

DIE EKTOTROPHE ERNÄHRUNGSWEISE AN DER WALDGRENZE

Ectotrophic nutrition at timberline

La nutrition ectotrophe à la limite boisée

Эктотрофный тип питания на границе леса

von

M. MOSER

Anschrift des Verfassers:

Univ.-Prof. Dr. M. MOSER

Forstliche Bundesversuchsanstalt Wien

Außenstelle für subalpine Waldforschung in Innsbruck

Bodenbiologisches Labor

Langgasse 64

A-6460 Imst

1. EKTOTROPHER UND ANEKTOTROPHER BAUMTYPUS

Die Bedeutung der Pilze für das Leben des Waldes wird mit der Vertiefung unserer Kenntnisse über die Aktivität der Pilze als Streuabbauer einerseits, als Symbiosepartner für die Waldbäume andererseits, immer mehr offenbar. Und auch die forstliche Praxis beginnt sich in zunehmendem Maße für die Möglichkeiten der Nutzbarmachung dieser Erkenntnisse für die Forstwirtschaft zu interessieren. Speziell ist es die Mykorrhizafrage, die hier immer mehr Beachtung findet. Besonders gewinnt diese in Ländern, in denen der Anbau ausländischer Holzarten in großem Umfang betrieben wird, aber auch bei der Wiederaufforstung von entwaldeten Gebieten und Ödflächen sehr stark an Bedeutung.

Wenn wir in Europa im Zusammenhang mit Forstfragen von Mykorrhiza sprechen, so meinen wir in der Regel die ektotrophe Mykorrhiza mit ihren zahlreichen Typen (siehe z. B. DOMINIK 1959, GÖBL 1965 a, 1965 b, 1965 c). Bei ihr wird die mehr oder weniger unter Einwirkung des Pilzes umgeformte Kurzwurzel von einem Pilzmantel umspinnen. Der Pilz dringt jedoch nicht oder nur in Ausnahmefällen in die Zellen der Wurzel ein. Sie wird zum überwiegenden Teil von höheren Pilzen, vor allem Basidiomyceten gebildet, besonders von Vertretern aus der Familie der Röhrlinge (Boletaceae), aus den Gattungen *Russula*, *Lactarius*, *Amanita*, *Cortinarius*, *Inocybe*, z. T. *Tricholoma* und einigen anderen, ferner verschiedenen Gastromyceten.

Dem gegenüber kennen wir die sogenannte endotrophe Mykorrhiza. Bei dieser lebt der Pilz meist zum größeren Teil in den Zellen des Wirtes und nur relativ spärliche Verbindungshyphen stehen für die Aufnahme von Wasser und Nährstoffen aus der Umgebung der Wurzel zur Verfügung. Wohl mögen auch diese Mykorrhizatypen eine gewisse Bedeutung für die Ernährung eines Baumes haben. Allem Anscheine nach sind sie jedoch ernährungsphysiologisch weniger wirksam als die ektotrophen Typen und in manchen Entwicklungsphasen können sie selbst in ausgesprochenen Parasitismus umschlagen. Die Pilze, von denen die endotrophen Mykorrhizen gebildet werden, gehören z. T. niederen Gruppen an. Vielfach sind Phycomyceten daran beteiligt, von Basidiomyceten u. a. Vertreter der Gattungen *Marasmius*, *Armillariella* u. a. Im einzelnen wissen wir heute über diesen Typus noch sehr wenig, soweit es Waldbäume betrifft.

Schließlich gibt es auch noch Bäume, die überhaupt pilzfrei leben, doch ist die Grenze gegenüber mykotrophen Arten oft unscharf und solange wir über die Wirkungsweise der verschiedenen endotrophen Typen noch so wenig wissen, wollen wir bei Waldbäumen die endotrophen und die pilzfreien als anektotroph oder "nicht ektotroph" zusammenfassen.

Im Hinblick auf die Erforschung der mykotrophen Beziehungen zwischen Pilz und Baum können wir drei Stufen unterscheiden:

1. die phytosoziologische, die Kenntnisse über die Vergesellschaftung von bestimmten Pilzarten (bzw. Gattungen) und bestimmten Phanerogamen zu erarbeiten hat.

2. die experimentelle, die einerseits den labormäßigen Nachweis der Symbiose mittels Reinkulturen erbringt und Kenntnisse über Physiologie und Biochemie der Mykorrhiza schafft, also die Beobachtung aus der ersten Stufe auf eine gesicherte Basis stellt. Sie baut aber ihrerseits auf die Ergebnisse der phytosoziologischen Beobachtungen auf.

3. die phytogeographisch-arealkundliche, die letztlich aus der Kenntnis der Gesamtareale von Phanerogamengattungen (bzw. -arten) einerseits und von Pilzgattungen (bzw. -arten) andererseits Schlüsse über symbiontische Zusammenhänge in weltweitem Maßstab zu ziehen versucht.

Um aus phytosoziologischen Untersuchungen Schlüsse über den Mykorrhizismus ziehen zu können, geht man in der Weise vor, daß in wohl definierten Waldgesellschaften die Pilze nach Art, Häufigkeit und Verteilung erfaßt werden. Da wir dazu auf die von Jahr zu Jahr in Abhängigkeit vom Klima und anderen Umweltfaktoren stark schwankende Fruktifikation angewiesen sind, werden nach unseren Erfahrungen dafür Zeiträume von mindestens drei Jahren (bei Aufnahmen in Abständen von 2 - 3 Wochen) benötigt. Aus dem abstrahierenden Vergleich solcher Aufnahmen aus verschiedenen Beständen mit vergleichbaren Umweltbedingungen können Schlüsse auf die Vergesellschaftung der Arten gezogen werden. Also sehr stark vereinfacht ausgedrückt, wenn wir vom Artenbestand eines Zirben-Lärchen-Fichten-Mischwaldes den Artenbestand von reinen Fichten- oder beziehungsweise und Lärchenbeständen mit vergleichbaren Umweltbedingungen subtrahieren, bleiben uns die als Begleitpilze der Zirbe in Frage kommenden Arten übrig. Davon sind dann noch die auszuscheiden, die als reine Nadel- oder Streuabbauer die Zirbe begleiten. Dies ergibt nun einerseits die Grundlagen für die experimentellen Arbeiten und deren Anwendung für die Praxis, andererseits die nötigen Grunderfahrungen für die arealkundlichen Arbeiten. Selbstverständlich kann man dann je nach dem gesteckten Arbeitsziel noch weiter differenzieren (z. B. nach Exposition, Boden, Höhenlage u. a.) und daraus wesentliche Ergeb-

nisse für die Anwendung in der Praxis erzielen. Denn hier bekommen wir dann Hinweise, ob ein Pilz dem Baumpartner in alle Gesellschaften zu folgen vermag oder ob er speziellere ökologische Standortsansprüche stellt, d. h. also, ob er in der Praxis universell oder nur beschränkt anwendbar ist.

Machen wir nun den Schritt zur phytogeographischen Stufe. Voraussetzung für diese sind einerseits die durch soziologische Beobachtungen erarbeiteten Erfahrungen, andererseits Untersuchungen über den morphologischen Verpilzungstypus der Wurzeln an den Bäumen, also Untersuchungen, wie sie von GÖBL (1965 a, b, c) durchgeführt wurden, wenn auch zunächst meist in viel einfacherer Form.

