

MYKORRHIZAUNTERSUCHUNGEN IN SUBALPINEN WÄLDERN

Mycorrhiza research in subalpine forests

Recherches sur les mycorrhizes dans les forêts  
subalpines

Исследования микориз в субальпийских лесах

von

Friederike GÖBL

**Anschrift des Verfassers:**

**Dr. Friederike GÖBL**

**Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien**

**Außenstelle für subalpine Waldforschung in Innsbruck**

**Bodenbiologisches Labor**

**Langgasse 64**

**A-6460 Imst**

## EINLEITUNG

Unter Mykorrhiza verstehen wir die weit verbreitete Symbiose zwischen Pilzen und den Wurzeln höherer Pflanzen. Bei unseren Waldbäumen dominiert die sogenannte ektotrophe Mykorrhiza, deren wesentliche Merkmale wir uns kurz in Erinnerung bringen wollen:

Die Pilzhyphen bilden einen mehr oder weniger dichten Mantel um die Kurzwurzel und dringen zwischen den Zellen in die Wurzel ein. Die verpilzte Wurzel erfährt eine morphologische und anatomische Umgestaltung, sie ist verkürzt, verdickt und der Baumart entsprechend in charakteristischer Weise verzweigt. Die Ausbildung von Wurzelhaaren unterbleibt. Unter einigermaßen günstigen Umständen ziehen beide Partner Vorteile aus dieser Verbindung; der Baum erhält über den Pilz mineralische Nährstoffe und Wasser; der Pilz vom Baum organische Verbindungen, vor allem Zucker. Außerdem erfolgt ein Wuchsstoffaustausch.

Daß es sich bei dem Zusammenleben zwischen Pilz und Baum nicht um einen lediglich theoretisch interessanten Sonderfall pflanzlicher Spezialisierung handelt, sondern um eine allgemein und weltweit verbreitete besondere Lebensweise der meisten Holzpflanzen, ist in seiner vollen Bedeutung für den Stoffhaushalt des Baumes erst in den letzten Jahrzehnten erkannt worden.

Das ist verständlich, wenn man bedenkt, daß die Mykorrhizen der heutigen Waldbäume ja das Produkt einer Anpassung sind, die im Lauf einer langen Entwicklung während der Erdgeschichte erfolgte. (Verpilzungen von Baumwurzeln wurden bereits an fossilen Hölzern aus dem Karbon nachgewiesen.) So hat man also lange Zeit diese uralte Symbiose zwischen Pilz und Baum als etwas Selbstverständliches einfach hingegenommen; erst dort, wo sich Mißerfolge bei Aufforstungen in lange entwaldeten Gebieten, z. B. in Steppen oder Prärien eingestellt hatten, ist die Mykorrhiza in den Blickpunkt forstlicher Forschung gerückt.

Mißerfolge gab es deshalb, weil in diesen waldentfremdeten Böden vielfach die geeigneten Mykorrhizapilze fehlen und eine Mykorrhizabildung unterbleibt oder zumindest stark verzögert wird. Von den unverpilzten oder schlecht verpilzten Wurzeln werden entsprechend wenig Nährstoffe aufgenommen die Pflanzen wachsen überhaupt nicht oder sie kümmern.

Ähnliche Verhältnisse finden wir nun auch in unseren subalpinen Aufforstungsgebieten, die zum Teil ebenfalls seit Jahrhunderten entwaldet sind. Die Entwaldung geht wohl in der Mehrzahl der Fälle auf den Eingriff des Menschen zurück, der durch Brandrodung und Holzschlägerung die Bestände arg dezimiert hat.

An der Waldgrenze - einer Grenze der Lebensmöglichkeiten des Baumes - sind diese Eingriffe besonders schwerwiegend. Daher ist

die Frage der Wiederbewaldung gerade in der subalpinen Stufe heute besonders aktuell.

Gewisse, nicht leicht erklärbare Mißerfolge bei Aufforstungen (in der subalpinen Stufe) haben nun ebenfalls die Frage aufgeworfen, ob nicht auch die Mykorrhiza daran beteiligt sein könnte.

Es war demnach naheliegend, die Mykorrhiza-Verhältnisse in den Restwäldern dieser Gebiete zu studieren. Die Untersuchungen wurden von 1957 bis 1965 durchgeführt und berücksichtigten sowohl die Jungwüchse, die in die eigentliche Entwaldungszone vorstoßen, als auch die verschiedenen Stadien der Waldentwicklung in der sogenannten subalpinen Restwaldzone.

Da wir über die Mykorrhizen am natürlichen Standort noch sehr wenig wissen aus dem alpinen Raum lagen überhaupt keine Angaben vor - wollte ich zunächst weniger in die Details gehen, sondern eine großzügige Übersicht gewinnen, die eine Klärung etwa folgender Fragen bringen sollte:

1. In welchem Maße sind die Kurzwurzeln zu Mykorrhizen umgewandelt?
2. Wie sehen die Mykorrhizen aus?
3. Durch welche Eigenschaften des Standorts wird die Ausbildung der Mykorrhizen beeinflusst?

So einfach die Fragestellung klingt, so groß sind andererseits die technischen Schwierigkeiten, denn für jede Bearbeitung müssen die feinen Wurzeln des Baumes möglichst unbeschädigt aus dem Boden herauspräpariert werden. So galt die erste Vorarbeit zunächst dem Finden brauchbarer Arbeitsmethoden.

Im folgenden soll nun in kurzen Zügen über den Verlauf und einige Ergebnisse dieser Untersuchungen berichtet werden:

Zunächst beschränkte ich mich auf eine Holzart und zwar die wohl wichtigste der subalpinen Stufe, die Zirbe.

