern hinaus