Der großräumige Arealvergleich von Baumarten bzw. -gattungen und Pilzarten (bzw. -gattungen) erlaubt wiederum Schlüsse über den Grad und die Konstanz der Bindung der Symbiosepartner aneinander, er läßt, wie SINGER (1963) bemerkt, eine Generalisierung der mit anderen Methoden gewonnenen Ergebnisse zu. Sie zeigt uns, ob eine Pilzart ihrem Baumpartner im gesamten natürlichen Areal und bei künstlicher Erweiterung über dieses hinaus zu folgen vermag, d. h. ob er über eine entsprechend weite ökologische Amplitude verfügt. So weist SINGER (1963) darauf hin, daß z. B. *Suillus luteus* der Kiefer (*Pinus silvestris*) praktisch überall hin zu folgen vermag, *S. granulatus* und *brevipes* hingegen nur unter bestimmten Umweltbedingungen. Ähnliche Beispiele ließen sich zahlreich anführen, doch würde dies in diesem Rahmen zu weit führen. Für die Praxis sind daraus vor allem dann wichtige Hinweise abzuleiten, wenn mit exotischen Pflanzen gearbeitet wird, bzw. in einem Gebiet ektotropher Wald fehlt.

SINGER und MORELLO (SINGER und MORELLO 1960, SINGER 1963) haben den Begriff des "Ektotroph" geprägt und sehen darin einen den Flechten vergleichbaren Organismenkomplex zwischen einem Pilz und einem Baum, der mit dem Namen der beiden Komponenten zu bezeichnen wäre (z. B. *Larix decidua*/*Suillus grevillei*) und wiesen auf die Möglichkeit einer vhorologischen Betrachtungsweise des Mykorrhizaproblems hin. Der Begriff des "Ektotrophs" ist bestimmt für die Betrachtung des Einzelfalles sehr zweckmäßig, doch darf man ihn meiner Meinung nach nicht zu scharf fassen, und ich spreche lieber von einem "ektotrophen Baumtypus". Denn im Gegensatz zur Flechte ist die Bindung der beiden Partner viel weniger streng, ein einziges Baumindividuum kann gleichzeitig eine ganze Reihe verschiedener Pilzpartner haben (u. U. ist auch der umgekehrte Fall möglich), und die formative Wirkung ist im Vergleich zur Flechte fast null, d. h. sie bezieht sich nur auf einen Bruchteil von jedem der beiden Partner.

Die Tabelle I bringt einen Überblick über die Baumgattungen,

Tab. I: Übersicht über die ektotrophen Baumgattungen

PINACEAE	FAGALES	ROSACEAE
Abies	FAGACEAE	(Dryas)
Keteleeria	Fagus	Pyrus
Pseudotsuga	Trigonobalanus	Malus
Tsuga	Nothofagus	(Crataegus)
Picea	Castanea	CESALPINIACEAE
Pseudolarix	Castanopsis	Gilbertiodendron
Larix	Lithocarpus	Brachystegia
Cedrus	Pasania	Afzelia
Cathaya	Quercus	Monopetalanthus
Pinus	BETULACEAE	Anthonotha
CUPRESSACEAE	Alnus	Paramacrolobium
Juniperus	Betula	Julbernardia
	Corylus	MYRTACEAE
	Carpinus	Eucalyptus
	Ostrya	TILIACEAE
	Ostryopsis	Tilia
	SALICALES	ERICACEAE
	SALICACEAE	(Vaccinium)
	Salix	(Arctostaphylos)
	Populus	

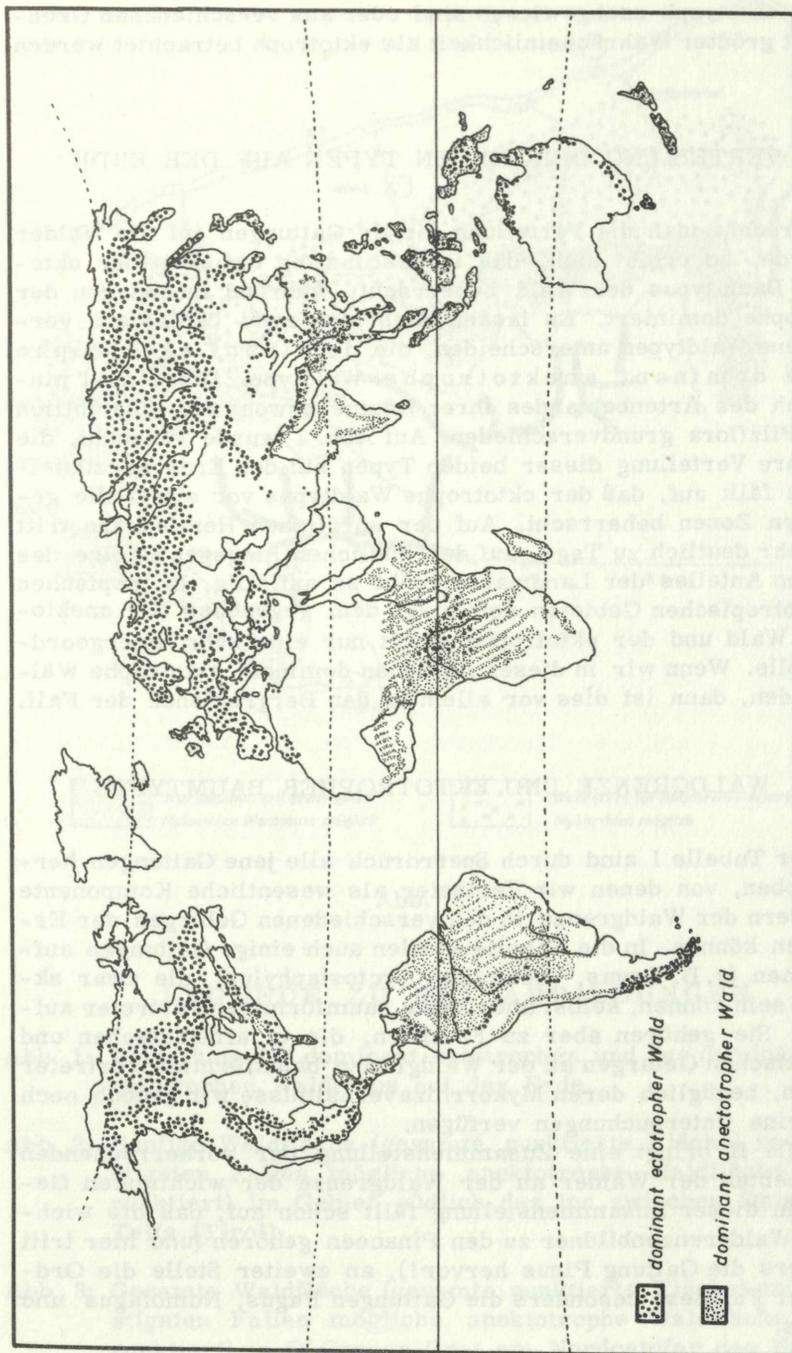


Abb. 1

die als ektotroph nachgewiesen sind oder aus verschiedenen Gründen mit größter Wahrscheinlichkeit als ektotroph betrachtet werden dürfen.