Als erstes wurden möglichst viele Stichproben, zuerst zufällig, später nach einem festgelegten Plan, und zwar verteilt über das alpine Zirbenareal entnommen, außerdem Vertikalprofile vom Talboden bis zur Baumgrenze gelegt - wobei der Schwerpunkt der Probenahme in den Tiroler Zentralalpen lag.

Nach Möglichkeit wurden dabei auch die Standortsfaktoren (vor allem Exposition, Boden, Vegetation ...) berücksichtigt.

## 1. IN WELCHEM MASSE SIND DIE KURZWURZELN ZU MYKORRHIZEN UMGEWANDELT?

Zirben ohne Wurzelverpilzung habe ich im Freiland nie gefunden! Das gilt auch für Keimlinge, die sich durch Zufall an Standorten entwickeln konnten, die für die erwachsene Zirbe weitaus zu extrem sind, zum Beispiel Flechtenheiden oder Curvuleten.

Bei Jungpflanzen, deren Wurzelsystem sich mit einiger Mühe aus dem Boden herauspräparieren läßt, waren sehr häufig alle Kurzwurzeln zu Mykorrhizen umgewandelt.

In den mehr oder weniger intensiv durchwurzelten Böden älterer Bestände konnten hingegen nur Stichproben eines bestimmten Volumens in diesem Fall 100 ccm untersucht werden.

Die Zahl der Mykorrhizen, die je nach Standort und Bodentiefe stark variiert, konnte in vielen dieser Proben mit etwa 1500 bis 1800 bestimmt werden!

Trockengewichtsbestimmungen ergaben für die Mykorrhizen häufig höhere Werte als für die unverpilzten Langwurzeln. Dafür sei ein Beispiel aus Obergurgl/Tirol (Eisenhumuspodsol, A<sub>F</sub>-Horizont) angeführt:

Boden (100 ccm)	4, 30 g
Langwurzeln	0, 14 g
Mykorrhizen	0, 18 g
unverpilzte Kurzwurzeln	0, 004 g

Selbst zu Zeiten regen Wurzelwachstums (zum Beispiel im Spätsommer 1965) waren maximal nur etwa 2, 3 % der gesamten untersuchten Kurzwurzeln nicht zu Mykorrhizen umgewandelt und mit Wurzelhaaren besetzt.

Diese wenigen Angaben vermitteln bereits eine Vorstellung von der eingangs erwähnten Bedeutung der Mykorrhizen für die Ernährung des Baumes; sie allein genügen eigentlich, um Mykorrhiza-Untersuchungen vom praktischen Standpunkt aus voll zu rechtfertigen.

## 2. WIE SEHEN DIE MYKORRHIZEN AUS?

Die Grundform der Zirbenmykorrhiza ist die für Pinus-Arten charakteristische gabelige Verzweigung.

Sehr bald zeigte sich, daß es eine überraschend große Anzahl von verschiedenen Varianten gibt, die beträchtliche Unterschiede a) in Form, Farbe und Bau des Pilzmantels oder b) in der Verzweigung aufweisen. Es gibt alle Übergänge von einfachen und locker verzweigten Mykorrhizen bis zu üppigen, dichten Gabelbüscheln. (siehe Farbtafel).

Die Frage nach dem Zustandekommen dieser verschiedenen Mykorrhizen läßt sich nicht leicht beantworten.

Da es auch in den subalpinen Zirbenwäldern eine größere Anzahl von höheren Pilzen gibt, die vermutlich Mykorrhizen bilden, lag die Vermutung nahe, daß die verschiedenen Mykorrhizen jeweils von verschiedenen Pilzen gebildet werden.

Ich habe versucht, die Pilzpartner verschiedener Mykorrhizen zu identifizieren und zwar wurden dazu mikroskopische Vergleiche, fluoreszenzmikroskopische Tests oder Färbungen herangezogen; eine andere Möglichkeit ist das vorsichtige Präparieren der Hyphenstränge, die Pilzfruchtkörper und Wurzel verbinden.

Wenn diese Nachweise auch ab und zu gelungen sind oder wenigstens Vermutungen über die Zusammengehörigkeit von Pilz und Mykorrhiza erlauben, so gelten sie genau genommen nur für den jeweils untersuchten Einzelfall!

Es muß außerdem berücksichtigt werden, daß räumlich getrennte Mycelien einer Pilzart verschiedene für die Ausformung der Mykorrhiza eventuell wesentliche - Wuchsstoffe bilden können (MO-SER 1959, SLANKIS 1963).

Ein weiterer Faktorenkomplex, der die Mykorrhiza-Ausbildung mehr oder weniger stark beeinflußt, ist durch den Standort gegeben. Selbstverständlich lassen sich die maßgeblichen Einzel-faktoren nicht in jedem Fall klar abgrenzen.

Wir haben also eine große Anzahl verschiedener Zirbenmykor-rhizen, die sich weder mit Hilfe von Pilzfruchtkörpern eindeutig identifizieren noch nach Standorten ordnen lassen.

Außerdem ist wohl die Annahme berechtigt, daß verschiedene Pilze ähnliche Mykorrhizen bilden, beziehungsweise ein Pilz an verschiedenen Standorten verschiedene Mykorrhizen ausbilden kann.

Diese erste Bilanz war recht verwirrend, dann schließlich kann man mit einem nicht exakt definierbarem Material nicht arbeiten!

Es blieb somit nur die Möglichkeit, sowohl vom Pilz als auch vom Standort zu abstrahieren und die Mykorrhizen selbst nach ihren wesentlichsten Merkmalen, nach Bau und Pilzmantel, also sozusagen nach ihrer Wuchsform zu charakterisieren.

Das ist ohne weiteres berechtigt, da die Wuchsform nach experimenteller Prüfung durch BERTALANFFY (1955) als exakte Größe anerkannt wird.

