

Was wäre der Baum ohne Mykorrhiza?

Frank Graf



Entdeckung und Geschichte

Entdeckt und beschrieben wurde das Phänomen der symbiotischen Beziehung zwischen Pflanzen und Pilzen von Frank (1885). Ende des 19. Jahrhunderts erhielt er vom preussischen Minister für Landwirtschaft und Domänen den Auftrag Untersuchungen anzustellen, um die Zucht der Trüffel im Königreich nach Möglichkeit zu fördern. Bei seinen Trüffel-Ausgrabungen vielen ihm regelmässig kurze Wurzeln auf, welche mit Pilzhypfen umspinnen waren. Nach intensiven Analysen dieser Begebenheit kam er zum Schluss, dass es sich dabei nicht um Wurzelschädlinge handeln kann. Vielmehr war er überzeugt, dass diese Pilze für die Pflanzen im Zusammenhang mit der Wasser- und Nährstoffaufnahme eine wichtige Rolle spielen. Im Artikel „Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze“ aus dem Jahre 1885 publizierte er seine Beobachtungen unter dem Namen „Mycorrhiza“.

Seit dieser Entdeckung, es handelte sich bei der von Frank beschriebenen „Pilzwurzel“ um die Ektomykorrhiza (Abb. 1, Tab. 1), wurden weitere Formen dieser Symbiose gefunden, so beispielsweise die arbuskuläre Mykorrhiza (Janse 1897, Gallaud 1905) und eingehend erforscht. Den sogenannten mutualistischen Mykorrhizen ist gemeinsam, dass der Pilz, als C-heterotropher Organismus, die Pflanze als Energiequelle braucht. Sie liefert ihm Photosyntheseprodukte, meist in Form von Zuckerverbindungen. Als Gegenleistung versorgt der Pilz die Pflanze mit Wasser- und Nährstoffen, insbesondere mit Stickstoff und Phosphor. Man zählt heute fünf Mykorrhizaformen zu den mutualistischen Symbiosen (Arbuskuläre, arbutoide, Ektendo-, Ekto- und ericoide Mykorrhiza) sowie zwei Formen zu den antagonistischen (Monotropoide und Orchideen-Mykorrhiza). Bei letzteren profitieren nach heutigem Stand der Forschung wahrscheinlich nur die Pflanzen (Tab. 1).



Abbildung 1: Die Pilzwurzel in Form der Ektomykorrhiza.

Tabelle 1: Mykorrhizaformen und ihre charakteristischen Merkmale (nach Smith & Read 1997, verändert).

	mutualistisch					antagonistisch	
	Ekto	Ekt-Endo	Arbutoid	Ericoid	V/A	Orchideen	Monotropoid
Septen	+	+	+	+	-	+	+
Mantel	+	+ (-)	+ (-)	-	-	-	+
Hartignetz	+	+	+	-	-	-	+
intrazelluläre Strukturen	-	verzweigte Hyphen	Hyphen-Bündel	Hyphen-Bündel	V/A A	Hyphen-Knäuel	stiftförmige Hyphen
Pilze	Basidio/ Asco/Zygo	Asco/ Basidio	Basidio-myceten	Asco/ Basidio	Zygo-myceten	Basidio-myceten	Basidio-myceten
Wirte	Gymno-/ Angiosper.	Gymno-/ Angiosper.	Ericales	Ericales	Angio-/ Gymnosper. Pterido-/ Bryophyten	Orchidaceae	Monotro- paceae

Entstehung und Entwicklung

Basierend auf fossilen Funden nimmt man heute an, dass die symbiotische Pflanze-Pilz-Beziehung ihren Anfang nahm, als die Pflanzen im Begriff waren das Land zu erobern (Abb. 2). Aus dem Silur gibt es erste Hinweise auf Landpflanzen (ca. 430-420 Mio Jahre *Rhynia*, *Asteroxylon*). Diese hatten kein oder nur ein schwach entwickeltes Wurzelwerk. An Land waren aber die Nährstoffe (in gelöster Form) wie auch das Wasser selbst nicht mehr direkt verfügbar. Man vermutet, dass die Nährstoff-Mobilisierung, damals insbesondere Phosphor, durch Pilze übernommen wurde, und so der Übergang vom Wasser- zum Landleben für die Pflanzen erst aufgrund dieser „Urmykorrhiza“ möglich war. Erste fossile Funde einer solchen Symbiose, es handelte sich um einen Vorläufer der heutigen arbuskulären Mykorrhiza, stammen aus dem Devon (ca. 395 Mio Jahre). Aus dieser Zeit sind auch saprobe Organismen in Form von Bakterien und Pilzen bekannt. Ein weiterer Meilenstein in der Entwicklung der Mykorrhiza ist im Carbon anzusiedeln, als grosse Bäume (> 30 m) mit sekundärem Dickenwachstum erste umfangreiche Wälder bildeten. Durch die Produktion enormer Mengen an organischem Material und einem stark eingeschränkten Abbau dieser (Holz-) Verbindungen blieben immer mehr Nährstoffe in gebundener Form und somit für die Pflanzenernährung unzugänglich. Man nimmt heute an, dass holzabbauende Pilze (mit grosser Wahrscheinlichkeit Basidiomyceten) damals schon existierten, diese aber aufgrund mangelnder O₂-Verfügbarkeit nicht effizient genug waren (Lewis 1987). Einerseits waren also Organismen gefragt, welche die organischen Verbindungen unter den gegebenen Umständen abbauen konnten, um die essentiellen Minerale wieder für den Nährstoff-Kreislauf verfügbar zu machen. Andererseits waren Anpassungen der Pflanze-Pilz Symbiose an die veränderten Umweltbedingungen nötig. Unter den damaligen Bedingungen (Sauerstoffmangel, tiefer pH) vermutet man insbesondere Stickstoff als limitierenden Nährstoff. Aus der Kreide, vor ungefähr 130 Mio Jahre, stammen die ersten fossilen Funde der Pinaceen (Axelrod 1986), welche heute fast ausnahmslos Ektomykorrhiza-Symbiosen bilden. Zudem vermutet man in dieser Epoche auch den Ursprung derjenigen Holobasidiomyceten (Berbee & Taylor 1993), zu welchen die meisten der heutigen Ektomykorrhizapilze gehören. Fossile Funde von deutlichen Ektomykorrhiza-Strukturen sind jedoch erst aus dem Tertiär (ca. 50 Mio Jahre) bekannt (Smith & Read 1997, Trappe 1987).