2. VERTEILUNG DER BEIDEN TYPEN AUF DER ERDE

Untersucht man die Verteilung dieser Gattungen auf die Wälder der Erde, so ergibt sich, daß in bestimmten Gebieten der ektotrophe Baumtypus den Wald beherrscht, während in anderen der endotrophe dominiert. Es lassen sich also zwei ökologisch verschiedene Waldtypen unterscheiden, die dominant ektotrophe und die dominant anektotrophe Waldtype. Diese sind hinsichtlich des Artenbestandes ihrer Bäume sowohl wie hinsichtlich ihrer Pilzflora grundverschieden. Auf Abb. 1 wurde versucht, die ungefähre Verteilung dieser beiden Typen auf der Erde darzustellen. Es fällt auf, daß der ektotrophe Waldtypus vor allem die gemäßigten Zonen beherrscht. Auf der nördlichen Hemisphäre tritt dies sehr deutlich zu Tage, auf der südlichen hingegen infolge des geringen Anteiles der Landmasse nicht so auffällig. In tropischen und subtropischen Gebieten dominiert dem gegenüber der anektotrophe Wald und der ektotrophe spielt nur eine sehr untergeordnete Rolle. Wenn wir in diesen Regionen dominant ektotrophe Wälder finden, dann ist dies vor allem in den Bergregionen der Fall.

3. WALDGRENZE UND EKTOTROPHER BAUMTYPUS

In der Tabelle I sind durch Sperrdruck alle jene Gattungen hervorgehoben, von denen wir Vertreter als wesentliche Komponente in Wäldern der Waldgrenze in den verschiedenen Gebirgen der Erde finden können. In die Tabelle wurden auch einige Gattungen aufgenommen (z. B. *Dryas*, *Vaccinium*, *Arctostaphylus*), die zwar ektotroph sein können, selbst aber keine baumförmigen Vertreter aufweisen. Sie gehören aber zu Familien, die in afrikanischen und ostasiatischen Gebirgen an der Waldgrenze baumförmige Vertreter besitzen, bezüglich deren Mykorrhizaverhältnisse wir jedoch noch über keine Untersuchungen verfügen.

Tabelle II bringt eine Zusammenstellung der vorherrschenden Komponenten der Wälder an der Waldgrenze der wichtigsten Gebirge. In dieser Zusammenstellung fällt schon auf, daß die wichtigsten Waldgrenzenbildner zu den Pinaceen gehören (und hier tritt besonders die Gattung *Pinus* hervor!), an zweiter Stelle die Ordnung der Fagales, besonders die Gattungen *Fagus*, *Nothofagus* und *Quercus*.

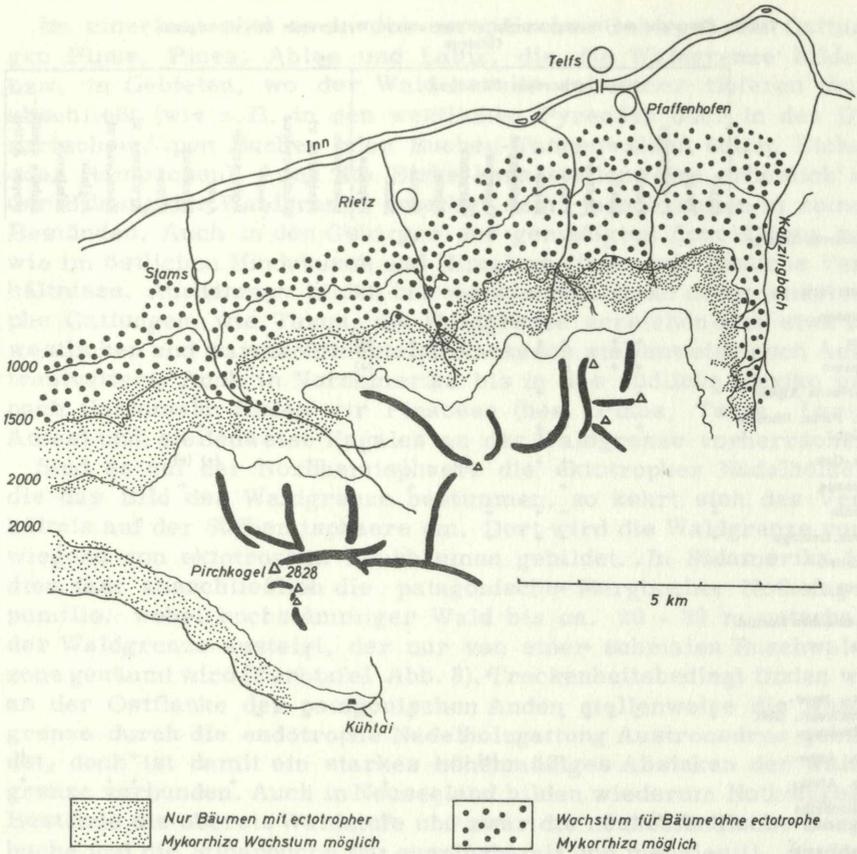


Abb. 2

LEGENDE ZU DEN ABBILDUNGEN

- Abb. 1: Verteilung des dominant ektotrophes und des dominant anektotrophes Waldtypus auf der Erde.
- Abb. 2: Heutige Waldfläche (gesamte punktierte Fläche) und günstigsten Falles mögliche anektotrophe Waldfläche (grob punktiert) im Gebiet südlich des Inn zwischen Stams und Telfs (Tirol).
- Abb. 3: Gesamte Waldfläche (gesamte punktierte Fläche) und günstigsten Falles mögliche anektotrophe Waldfläche (grob punktiert) in O' Connor-Grat am Nordostufer des Nahuel-Huapi-Sees, Patagonien.

Tab. II: Übersicht der Baumgattungen an der oberen Waldgrenze der wichtigeren Gebirge

	obligat ektotrophe Gattungen																											
	Abies	Tsuga	Pseudotsuga	Picea	Larix	Cedrus	Pinus	Fagus	Nothofagus	Quercus	Carpinus	Alnus	Betula	Salix	Populus	Eucalyptus x)	Juniperus x)	Austrocedrus	Taxus	Fodocarpus	Acer	Fraxinus	Ulmus	Ericaceae x)	Rosaceae x)	Juglans	Sambucus	andere anektotrophe Arten
Nordeurop. Gebirge																												
Ural															(+)													
Franz. Jura															(+)						(+)							
Pyrenäen																												
Alpen												(+) +			(+)													
Karpaten															(+)													
Dinarische Alpen																												
Rila, Pirin, Rhodope-Geb.																												
Jaila-Geb.												(+)									(+)	(+)						
Kaukasus																												
Apennin																												
Griech. Gebirge																												
Anatolien																												
Taurus												(+) +																
Armenisches Hochld.																												
Atlas																												
Rif																												
West-, Nord-, Zentralasiat. Geb. u. Himalaya																												
Trop. Asien												(+)																
Trop. Afrika																												
Nordamerika Cordilleren																												
Mittelamerika																												
Südamerika nördl. d. 36. Breitengrades																												
Patagonien, Südchile																												
Neuseeland																												
Tasmanien, Australien																												

x) einige Vertreter ektotroph oder zumindest fakultativ ektotroph

Im einzelnen sind es in den europäischen Gebirgen die Gattungen *Pinus*, *Picea*, *Abies* und *Larix*, die die Waldgrenze bilden, bzw. in Gebieten, wo der Wald bereits mit einer tieferen Stufe abschließt (wie z. B. in den westlichen Pyrenäen oder in den Dinarischen Alpen Buchen oder Buchen-Tannenwälder, selten Eichen oder Heimbuchen). Auch die Birke kann stellenweise erheblich an der Bildung der Waldgrenze beteiligt sein, jedoch selten in reinen Beständen. Auch in den Gebirgen der gemäßigten Zone Asiens sowie im östlichen Hindukusch und Himalaya finden wir ähnliche Verhältnisse. Ausnahmen bilden nur manche Stellen an denen endotrophe Gattungen, wie *Taxus*, die Waldgrenze erreichen oder etwa im westlichen und warmkontinentalen Kaukasus stellenweise auch *Acer trautvetteri*. Auch in Nordamerika bis in das südliche Mexiko und nach Guatemala finden wir Pinaceen (bes. *Pinus*, *Tsuga*, *Larix*, *Abies*) und stellenweise *Fagales* an der Waldgrenze vorherrschen.