Typische Wuchsformen, die sich unter anderem durch morphologische und anatomische Merkmale (Verzweigung, Farbe, Bau des Pilzmantels und Hartig'schen Netzes) unterscheiden, werden als Mykorrhiza - Typen bezeichnet.



a) Weiße Knollenmykorrhizen  
1,7fach vergrößert



b) Gabelmykorrhizen mit abstrahlendem Mycel  
2fach vergrößert



c) Gabelmykorrhizen  
2fach vergrößert



d) Schwarze Mykorrhizen  
2,8fach vergrößert



e) Unverpilzte Wurzel  
1,7fach vergrößert



f) Wurzel mit dichtem Mykorrhizabesatz  
1,7fach vergrößert



Der Begriff des Mykorrhiza-Typs ermöglicht es, die Vielfalt der verschiedenen Mykorrhizen zu ordnen und Vergleiche ihrer Ökologie anzustellen.

Man kann, man muß sie aber nicht mit Pilz und Standort in Beziehung bringen;

sie erlauben auch jede gewünschte Genauigkeit der Differenzierung; damit ist gemeint, daß man zum Beispiel für orientierende Untersuchungen nur auffallende morphologische Merkmale berücksichtigen, für Detailuntersuchungen aber auch den anatomischen Bau heranziehen kann.

Die Untersuchung kann unabhängig von jahreszeitlich bedingten Pilzaspekten durchgeführt werden; es genügt unter Umständen eine einmalige Probenahme.

Bei der Betrachtung verschiedener Mykorrhiza-Typen drängt sich unwillkürlich die Frage auf, wie es mit ihrer Leistung für den Baum bestellt ist?

Mykorrhizen können Nährstoffe speichern und zwar hat HARLEY (1956) eine Salzanreicherung vorwiegend im Pilzmantel nachgewiesen. Diese bekannte Tatsache hat uns veranlaßt, das Speichervermögen verschiedener Mykorrhiza-Typen daraufhin zu prüfen:

Die chemische Analyse für deren Ausführung ich Frau Dr. I. NEUWINGER herzlich danken möchte hat meine Vermutung, daß sich die Typen auch darin unterscheiden, in vollstem Maße bestätigt (vergl. GÖBL 1966).

Tabelle 1 zeigt die Werte für P, K, Ca und Mg - Gehalt einiger Mykorrhiza-Typen (einige davon sind auf der Farbtafel abgebildet) und zwar in mg pro g Trockengewicht.

Die weißen Knollenmykorrhizen, die ohnedies den Eindruck von Speicherorganen erwecken, enthalten auffallend große Phosphor- und Kaliummengen.

Es folgen mit unterschiedlichen aber etwas niedrigeren Werten Mykorrhizen mit abstrahlendem Mycel und braune Gabeln.

Hingegen sind die Werte für die schwarzen und allgemein für sehr dunkle Mykorrhizen auffallend niedrig.

Zum Vergleich sind die Daten für unverpilzte Kurzwurzeln mit Wurzelhaaren angeführt!

Aus diesen Werten ersieht man erstens wiederum die Bedeutung der Mykorrhizen für die Ernährung des Baumes, und zweitens beantworten sie unsere Frage dahingehend, daß die Leistung verschiedener Mykorrhizotypen sehr verschieden sein kann.

### 3. EINFLUSS DES FAKTORENKOMPLEXES STANDORT AUF DIE MYKORRHIZA-AUSBILDUNG:

Erste Versuche in dieser Richtung wurden an Jungpflanzen in der Zone zwischen Wald- und Baumgrenze durchgeführt; sie dienen gleichzeitig praktischen Zwecken (GÖBL 1963).

Durch seine reiche Gliederung war dieses Gelände für eine Prüfung von Einzelfaktoren besonders geeignet. Einige Beispiele möchte ich hier anführen:

Schon bei der ersten Untersuchung des Mykorrhiza-Besatzes in verschiedenen Bodentypen (NEUWINGER u. CZELL 1959) ergaben sich Unterschiede:

So waren zum Beispiel die Wurzeln der Jungpflanzen im Eisenhumuspodsol der Schattlagen fast ausschließlich mit weißen Knollenmykorrhizen besetzt, während an sonnigen Standorten mit sogenannter podsoliger Braunerde fast regelmäßig mehrere Typen von Gabelmykorrhizen gefunden wurden.

Auch die Pflanzendecke schafft Bedingungen, die sich auf die Mykorrhiza-Entwicklung auswirken: So sind die Mykorrhizen unter dem temperatenausgleichenden Schutz der Polster und Teppiche von Moosen, Flechten und der Spaliersträucher meist üppiger entwickelt als unter lockerem Pflanzenwuchs oder unter Barflecken.

Sie reagieren mitunter auch empfindlich auf die Wurzelkonkurrenz von Gräsern (zum Beispiel *Nardus*, *Calamagrostis* ...).

Auch Durchlüftung und Skelettanteil der Böden spielen eine Rolle.

Die Höhenlage scheint keinen Einfluß auf die Ausbildung bestimmter Mykorrhiza-Typen zu haben; zum Beispiel wurden Knollenmykorrhizen an Zirbenjungpflanzen in 2400 m Höhe in gleicher Qualität gefunden wie im Talboden bei 1600 m.

Geländeuntersuchungen und ergänzende Saatversuche erlauben die Annahme, daß sich die Mycelien von Pilzen, die günstige Mykorrhiza-Typen produzieren - ähnlich wie die höhere Vegetation - gegen die obere Grenze ihres Vorkommens mosaikartig auflösen. Das gilt etwa für die obere Grenze des Aufforstungsgebietes aber auch für Grenzflächen zu bestimmten lange entwaldeten Hängen.

Diese Vorarbeiten haben die Untersuchung im geschlossenen Bestand wesentlich erleichtert. Hier war vor allem der Mykorrhizabesatz der Wurzeln in den verschiedenen Bodenhorizonten interessant.