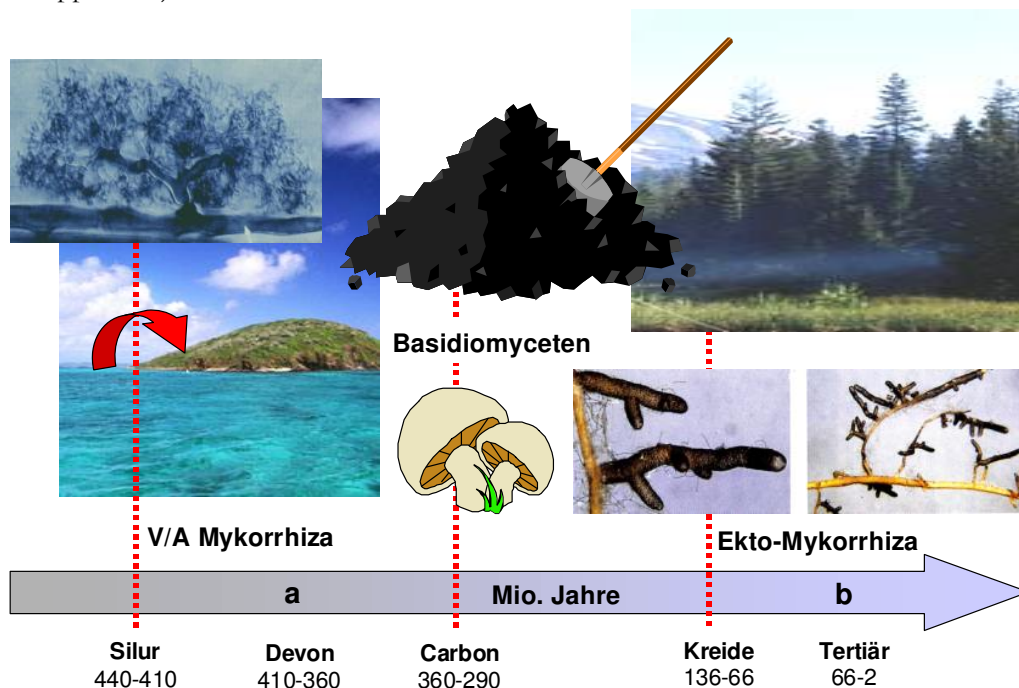


Abbildung 2: Mögliche Entstehung und Entwicklung der Mykorrhiza nach Daten aus Remy et al. (1994), Smith & Read (1997), Trappe (1987). a: älteste fossile Funde von arbuskulärer Mykorrhiza (ca. 395 Mio Jahre), b: erste fossile Funde von Ektomykorrhiza (ca. 50 Mio Jahre).

Funktionen und Vorkommen von Mykorrhiza

Man schätzt, dass etwa 95% der bekannten Pflanzenarten zu Familien gehören, in welchen Vertreter bekannt sind, die charakteristischerweise Mykorrhiza formen. Effektiv wurden jedoch weniger als 5% der Arten untersucht (Trappe 1987). Es kann also nicht geschlossen werden, dass 95% der Pflanzenarten mykorrhiziert sind.