Sind es auf der Nordhemisphaere die ektotropen Nadelhölzer, die das Bild der Waldgrenze bestimmen, so kehrt sich das Verhältnis auf der Südhemisphaere um. Dort wird die Waldgrenze vorwiegend von ektotropen Laubbäumen gebildet. In Südamerika ist dies fast ausschließlich die patagonische Bergbuche, *Nothofagus pumilio*, wobei hochstämmiger Wald bis ca. 20 - 30 m unterhalb der Waldgrenze ansteigt, der nur von einer schmalen Buschwaldzone gesäumt wird (Farbtafel Abb. 8). Trockenheitsbedingt finden wir an der Ostflanke der patagonischen Anden stellenweise die Waldgrenze durch die endotrophe Nadelholzgattung *Austrocedrus* gebildet, doch ist damit ein starkes höhenmäßiges Absinken der Waldgrenze verbunden. Auch in Neuseeland bilden wiederum *Nothofagus*-Bestände die oberste Waldstufe und zwar die neuseeländische Bergbuche und die Silberbuche (*N. cunninghamii* und *menziesii*). Ähnlich liegen die Verhältnisse auch in Tasmanien und Südaustralien. Für ungestörte Bergwälder wird eine Zusammensetzung aus *Nothofagus cunninghamii* und *Atherosperma* mit Dominanz von *Nothofagus* angegeben, in in längeren Zwischenräumen durch Waldbrände gestörten Beständen aus *Eucalyptus obliqua*, *Nothofagus* und *Atherosperma* mit einer Dominanz von *Eucalyptus* (WALTER 1960). In *Eucalyptus* haben wir eine Baumgattung, die anscheinend sowohl ektotrophe als endotrophe Symbiose eingehen kann und bisweilen, zumindest bei einigen Vertretern, auch pilzfrei leben kann. Im natürlichen Areal scheinen mit ihr an ektotropen Pilzen besonders Vertreter der Gastromyceten, Boletaceen, Arten der Gattungen *Cortinarius*, *Amanita*, *Russula*, *Lactarius* u. a. vergesellschaftet zu sein (PRYOR 1956, LEVISOHN 1958, SMITH u. POPE 1934, CLELAND 1935 u. a.).

Etwas anders werden die Verhältnisse in subtropischen und tropischen Gebieten. Auch anektotrophe Gattungen tauchen an der Waldgrenze auf. Ein Beispiel bietet uns hierfür die Gattung *Podocarpus*,

eine endotrophe Nadelholzgattung die in afrikanischen Gebirgen (z. B. Ruwenzori, Kilimandscharo u. a.) und stellenweise (meist allerdings unter nicht ganz natürlichen Verhältnissen) in Südamerika eine Rolle spielt. Dazu kommen noch verschiedene Arten, über deren Mykotrophismus wir so gut wie gar nichts wissen, die aber z. T. möglicherweise zumindest fakultativ ektotroph sein könnten wie z. B. verschiedene arborescente Ericaceen in afrikanischen Gebirgen und den Bergen Indonesiens und Malaysias oder der Philippinen oder etwa die Rosaceae *Hagenia* in Afrika. Diese Möglichkeit ist deshalb gegeben, da diese Familien zwergstrauchförmige Vertreter an Waldgrenzen besitzen, die z. T. obligat, z. T. fakultativ ektotrophe Mykorrhiza bilden (z. B. *Dryas* als Vertreter der Rosaceen, *Vaccinium* und *Arctostaphylos* als Vertreter der Ericaceen).

In Mittelamerika von Mexiko an die ganzen Anden entlang bis nach Nordwest-Argentinien bildet die baumförmige, sehr raschwüchsige Andenerle (*Alnus jorullensis*) stellenweise an der Waldgrenze größere Bestände, einen eigenen Waldgürtel, der von HUECK (1961) mit dem Lärchen-Zirbengürtel der Alpen verglichen wurde. Wir haben in der Andenerle eine Baumart, die einerseits mit Actinomyceten, andererseits mit ektotrophen Pilzen (verschiedenen Cortinariuss-Arten, *Lactarius*, *Alnicola* u. a.) in Symbiose lebt, teilweise also mit denselben oder sehr nahestehenden Pilzarten wie nordamerikanische und europäische Erlenarten.

Das Hochland in den Anden Boliviens und Perus wird heute von Hochsteppen, den Paramos eingenommen. Wie Pflanzversuche zeigen, ist Baumwuchs in diesen durchaus möglich, und es ist dementsprechend die Frage umstritten, ob sie früher Waldland waren. ELLENBERG (1958) nimmt an, daß sie einmal in Peru bis ca. 4.500 m hinauf bewaldet waren. Demgegenüber gibt TROLL (1959) zwar zu, daß der Waldanteil früher größer war, vertritt aber die Ansicht, daß die Paramos selbst niemals Waldland waren. Pflanzungen mit *Eucalyptus globosus* haben in diesen Gebieten jedenfalls die Möglichkeit eines Baumwuchses erwiesen. Ich erwähne dies hier deshalb, weil diese Versuche mit einer *Eucalyptus*-Art, einer wie oben schon erwähnt fakultativ ektotrophen Baumgattung durchgeführt wurden.

Im ganzen gesehen läßt sich zusammenfassend sagen, daß in den gemäßigten Zonen die Waldgrenze fast ausschließlich von Bäumen mit ektotropher Mykorrhiza gebildet wird, daß in den übrigen Gebieten dieser Baumtypus zumindest stellenweise auch einen starken, bisweilen sogar dominierenden Anteil bei der Bildung der Waldgrenze stellt.

Die Bedeutung dieser Erscheinung wird einem erst dann richtig klar, wenn man sich überlegt, wie die Waldgrenze heute verlaufen würde, wenn es den ektotrophen Waldbaumtypus nicht gäbe. Abb. 2

bringt eine Karte mit einem Ausschnitt aus dem Oberinntal zwischen Telfs und Stams südlich des Inn und mit dem Kühtai als südliche Begrenzung. In dieser Karte wurde einerseits versucht, die ungefähre gegenwärtige Waldfläche (unter Außerachtlassung der von Wald eingeschlossenen Landwirtschaftsflächen) zu ermitteln, wobei nur die tatsächliche, nicht die mögliche obere Waldgrenze berücksichtigt wurde (gesamte grob und fein punktierte Fläche). Die grob punktierte Fläche entspricht jenem Areal, das unter günstigsten Bedingungen von heimischen anektotrophen Holzarten (das sind bei und vor allem Bergahorn, Bergulme, Esche) besiedelt werden könnte. Die fein punktierte Fläche würde bei Fehlen des ektotrophen Mykorrhizatypus waldfrei bleiben. Es ist also die Zone, die sich nur die Kombination von Baum mit ektotrophem Pilz zu erobern vermag.