Da auch in kleinsten Bodenproben verschiedene Mykorrhiza-Typen enthalten sind, schien für das Studium ihrer horizontalen Verteilung eine Kartierung am besten geeignet. Dazu wurden Meterquadrate in Kleinquadrate aufgeteilt, der gewünschte Bodenhorizont

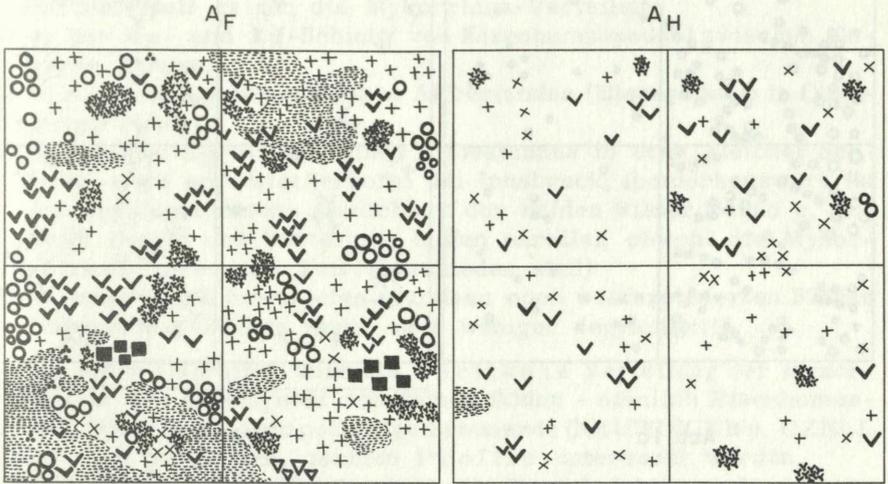


Abb. 1b

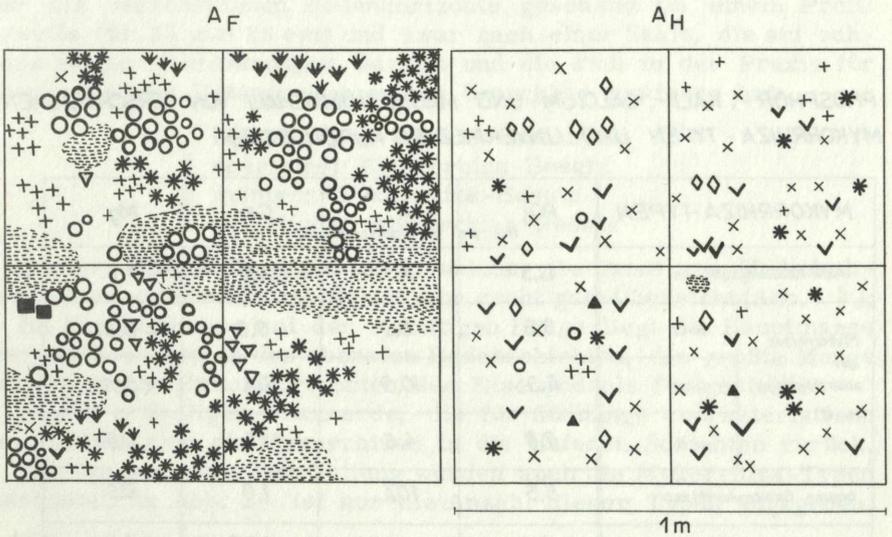


Abb. 1c

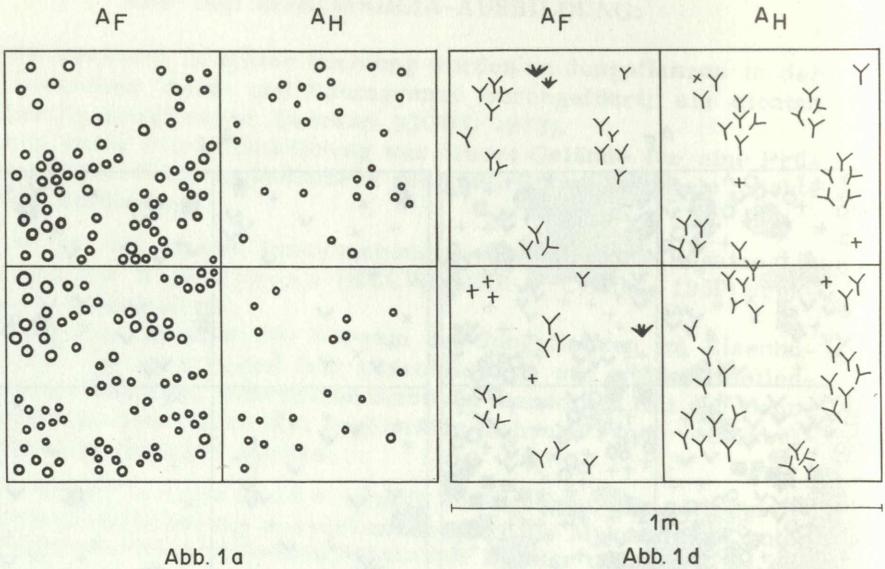


Abb. 1a

Abb. 1d

**PHOSPHOR -, KALI -, CALCIUM- UND MAGNESIUMGEHALT VON VERSCHIEDENEN MYKORRHIZA - TYPEN UND UNVERPILZTEN KURZWURZELN:**

MYKORRHIZA-TYPEN		PO <sub>4</sub> mg pro g Trockensubstanz	K	Ca	Mg
weiße Knollenmykorrhizen		13,5	16,1	<0,01	1,8
Mykorrhizen mit abstrahlendem Myzel	weiß	9,6	9,2	0,3	< 0,01
	rosa	6,3	10,3	0,4	<0,01
	gelb	8,8	4,6	1,5	0,6
braune Gabelmykorrhizen		5,5	10,4	1,0	0,6
schwarze Mykorrhizen		2,0	3,5	25,5	1,4
unverpilzte Kurzwurzeln		3,1	5,0	0,6	<0,01

Tab. 1

vorsichtig schichtweise abgetragen und die Mykorrhiza-Typen schematisch kartiert (Abb. 1 a d).