In der Abb. 3 ist ein ähnliches Beispiel für die Südhemisphaere ausgearbeitet und zwar für den O' Connor-Grat am NO-Ufer des NahuelHuapi-Sees in Patagonien (in Anbetracht des Fehlens geeigneter Kartenunterlagen nur sehr grob auf Grund von Panoramaaufnahmen). Bei Fehlen der ektotrophen Nothofaguswälder würde in diesem Gebiet der Wald zu einem anektotrophen Nadel-Laub-Mischwald, der die Obergrenze des heutigen immergrünen Nothofaguswaldes (Farbtafel Abb. 9) nur wenig übersteigen würde (grob punktierte Fläche in Abb. 3). Der größte Teil des heute vom laubabwerfenden Nothofagus pumilio (patagonische Bergbuche) eingenommenen Areals würde waldfrei bleiben. Die obere Grenze würde dann wahrscheinlich fast ausschließlich von Nadelhölzern (*Austrocedrus*, *Araucaria*) gebildet werden (die auf der Südhemisphaere sämtlich endotrophe Mykorrhiza vom "Perlschnurtypus" aufweisen).

So wie in diesen Beispielen würden die Verhältnisse in den gemäßigten Zonen fast überall liegen, und bei Fehlen des ektotrophen Waldtypus müßte sich die Waldfläche um mindestens 20 - 30 % verringern, bei Berücksichtigung mancher nicht die Waldgrenze betreffenden Fälle noch erheblich mehr.

4. URSACHEN DER ÜBERLEGENHEIT DES EKTOTROPHEN BAUMTYPUS

Diese Feststellungen werfen natürlich die Frage auf: wodurch sind ektotrophe Baumarten befähigt, in Gebirgslagen höher hinaufzusteigen, warum sind sie dem endotrophen oder dem pilzfreien Baumtypus überlegen?

Einige Hinweise lassen sich allenfalls aus Beobachtungen bei der Wiederbewaldung von entwaldeten Flächen wie etwa Brandflächen, Murbrüchen, Schutthalden, Blaiken etc. gewinnen. Es ist interes-

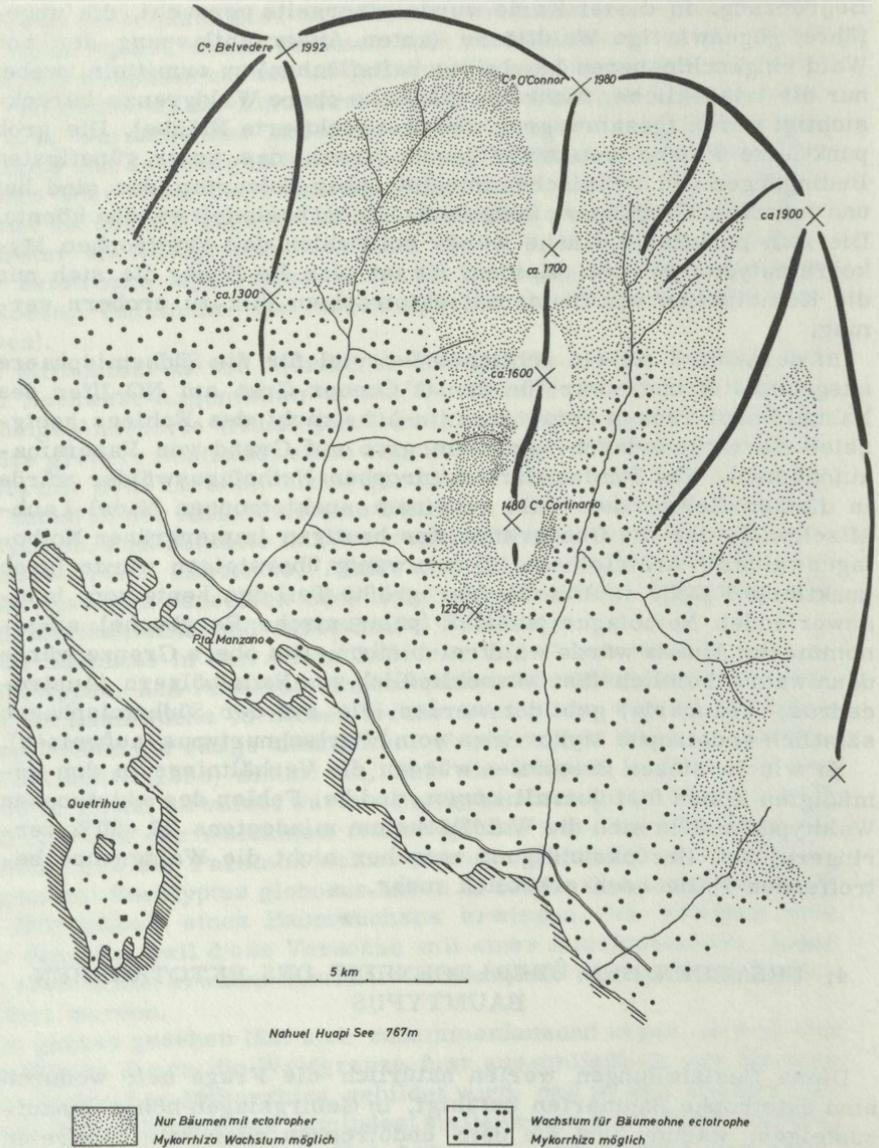


Abb. 3

sant, daß als erste für die ektotrophe Mykorrhizabildung überhaupt in Frage kommende Pilzgattung auf solchen Flächen häufig die Gattung *Laccaria* aufscheint (MOSER 1949, SINGER 1964). *Laccaria*-Arten sind sogenannte fakultative Mykorrhizabildner, die ohne Symbiose leben können aber auch in der Lage sind, ektotrophe Mykorrhiza zu bilden (MEYER 1963). Spezifische obligate Mykorrhizapilze scheinen erst zugleich mit oder nach dem ersten Auftreten der entsprechenden Baumpartner auf. Der ektotrophe Baumsämling kann also auf solchen Flächen immerhin relativ leicht auf fakultative Partner stoßen. Diese sind nicht auf die Symbiose angewiesen und geben dem Baum weniger als ein obligater Partner, können ihm aber unter solchen Bedingungen die erste Lebensphase, bis sich hochwertigere, obligate Mykorrhizapilze einstellen, erleichtern. Man kann solche Beobachtungen fast überall anstellen. Anders wird es, wenn wir die Konkurrenzfähigkeit ekto- und endotropher Pflanzen vergleichen wollen. Hierfür müssen wir Gebiete suchen, in denen ekto- und anektotrophe Baumarten gleiche Startbedingungen haben. Dies ist in Europa wohl fast nirgends gegeben. Wir können solche Beispiele aber etwa auf Waldbrandflächen in Patagonien finden (SINGER 1964). Und hier zeigen sich die ektotrophen den anektotrophen Bäumen klar überlegen und von den ektotrophen *Nothofagus*-pflanzen zeigten nur die gut verpilzten gesunde Farbe und gutes Wachstum. In diesem Zusammenhang sind auch Untersuchungen von SCHRAMM (1966) äußerst aufschlußreich, die im Zusammenhang mit der Wiederbewaldung der großen Tagbauschutthalden der Anthrazitgebiete Pennsylvaniens gemacht wurden. Nur zwei ökologische Pflanzengruppen waren in der Lage, diese fast oder ganz humusfreien Böden zu besiedeln, nämlich einerseits mit N-fixierenden Knöllchenbakterien oder Aktinomyceten in Symbiose lebende Pflanzen (Leguminosen, *Comptonia peregrina* und *Alnus glutinosa*) und andererseits ektotrophe Baumarten (*Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Betula*, *Populus*, *Quercus*, *Salix*). Alle Versuche mit endotrophen Bäumen schlugen fehl. SCHRAMM nimmt an, daß im Falle der ektotrophen Bäume die starke Vergrößerung der absorbierenden Oberfläche durch den Pilzpartner ihnen die Existenz auf diesen Böden ermöglicht. Auf jeden Fall erwiesen auch diese Beobachtungen die Überlegenheit der ektotrophen über die endotrophen Bäume und deuten darauf hin, daß die Ursache auf edaphischem Gebiet zu suchen ist. Dabei ist nicht uninteressant, daß einer der häufigen Mykorrhizabildner *Pisolithus* war, ein Pilz, der auch an der Waldgrenze in Patagonien vor allem an der äußersten Randzone auf oft nackten Böden als Mykorrhizapilz von *Nothofagus pumilio* auftrat.

ELLENBERG (1966) weist darauf hin, daß die Waldgrenze im Gebirge und im polnahen Flachland durch das Zusammenwirken sommerlicher und winterlicher Verhältnisse bedingt ist. Die neuen

Triebe der Bäume sind dann in der Lage voll auszureifen und der winterlichen Frostrocknis (LARCHER 1957) zu widerstehen, wenn die Vegetationsperiode warm und lang genug ist. Da die Ungunst des Sommers im Hochgebirge der entscheidende Faktor ist, ist die Grenze doch als Kältengrenze zu bezeichnen.

Und hier ist meines Erachtens auch die Ursache für die Überlegenheit der ektotrophen Bäume zu suchen, hier kann die Erklärung dafür gefunden werden, warum diese im Gebirge höher steigen als anektotrophe Bäume und die Waldgrenze einige hundert Höhenmeter nach oben verschieben. Die Kombination von Baum mit ektotrophem Pilz ist auch in einer verkürzten Vegetationsperiode, wie wir sie im Gebirge finden, im Stande, noch in größeren Höhenlagen die nötige Nährstoffmenge zu beschaffen, um ein Ausreifen der neuen Triebe und ihre Resistenz gegen Frostrocknis mehr oder weniger regelmäßig zu gewährleisten. Über dieser Zone kann dies wohl fallweise in besonders günstigen Vegetationsperioden eintreten, während in der Mehrzahl der Jahre Frostschäden die Zuwächse vernichten, da auch das Zusammenwirken mit dem Pilz nicht mehr zur Reifung der Triebe ausreicht. Dies ist dann im Bereich zwischen Wald- und Baumgrenze, also in der Kampfzone der Fall. Der pilzfreie Baum und der Baum mit endotropher Mykorrhiza mit einem nur zum kleinen Teil im Boden lebenden Pilz ist dazu nur bis in eine geringere Höhenlage im Stande, bei uns im Durchschnitt etwa bis gegen 1500 m.

Man kann also vom mikrobiologischen Standpunkt aus die Waldgrenze als jene Grenze bezeichnen, oberhalb der auch die Kombination von ektotrophem Pilz und Baum nicht mehr in der Lage ist, die für ein regelmäßiges, alljährliches, volles Ausreifen der jungen Triebe und damit die Erreichung der Wiederstandsfähigkeit gegen Frostrocknis nötige Menge an Nähr-, Mineralstoffen und Spurenelementen zu sichern.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine Untersuchung der Anteile der Baumarten mit ektotropher Mykorrhiza einerseits und solchen mit endotropher Mykorrhiza oder stets pilzfreien Wurzeln andererseits an der Zusammensetzung der Wälder zeigt, daß fast stets einer der beiden Typen dominiert und das Waldbild bestimmt. Wir können also von zwei ökologischen Waldtypen hinsichtlich ihres Mykotrophismus sprechen : einem dominant ektotrophen und einem dominant anektotrophen. Dabei beherrscht der erste die gemäßigten Zonen und wird in subtropischen oder tropischen Regionen auf die Waldgrenze zurückgedrängt, der anektotrophe hingegen behauptet sich in tropischen und subtropischen Gebieten. Die obere Waldgrenze ist zum allergrößten Teil durch ektotrophe Baumarten gebildet. Dies deutet auf eine Überlegenheit dieses Baumtypus unter den in diesen Lagen herrschenden Umweltbedingungen. Da sich der ektotrophe Typus auch bei der Wiederbewaldung extremer Ödlandformen als entscheidende Komponente erweist, kann die Ursache darin gesehen werden, daß dieser Ernährungstypus auch unter den Bedingungen der stark verkürzten Vegetationsperiode die nötige Stoffaufnahme gewährleistet, um die nötige Frostresistenz der jungen Triebe zu erreichen.

SUMMARY

An investigation into the proportion of trees species with ectotrophic mycorrhiza on the one hand, and those with endotrophic or no mycorrhiza on the other in the composition of forests, shows that almost always one of the two types predominates and determines the overall picture of the forest. It is possible then to speak of two ecological forest types with regard to mycotrophism : one dominated by ectotrophic and one by anectotrophic types. The first type is dominant in temperate zones and suppressed at timberline in tropical and subtropical regions, while the second form predominates in tropical and subtropical regions. The upper timberline is formed in most cases by trees with ectotrophic mycorrhiza. This indicates the superiority of this tree type under the prevailing conditions. That the ectotrophic type proves to be the most satisfactory for afforestation of exposed open sites could be due to the fact that this type of nutrition guarantees sufficient nutrient uptake under conditions of much shortened growing season, to allow young shoots to become sufficiently frosthardy.

RESUMÉ

L'examen du contingent des sortes de bois à mycorrhizes ectotrophes d'une part et à mycorrhizes endotrophes d'autre part ou à racines toujours dépourvues de mycorrhizes dans la composition des bois montre, que c'est presque toujours un des deux types qui prédomine et détermine l'aspect du bois. Nous pouvons donc parler de deux types écologiques de forêts par rapport à leur mycotrophisme: l'un ectotrophe prédominant et l'autre anectotrophe prédominant. Le premier type domine dans les zones tempérées et est repoussé vers la limite sylvestre dans les régions tropiques et subtropiques, tandis que le type anectotrophe se maintient dans les régions tropiques et subtropiques. La limite sylvestre supérieure se compose en majeure partie de sortes ectotrophes. Cela signifierait une supériorité de ce type d'arbre dans les conditions régnant dans ces régions. Le type ectotrophe s'est également avéré comme facteur décisif pour le reboisement de terrains incultes extrêmes. La raison en est que ce type de nutrition garantit l'absorption nécessaire pour obtenir la résistance au gel des jeunes pousses, même à condition d'une période de végétation très raccourcie.