Die am stärksten durchwurzelten Horizonte, die Streu- oder  $A_F$ - und die Humus- oder  $A_H$ -Schicht waren besonders interessant.

Die Beispiele zeigen die Mykorrhiza-Verteilung

- a) in der  $A_F$ - und  $A_H$ -Schicht von Eisenhumuspodsol zwischen jüngeren Zirben,
- b) in  $A_F$ - und  $A_H$ -Schicht eines Altbestandes (Eisenpodsol) in Obergurgl/Tirol,
- c) in  $A_F$ - und  $A_H$ -Schicht eines Altbestandes in etwa gleicher Seehöhe, aber am Patscherkofel bei Innsbruck; (bemerkenswert ist die physiognomische Ähnlichkeit der beiden Bilder b und c, das heißt Dichte und Verteilung laufen parallel, obwohl die Mykorrhiza-Typen zum Teil verschieden sind)
- d) in einer stark beweideten und dazu noch westexponierten Fläche (Mykorrhiza-Besatz mehr oder weniger degradiert!).

Um einen Überblick über die vertikale Verteilung der Mykorrhizen in den wichtigsten subalpinen Böden - nämlich Eisenhumuspodsol, Eisenpodsol und podsolige Braunerde (NEUWINGER u. CZELL 1959) zu bekommen, mußten Profile untersucht werden.

Zahlreiche Probestellen wurden unter Berücksichtigung der bereits angeführten Ergebnisse ausgewählt. Der Mykorrhiza-Besatz wurde für die verschiedenen Bodenschichten geschätzt (in einem Profil jeweils für 25 mal 25 cm) und zwar nach einer Skala, die auf zahlenmäßigen Bestimmungen basiert und die sich in der Praxis für diesbezügliche Untersuchungen als brauchbar erwiesen hat:

- . Mykorrhizen einzeln vorhanden
- 1 spärlicher Mykorrhiza-Besatz
- 2 mäßiger Mykorrhiza-Besatz
- 3 reichlicher Mykorrhiza-Besatz

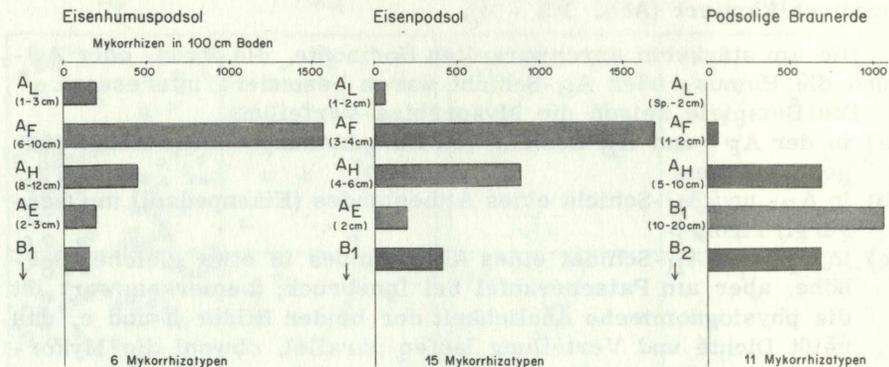
Die graphische Darstellung, in welcher die Daten von 60 Aufnahmen verarbeitet sind, vermittelt eine recht gute Übersicht (Abb. 2):

Im Eisenhumuspodsol der schattigen Hänge liegt die Hauptmasse der Mykorrhizen in den obersten Bodenschichten, die größte Menge wurde in den Humushorizonten des Eisenpodsols festgestellt.

In der podsoligen Braunerde, die für Südhänge charakteristisch ist, ziehen sich die Mykorrhizen in die tieferen Schichten zurück.

Für die genauere Bearbeitung wurden auch die Mykorrhiza-Typen bestimmt, in Abb. 2 ist nur die Anzahl dieser Typen angegeben.

Für eine Bearbeitung der Mykorrhiza-Verhältnisse in bestimmten und begrenzten Beständen müssen natürlich feinere Methoden angewendet werden. Geeignete Voraussetzungen dafür boten die streugewutzten Fichtenwälder und die angrenzenden, nicht genutzten Vergleichsbestände in der subalpinen beziehungsweise mon-



VERTEILUNG DER MYKORRHIZEN IN VERSCHIEDENEN BODENTYPEN

( Schematische Darstellung der Untersuchungsergebnisse aus Zirbenbeständen von Patscherkofel, Glungezer und Ötztal)

Abb. 2

VERTEILUNG DER MYKORRHIZEN IN DEN HUMUSHORIZONTEN VERSCHIEDENER FICHTENWÄLDER (ZILLERTAL)

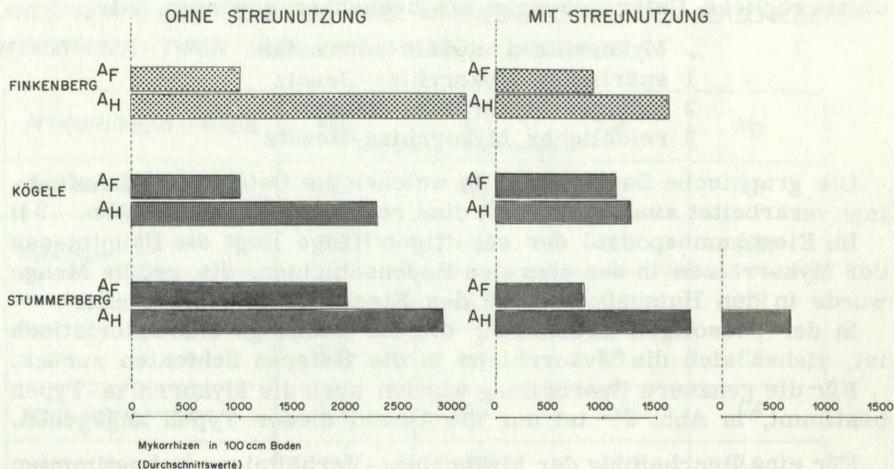


Abb. 3

tanen Stufe des Zillertals/Tirol. (Sie werden derzeit von der FBVA nach ertragskundlichen, bodenkundlichen und floristischen Gesichtspunkten untersucht; vergl. auch GÖBL 1965).