Р е з ю м е

Исследование доли, которую в составе лесов занимают древесные породы с эктотрофной микоризой с одной стороны, и с эндотрофной микоризой или корнями, никогда не образующими грибами, с другой, показывает, что почти всегда один из этих обоих типов преобладает и определяет характер леса. Можно, следовательно, говорить о двух экологических типах леса в отношении к их микотрофизму: о преобладающе эктотрофном и преобладающе эндотрофном типах. Первый из них преобладает в умеренных зонах и оттесняется к границе леса в субтропической и тропической зонах, а анэктотрофный тип, наоборот, преобладает в субтропике и тропике. Верхняя граница леса состоит главным образом из эктотрофных древесных пород. Это указывает на превосходство этого древесного типа при условиях окружающей среды, действительных на этих высотах. Так как эктотрофный тип оказывается решающей компонентой тоже и при лесонасаждении на пустошах, то можно сделать вывод, что этот тип обеспечивает необходимую ассимиляцию веществ тоже и при условиях сильно укороченного вегетационного периода и придает молодым побегам необходимую морозоустойчивость.

DISKUSSION

- MEYER:** Professor SINGER hat den Begriff des "Ektotrophen" aufgestellt, theoretisch formuliert und möchte ihn gewissermaßen der Flechte an die Seite stellen. Allerdings haben wir bei der Flechte eine neue morphologische Einheit, bei Ektotrophen nicht. Trotzdem ist der Begriff außerordentlich bedeutungsvoll, auch für die Praxis, da ja die Verbreitung des ektotrophen und anektotrophen Waldtypus für Aufforstungsfragen sehr wichtig ist. Große Fehlschläge traten ein, wenn z. B. im tropischen Tiefland, also anektotrophen Gebiet, mit Coniferen aufgeforstet wurde. Ich erinnere an die Aufforstungen in Java mit *Pinus merkusii*. Diese ektotrophen Bäume wurden bleichgrün und gingen schließlich zum Teil ein. Durch Hinzusetzen gesunder Pflanzen wurde der geeignete Pilz in diese Flächen gebracht und die gelblichen Pflanzen gesunden allmählich. Die Bedeutung dieser Frage für die Waldgrenze wurde eben sehr schön vorgeführt.
- GAMS:** Eine Frage, die die Phylogenie der Mykorrhizapilze betrifft. Sie haben von Basidiomyceten und besonders Agaricales gesprochen. Wie steht es mit den stammesgeschichtlich viel älteren Ascomyceten und Phycomyceten, unter denen es meines Wissens endotrophe Mykorrhizapilze gibt. Kennt man obligatorische oder fakultative Mykorrhizabildner unter den Discomyceten?
- MOSER:** Meines Wissens sind alle Discomyceten entweder Parasiten oder Saprophyten. Darauf deuten auch die weiten Verbreitungsareale vieler Arten. Tuberales werden bisweilen als Mykorrhizapilze angegeben, doch ist mir kein experimenteller Nachweis bekannt. Für Phycomyceten wurde neuerdings durch FASSI (*Allionia*, 11, 7 - 15, 1965) die Bildung ektotropher Mykorrhizen durch Endogone an *Pinus strobus* nachgewiesen.
- STEINER:** Die Tatsache, daß Waldgrenzenbäume fast durchwegs ektotrophe Mykorrhizapflanzen sind, ist ja besonders eindrucksvoll an dem Gedankenexperiment demonstriert worden. Es bleibt aber die Frage offen, warum dies so ist? Das einzige Argument ist die Beobachtung, daß gewisse fakultative Mykorrhizabildner bereits als Saprophyten im Boden von Brandflächen leben und so die Besiedlung durch ektotrophe Phanerogamen ermöglichen. Warum ist dies nicht auch bei endotrophen Mykorrhizapilzen der Fall? Und noch wichtiger erscheint mir die zweite Frage: Warum sind gerade die ektotrophen Bäume offenbar klimatisch resistenter, warum können diese in einem rauheren subalpinen Klima aufkommen? Verstehe ich recht, daß hier noch interessante ökologische und praktisch wichtige Probleme stecken.
- MOSER:** Richtig! Wir tapen zwar in vielem noch im Dunkeln, doch scheint es jedenfalls so, daß die Kombination zwischen Baum und ektotrophen Pilz den Baum durch verbesserte Ernährung in der verkürzten Vegetationsperiode vitaler macht.
- MEYER:** Ferner besteht die Möglichkeit, daß der ektotrophe Mykorrhizapilz nicht nur die löslichen Nährstoffe aufnimmt, sondern darüber hinaus durch Säureaufschluß von Mineralien etc. die Versorgung mit mineralischen Nährstoffen verbessert, was für flachgründige Gebirgsböden u. U. von Bedeutung sein könnte.
- GÖBL:** Wir haben Versuche über die Frostresistenz angefangen und verschiedene Typen haben sich als wesentlich resistenter erwiesen als andere. Über endotrophe wurde noch nicht gearbeitet und wir können daher auch noch nichts sagen.
- STEINER:** Also, wenn ich richtig verstehe, haben die ektotrophen Bäume mit dem "richtigen" Mykorrhizotyp tatsächlich eine stärkere Vitalität z. B. hinsichtlich Frostresistenz.