Streunutzung bedeutet dauernden Entzug von organischer Substanz. Nach WITTICH (1954) ist neben dem Schwinden des Humus auch eine starke Stickstoffverarmung festzustellen, weiters Bodenverdichtung und dementsprechend flaches Wurzelwachstum. Nach der Streunutzung stellen sich in der Regel Flechten und Astmoose ein und die Wurzeln wachsen auf der Suche nach aufnehmbarem Stickstoff in die neu entstehende Streu hinein.

Mykorrhiza-Untersuchungen in den streugenutzten und geschonten Flächen von Finkenberg haben gezeigt, daß sich der Mykorrhiza-besatz qualitativ unterscheidet (GÖBL 1965).

Für einen quantitativen Vergleich wurden die Mykorrhizen für jeweils 100 ccm Boden gezählt und zwar für die am stärksten durchwurzelterten Horizonte.

Die Durchschnittswerte aus etwa 100 Bestimmungen sind in Abb. 3 zusammengestellt:

In den guten Beständen ist der Mykorrhiza-Besatz durchwegs sehr hoch, besonders in den Humushorizonten!

Im Vergleich dazu beträgt in den streugenutzten Beständen die Zahl der aktiven Mykorrhizen kaum mehr als die Hälfte. (Übereinstimmend mit den vorhin erwähnten Ergebnissen von WITTICH liegen sie zu einem verhältnismäßig hohen Prozentsatz in der neugebildeten Streuschicht!)

Diese beachtlichen Unterschiede zeigen, daß eine der Ursachen für die ertragsmindernde Wirkung der Streunutzung bisher außer acht gelassen wurde: nämlich daß auf den streugenutzten Flächen dem Baum wesentlich weniger Mykorrhizen für die Nährstoffaufnahme zur Verfügung stehen als im gesunden Bestand!

Diese Feststellung gewinnt an Bedeutung, wenn in den Vergleich eine Fläche miteinbezogen wird, deren Streu kurz vor der Probenahme entfernt worden war (Abb. 3, Stummerberg):

Zugleich mit der Streu sind nämlich auch die Mykorrhizen bis auf einen kleinen Rest entfernt worden (ein Teil mag infolge Überhitzung des nackten Bodens abgestorben sein)!

Die Folge davon kann nur eine Wachstumsstockung sein! Der Baum muß sich nach einer Streuentnahme sozusagen seinen gesamten Apparat für die Nährstoffaufnahme neu aufbauen.

## LEGENDE ZU DEN ABBILDUNGEN

### Farbtafel

- a) Weiße Knollenmykorrhizen; sie bestehen aus mehr oder weniger zahlreichen kurzen, gedrungenen Gabelmykorrhizen, die von einem Pilzmantel umhüllt sind.  
Knollenmykorrhizen haben eine verhältnismäßig große ökologische Amplitude, sie bevorzugen aber gut durchlüftete Böden, kommen häufig unter groben Astmoosen vor, oder an den Stoßflächen von Steinen bis in größere Tiefe.
- b) Gabelmykorrhiza mit weißem, abstrahlendem Mycel; häufig in den obersten Bodenschichten moosreicher Standorte.
- c) Gabelmykorrhiza, schwach verzweigt, mit deutlich sichtbarem hellgrauen Pilzmantel.
- d) Schwarze Mykorrhizen mit borstigem Pilzmantel aus dem Humushorizont eines alten Bestandes.  
Schwarze Mykorrhizen sind weit verbreitet, aber verhältnismäßig stark spezialisiert; sie sind im allgemeinen wenig empfindlich gegenüber Trockenheit und vermutlich auch gegenüber stärkerer Stickstoffdüngung.
- e) Unverpilzte Wurzel mit Wurzelhaaren.
- f) Wurzel mit sehr gutem, dichtem Mykorrhizabesatz.

### Abbildung 1a - d:

Schematische Kartierung der Mykorrhiza-Typen in verschiedenen Beständen (Erläuterung im Text).

OO weiße Knollenmykorrhizen



gelbliche Knollenmykorrhizen



Gabelmykorrhizen mit weißem, wolligem Mycel



Gabelmykorrhizen, weiß, glatt



Gabelmykorrhizen, rötlichbraun



Gabelmykorrhizen, braun, dünn



Gabelmykorrhizen, schwarz, dünn



Gabelmykorrhizen, grau



Gabelmykorrhizen, schwefelgelb

Gabelmykorrhizen mit abstrahlendem Mycel: rosa



Gabelmykorrhizen mit abstrahlendem Mycel: dottergelb

-  Gabelmykorrhizen mit abstrahlendem Mycel: weiß
-  Gabelmykorrhizen mit abstrahlendem Mycel: blaßgelb
-  rötlichbraune Mykorrhizen mit hellem, kompaktem Hyphenfilz
-  schwarze Mykorrhizen (Cenococcum-Typ)

**Abbildung 2:**

Vertikale Verteilung der Mykorrhizen in den wichtigsten Böden der subalpinen Stufe.

**Abbildung 3:**

Verteilung der Mykorrhizen in den Böden streugennutzter Fichtenwälder und ungenutzter Vergleichsbestände.