- GÖBL:** Ja. Doch wir stehen mit unseren Untersuchungen erst am Anfang.
- KOBERG:** Gibt es Beweise dafür, daß die Mykorrhiza den Baum vor pathogenen Pilzen, z. B. Rotfäule etwas schützen kann?
- MEYER:** Es wird oft gesagt, daß die ektotrophe Mykorrhiza den Baum vor pathogenen Bodenpilzen schützt. Direkte Beweise dafür stehen zwar noch aus, doch gibt es viele indirekte Hinweise dafür. Der Mykorrhizapilz umkleidet ja die jüngeren, sonst wenig geschützten Wurzelteile und der pathogene Pilz muß sich erst mit dem Mykorrhizapilz auseinandersetzen. Die älteren Wurzelteile sind verkorkt und ein Eindringen der Parasiten wäre hier in erster Linie durch Verletzungen möglich.
- STEINER:** Darf ich noch eine kleine Frage von mehr allgemein biologisch-praktischem Interesse stellen. Bei der endotropen Mykorrhiza weiß man ja, daß das Verhältnis zwischen den beiden Partnern ein sehr "prekäres" ist und der höheren Pflanze, z. B. bei Orchideen, bisweilen sehr schlecht bekommt. Gibt es solche Fälle auch bei der ektotropen Mykorrhiza?
- MOSER:** Wir kennen solche Fälle eigentlich nur unter Kulturbedingungen, also wenn unnatürliche Bedingungen vorliegen.
- MEYER:** Man hat im Bereich der ektendotropen Mykorrhiza neuerdings auch festgestellt (MIKOLA), daß unter natürlichen Bedingungen eine ganz bestimmte Pilzart regelmäßig die Zellen infiziert, ohne daß dadurch der Baum geschädigt wird. Es muß also ein Pilz sein, der keineswegs virulent ist, sondern in harmonischer Symbiose mit dem Baum lebt.
- REISIGL:** Eine Frage bezüglich der gezeigten Verbreitungskarte der ektotropen und anektotropen Mykorrhiza: In tropischen Regenwäldern haben wir es ja im Gegensatz zu unseren sehr holzartenarmen Wäldern mit mehreren 1000 Holzarten zu tun. Von diesen sind sicher einige Dutzend oder mehr systematisch noch gar nicht bearbeitet. Wieviel Prozent dieser tropischen Regenwaldbäume sind überhaupt auf ihre Mykorrhizaverhältnisse untersucht worden? Kann man aus dem Fehlen von "Schwammerln" bereits den Schluß ziehen, daß die meisten dieser Holzarten anektotroph sind?
- MOSER:** Wir können heute sehr weitgehende Schlüsse ziehen: 1. aus der Verbreitung der bisher bekannten ektotropen Baumgattungen und 2. aus der Kenntnis der Verbreitungsareale der ektotropen Mykorrhizapilzgattungen, die in vielen Gebieten völlig fehlen. Z. B. bestätigen alle bisherigen Untersuchungen aus dem tropischen und subtropischen Regenwald Südamerikas diese Schlüsse.
- JELEM:** Es besteht für die Forstwirtschaft oft die Notwendigkeit, Waldbestände durch fremdländische Baumarten aufzuwerten, z. B. Douglasien. Können unsere heimischen Mykorrhizapilzarten sich mit jenen fremdländischen Baumarten vertragen, sind sie zur Symbiose befähigt?
- MEYER:** Teilweise. Es gibt unter den Mykorrhizapilzen solche, die ein sehr großes Wirtsspektrum besitzen, d. h. mit vielen Bäumen in Symbiose leben können, andererseits solche, die nur an eine Baumart gebunden sind. Erstere können auf exotische Baumarten übergehen. Z. B. lebt die japanische Lärche in Nordwestdeutschland mit dem Lärchenröhrling (*Suillus grevillei*) in Symbiose.
- MOSER:** Man hat außerdem die Beobachtung gemacht, daß häufig mit exotischen Holzarten auch fremde Pilze eingeführt werden, z. B. mit der Douglasie wurde *Suillus amabilis* nach Europa eingeschleppt und taucht nun da und dort auf.

L I T E R A T U R

- BOBEK H. 1951: Die natürlichen Wälder und Gehölzfluren Irans. Bonner Geogr. Abhandl., Heft 8
- CLELAND J. B. 1935: Toadstools and mushrooms and other larger Fungi of South Australia. Vol. I. u. II
- DOMINIK T. 1959: Synopsis of a new classification of the ectotrophic mycorrhizae established on morphological and anatomical characteristics. Mycopath. et Mycol. appl. XI, 359 - 67
- ELLENBERG H. 1958: Wald oder Steppe? Die natürliche Pflanzendecke der Anden Perus I u. II. Die Umschau 646 - 49 u. 679 - 81
- ELLENBERG H. 1966: Leben und Kampf an den Baumgrenzen der Erde. Naturwiss. Rundschau 19, 4, 133 - 39
- ENGLER A. 1908-16: Die Pflanzenwelt Afrikas, insbesondere seiner tropischen Gebiete. Die Vegetation der Erde, Bd
- FEREIRA DOS SANTOS N. und C. 1951: Bemerkungen über portugiesischen Mykorrhizen. Florestais e Agric., Lissb. Public., 18, 97 - 109
- GÖBL F. 1965 a: Die Zirbenmykorrhiza im subalpinen Aufforstungsgebiet. Cbl. f. d. Ges. Forstwesen, 82, 89 - 100
- GÖBL F. 1965 b: Untersuchungen von Mykorrhiza von Zirbe und Fichte in Forstgärten. Mitt. Forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn, 66, 159 - 171
- GÖBL F. 1965 c: Mykorrhizauntersuchungen in einem subalpinen Fichtenwald. Ebenda 175 - 195
- GÖBL F. 1967: Mykorrhizauntersuchungen in subalpinen Wäldern. Mitt. d. Forstl. Bundesversuchsanstalt Mariabrunn, Heft 75
- HUECK K. 1954: Der Anden-Erlenwald (die *Alnus jorullensis*-Assoziation) in der Provinz Tucumán (Argentinien). Festschriftf. E. Aichinger, Bd. I, 512 - 572
- HUECK K. 1957: Las Regiones Forestales de Sur America. Bol. Inst. Forest. Latino Americano 2, 1 - 40
- HUECK K. 1961: Drei bemerkenswerte Gebirgswaldtypen aus den venezolanischen Anden. Jahrb. Ver. zum Schutze d. Alpenpfl. u. -Tiere 26, 94 - 99
- LARCHER W. 1957: Frosttrocknis an der Waldgrenze und in der alpinen Zwergstrauchheide. Veröff. Mus. Ferd. Innsbruck, 37, 49 - 81
- LEBRUN J. 1960: Sur une méthode de délimitation des horizons et étages de végétation des montagnes du Congo oriental. Bull. Jard. Bot. de l'Etat, Bruxelles 30, 1
- LEVISOHN I. 1957: Differential effect of root-infecting mycelia on young trees in different environments. Emp. Forestry Rev. 36, 281 - 286
- LEVISOHN I. 1958: Mycorrhizal infection in Eucalyptus. Emp. Forestry Rev. 37, 237 - 241
- MEYER F. 1963: *Laccaria amethystina* (Bolt. ex Fr.) Bk. & Br., ein zur Mykorrhizabildung an der Buche befähigter Pilz. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 76, 90 - 96

- MOSER M. 1949: Untersuchungen über den Einfluß von Waldbränden auf die Pilzvegetation, I. Sydowia II, 336 383
- MOSER M. 1956: Die Bedeutung der Mykorrhiza für Aufforstungen in Hochlagen. Forstw. Cbl. 75, 8 - 18
- NEUBAUER H. F. 1954: Die Wälder Afghanistans. Festschr. f. E. Aichinger, Bd. I, 494 - 503
- PRYOR L.D. 1956: Chlorosis and lack of vigour in seedlings of rhenantereous species of Eucalyptus caused by lack of mycorrhiza. Proc. Linn. Soc. of N.S. Wales 81, 91 95
- SCHMIDTHÜSEN J. 1959-60: Nadelhölzer in den Waldgesellschaften der südlichen Anden. Vegetatio 9
- SCHRAMM J.R. 1966: Plant Colonisation studies on black wastes from anthracite mining in Pennsylvania. Trans. Amer. Phil. Soc. 56, 1, 1 194
- SINGER R. 1963: Der Ektotroph, seine Definition, geographische Verbreitung und Bedeutung in der Forstökologie. In: "Mykorrhiza", p. 223 31, Jena
- SINGER R. 1964: Areal und Ökologie des Ektotrophs in Südamerika. Zeitschr. f. Pilzk. 30, 8 14
- SINGER R. und MORELLO J.H. 1960: Ectotrophic forest tree mycorrhizae and forest communities. Ecology 41, 549 - 551
- SMITH J.G. und POPE F.B. 1934: The association between the Gasteromycete Polysaccum and Eucalyptus roots
- TROLL C. 1959: Die tropischen Gebirge. Bonner Geogr. Abhandl. Heft 25, 1
- WALTER H. 1960: Höhenstufen und alpine Vegetation in Australien, Tasmanien und auf Neuseeland. Geobot. Inst. Rübél 31
- WALTER H. 1962: Die Vegetation der Erde. Jena