## ZUSAMMENFASSUNG

Mykorrhiza-Untersuchungen in subalpinen Zirbenwäldern erbrachten u. a. folgende Ergebnisse:

Zirben ohne Wurzelverpilzung kommen im Freiland nicht vor. Es gibt jedoch eine große Anzahl verschiedener Mykorrhizen, die beträchtliche Unterschiede in Form, Farbe und Bau des Pilzmantels oder in der Verzweigung, also in ihrer Wuchsform aufweisen. Typische Wuchsformen werden als Mykorrhiza-Typen bezeichnet; der Begriff des Mykorrhiza-Typs ermöglicht es, die Vielfalt der Mykorrhizen zu ordnen und Vergleiche ihrer Ökologie anzustellen. Die Typen unterscheiden sich auch durch ihr Speichervermögen für anorganische Salze, besonders Phosphor und Kali.

In verschiedenen Bodentypen unterscheidet sich der Mykorrhiza-Besatz qualitativ und quantitativ (Flächenkartierung, horizontweise Abundanzschätzung).

Am Beispiel streugennutzter Fichtenwälder wird die Brauchbarkeit der Methode für praktische Untersuchungen in begrenzten Beständen erprobt; dabei wird als eine der wesentlichen ertragsmindernden Wirkungen der Streunutzungen die Schädigung des Mykorrhizabesatzes aufgezeigt.

## SUMMARY

Among other things, mycorrhiza research in subalpine cembran pine forests has produced the following results:-

Cembran pine without mycorrhiza do not occur naturally.

There are a large number of different mycorrhiza which exhibit considerable differences in form, colour and construction of the mycelial layer or in branching, as well as in growth form. Typical growth forms are described as mycorrhiza-types; the concept of types makes it possible to bring some order to the mass of mycorrhiza and to compare their ecology. The types are further distinguished by their ability to store inorganic salts, especially those containing phosphorus and potassium.

In different soil types the proportion of mycorrhiza-bearing roots is distinguished qualitatively and quantitatively (areal mapping, horizontal distribution estimates).

As an example the usefulness of the method for practical investigations in stands of limited area will be tested in spruce forest from which litter is removed. By this means it will be demonstrated that damage to mycorrhizal populations is one of the essential production-lowering effects of litter removal.

## RÉSUMÉ

On ne trouve pas de pins cimbres sans bouts de racines mycorrhizés en pleine campagne. Il existe cependant un grand nombre de mycorrhizes qui diffèrent considérablement par la forme, la couleur et la structure ou les ramifications, c'est-à-dire la forme de croissance. Les formes caractéristiques sont appelées mycorrhizes-types. Cette désignation permet de classer la multitude de mycorrhizes et de comparer leur écologie. Les types se distinguent également par leur capacité d'absorption des sels anorganiques, surtout le phosphore et la potasse.

Dans les différents types de sol la mycorrhization se distingue du point de vue qualitatif et quantitatif (enregistrement de la superficie, taxation de l'abondance).

L'utilité de la méthode pour les examens pratiques d'effectifs limités est éprouvée à l'exemple des forêts d'épicéas à exploitation éparpillée. On a constaté ici qu'un des facteurs essentiels de la diminution de rendement des forêts exploitées partiellement consiste dans la lésion de la mycorrhization.

## Р е з ю м е

Исследования микориз в субальпийских лесах сибирского кедрa привели к следующим результатам:

В естественных условиях не встречаются кедрy, корни которых не заселены грибами. Но существует большое число микориз, различающихся как формой, цветом и строением грибового чехла и разветвлением, так и формой произрастания. Характеристические формы произрастания называются т и п а м и микориз. Понятие типа микоризы дает возможность упорядочения многообразности микориз и сравнения их экологии. Типы различаются друг от друга тоже и способностью накопления неорганических солей, особенно фосфора и калия.

На различных почвенных типах обрастание микоризами проявляет и качественные, и количественные различия (определимые картографической регистрацией и оценкой плотности обрастания по горизонтам).

Годность этого метода для практических исследований в ограниченных древостоях исследуется на примере сосновых лесов, в которых отбирается подстилка. При этом показано, что повреждение нароста микориз является одной из существенных причин уменьшения производительности в лесах, подстилка которых утилизируется.

## DISKUSSION

- DONAUBAUER:** Von manchen pathogenen Pilzen ist bekannt, daß ihre Virulenz durch ein bestimmtes Nährstoffangebot in der künstlichen Kultur, positiv oder negativ modifiziert werden kann. Im Zusammenhang mit dem Vortrag Frau Dr. GÖBLs möchte ich die Frage stellen, ob eine ähnliche Beeinflussung der Mykorrhiza durch mineralische Dünger festgestellt worden ist?
- GÖBL:** Wir haben darüber einige Ergebnisse und ich kann bereits sagen, daß die Mykorrhizen auf harmonische Düngung recht gut ansprechen und zwar vertragen interessanterweise die sogenannten besseren Mykorrhizatyphen höhere Düngergaben als schlechte Typen. Knollenmykorrhizen z. B. vertragen mehr Stickstoff, Phosphor und Kali (sie speichern ja auch mehr Nährstoffe) wie die schwarzen Mykorrhizen oder irgendwelche andere Typen, die ich Ihnen gezeigt habe.
- DONAUBAUER:** In der Literatur wird ein pH-Wert von unter 5,5 als günstig für die Anzucht von Koniferen erachtet. Hat der pH-Wert auf die Mykorrhizabildung oder auf den Typus irgend einen Einfluß?
- GÖBL:** Ja, er hat einen Einfluß. Verschiedene Pilze können nur bei bestimmten pH-Werten gedeihen; nach neueren australischen Untersuchungen kommt es dabei unter Umständen nicht so sehr auf den pH-Wert als auf den Nitratgehalt der Böden an, aber wir haben darüber keine eigenen Untersuchungen.
- MEYER:** Nach diesen australischen Untersuchungen können im neutralen oder schwach alkalischen Bereich Mykorrhizen auftreten, wenn gleichzeitig die Nitrifikation gering bleibt. LOBANOW fand im alkalischen Kastanosem in Rußland an Eichen üppige Mykorrhizaentwicklung. Das Gros der Pilze hat zwar ein Optimum im schwach saurem Bereich, aber es ist bekannt, daß viele Pilze auch in Kalkböden ohne weiteres gedeihen können.
- GÖBL:** Es gibt z. B. auch in Pflanzgärten bestimmte Mykorrhizapilze, die am besten bei höheren pH-Werten (etwa um 7) gedeihen. Interessant ist außerdem, daß die Pilzmanteldicke bestimmter Mykorrhizatyphen vom pH-Wert des Bodens oder von der Art der Düngung beeinflusst wird; dicke Pilzmäntel können mehr Nährstoffe speichern!
- JELEM:** Haben Sie auch Mykorrhiza-Untersuchungen in gedüngten Beständen gemacht?
- GÖBL:** Bis jetzt noch nicht, aber Untersuchungen der Mykorrhiza-Verhältnisse in gedüngten Versuchsflächen sind bereits geplant.
- MEYER:** Zur Frage der Düngung möchte ich noch einiges ergänzen: Der Forstmann muß oft aus arbeitstechnischen Gründen größere Düngermengen auf einmal in den Wald bringen und kann nicht die gleiche Menge in mehreren kleinen Gaben verabreichen. Eine überreiche Düngung kann sich besonders in Böden, die humusarm sind und eine geringe Adsorptionskapazität besitzen, schädlich auf die Mykorrhiza auswirken. Man sollte also besonders auf sandigen Böden vorsichtig sein mit einer zu großen Düngung, die auf einmal gegeben wird. Daher wäre es angebracht - gerade was die Stickstoffdüngung betrifft - einen der neuen schwer löslichen Dünger zu verwenden.
- ECKHART:** Wie wir gehört haben, bildet eine Zirbenverjüngung am natürlichen Standort ihre spezifischen Mykorrhizen aus. Angenommen, ich ernte in diesem Gebiet und mache unter halbwegs normalen Verhältnissen eine Saat im Forstgarten. Müssen nun von vorne herein Mycelien der Pilze, die am natürlichen Standort Mykorrhizen bilden, vorhanden sein oder entstehen bei der Pflanzenanzucht im Forstgarten auch andere Mykorrhizen?

- MEYER: Im Forstgarten hat man oft andere Mykorrhizen, die später nicht mehr auftreten. Im Extrem ist das dort der Fall, wo wir reine Baumschulgebiete haben, wo man sich nur mit der Anzucht von Forstpflanzen befaßt, wie z. B. in der Umgebung von Hamburg.
- ECKHART: Darauf wollte ich eigentlich hinaus. Das bedeutet doch, daß man aus dem Forstgarten für die Aufforstung Pflanzenmaterial mit einem für den Standort weniger geeigneten Mykorrhizenbesatz bekommt.
- GÖBL: Deshalb wurden ja die Untersuchungen der Jungpflanzen im Gelände durchgeführt. Wir können die Mykorrhizotypen aus den Aufforstungsgebieten vergleichen erstens mit den natürlichen Typen aus den Pflanzgärten und zweitens mit den Typen, die wir durch künstliche Impfung in den Pflanzgarten hineinbringen können. Man kann entscheiden, ob eine Impfung überhaupt notwendig ist oder ob im Pflanzgarten entsprechende Pilze vorhanden sind.
- MEYER: Sie erwähnten bei den schwarzen Pilzen, daß sie ein außerordentliches Anreicherungsvermögen für Calcium haben. Wie verhält es sich nun mit dem Calcium-Gehalt des Bodens?
- GÖBL: Ich erwähnte, daß diese Probe im Gegensatz zu den meisten anderen - von einem Kalk-Standort stammt. Unsere diesbezüglichen Untersuchungen sind noch im Anfangstadium, aber es ist anzunehmen, daß die Mykorrhizen, bzw. die Mykorrhizotypen bezüglich der Nährstoffe auf verschiedenen Standorten verschiedenes Auswahlvermögen zeigen.

## LITERATUR

- BERTALANFFY L. von 1950: The Theory of Open Systems in Physics and Biology, II/2872, 23 29. Ottawa
- GÖBL F. 1965: Die Zirbenmykorrhiza im subalpinen Aufforstungsgebiet. Cbl.f.d.ges. Forstwesen, 82, 2
- GÖBL F. 1965: Mykorrhiza-Untersuchungen in einem subalpinen Fichtenwald. Mitt.d.Forstl.Bundesversuchsanstalt, 66
- GÖBL F. 1966: Beobachtungen über einen Wurzelschnitt bei Zirbenjungpflanzen. Cbl.f.d.ges. Forstwesen, 83, 2
- HARLEY J.L. 1956: Die Mykorrhiza der Waldbäume. Endeavour, Januar 1965
- MOSER M. 1959: Beiträge zur Kenntnis der Wuchsstoffbeziehungen im Bereich ectotropher Mykorrhizen II. Arch.f.Mikrobiologie, 34
- NEUWINGER I. und CZELL A. 1959: Standortsuntersuchungen in subalpinen Aufforstungsgebieten. Forstwiss. Centralbl. 78. 11/12
- SLANKIS V. 1963: Der gegenwärtige Stand unseres Wissens von der Bildung der ectotrophen Mykorrhiza bei Waldbäumen. Mykorrhizasymposium Weimar 1960
- WITTICH W. 1954: Die Melioration streugennutzter Böden. Fw.Cbl. 73, 211 232