Bezüglich der einheimischen Flora schätzt man, dass ca. 80% der Arten mykorrhiziert sind. Wie bereits angetönt, sind die Pilzpartner dieser Symbiosen insbesondere für die Wasser- und Nährstoffversorgung ihrer Wirtspflanzen zuständig. Der Durchmesser von Pilzhypen ist im Vergleich zu den Wurzelhaaren um 5-10 mal geringer (Wurzelhaar 15-20 μm , Pilzhyphe 2-3 μm), was die Erschließung eines grösseren Spektrums an Bodenporen ermöglicht. Zudem wird die Adsorptionsoberfläche um ein Vielfaches erhöht. So hat beispielsweise ein Zentimeter Wurzel ohne Mykorrhiza eine Oberfläche von etwa 25 mm^2 , mit Mykorrhiza hingegen 1250 mm^2 (Jansen 1992). Read und Boyd (1986) fanden in einem Laborexperiment pro einem Zentimeter Wurzel zwischen 20 und 80 Meter Mycel der assoziierten Ektomykorrhizapilze. Neben der Wasser- und Nährstoffversorgung schützen die Mykorrhizapilze die Wurzeln ihrer Pflanzenpartner zusätzlich vor pathogenen Organismen (Perrin 1985) und vor der Aufnahme toxischer Konzentrationen von Schwermetallen und anderen Stoffen (Colpaert & van Assche 1992). In jüngster Zeit hat man zudem festgestellt, dass Mykorrhizapilze, zusammen mit anderen Mikroorganismen (Bakterien, Pilze), wichtige Funktionen in der Bodenaggregatbildung und -stabilisierung ausüben (Graf & Gerber 1997, Sollins et al. 1996). Diese Erkenntnis zieht weitreichende Konsequenzen nach sich, insbesondere im Hinblick auf die Renaturierung und Wiederbesiedlung gestörter Standorte wie etwa Gebiete, die durch Erosionsprozesse oder oberflächennahe Rutschungen betroffen sind oder auch bei Aufforstungen (Perry et al. 1987) an extremen Standorten (Miller & Jastrow 1992). Durch die massgebliche Beteiligung an verschiedenen essentiellen Prozessen sowie das ubiquitäre Vorkommen haben die Mykorrhizapilze sowohl im Zusammenhang mit dem Nährstoffkreislauf, als auch mit der Ökosystem-Entwicklung Schlüsselpositionen inne.

Die am weitesten verbreitete Mykorrhiza Form ist jene der arbuskulären. Diese Symbiose dürfte mit der „Urmykorrhiza“ am nächsten verwandt sein. Die arbuskuläre Mykorrhiza, welche früher oft als V/A-Mykorrhiza (vesikulär-arbuskulär) bezeichnet wurde, dominiert bei Gräsern und krautigen Pflanzen. Sie spielt im Zusammenhang mit der Pflanzenernährung insbesondere bei der Phosphor-Versorgung eine entscheidende Rolle. Die bis heute ungefähr 150 bekannten Pilzarten, welche zu den Glomales (*Zygomycetes*) gehören, sind sehr unspezifisch bezüglich ihren Pflanzenpartnern. Insgesamt mykorrhizieren diese Pilze über 200'000 verschiedene Pflanzenarten (Verhältnis von Pilzen zu Pflanzen 1:1333).

Die Ektomykorrhiza ist vorwiegend bei holzigen Pflanzen ausgebildet und insbesondere im Zusammenhang mit der Stickstoff-Versorgung von Bedeutung. Man schätzt heute die Zahl der Pilzpartner dieser Symbiose auf ungefähr 5000. Dabei handelt es sich zum grössten Teil um Basidiomyceten. Dazu kommen Ascomyceten (ca. 200 Taxa) und einige wenige andere Vertreter. Unter den Ektomykorrhizapilzen gibt es einige ausgesprochen wirtsspezifische Arten. Die Anzahl der Pflanzenpartner dieser Symbiose-Form beläuft sich auf ca. 5000, was ein Pflanze-Pilz-Verhältnis von etwa 1:1 ergibt.

Tabelle 2: Mykorrhiza Formen und Anzahl Pilzpartner der häufigsten einheimischen Baumarten nach Daten aus Graf (1994), Griesser (1992), Harley & Harley (1987) und Horak (1985) sowie Graf (unpubl.). A: arbuskuläre Mykorrhiza, E: Ektomykorrhiza, F: Stickstoff-Fixation mit *Frankia* (Actinomycet).

Baumart	Mykorrhizaform	Anzahl Pilzpartner (E)
<i>Acer</i> spp.	A (E)	(3)
<i>Fraxinus excelsior</i>	A	
<i>Sorbus aucuparia</i>	A (E)	
<i>Tilia</i> spp.	A (E)	
<i>Ulmus</i> spp.	A	
<i>Alnus</i> spp.	E, (A); F	<i>A. incana</i> : 31
<i>Betula</i> spp.	E	199
<i>Carpinus betulus</i>	E	32
<i>Castanea sativa</i>	E	34
<i>Corylus avellana</i>	E	48
<i>Fagus sylvatica</i>	E	102
<i>Quercus</i> spp.	E	118
<i>Salix</i> spp.	E, (A)	<i>S. herbacea</i> : 60
<i>Abies alba</i>	E	25
<i>Larix decidua</i>	E	62
<i>Picea abies</i>	E	132
<i>Pinus</i> spp.	E	<i>P. sylvestris</i> : 30
<i>Taxus baccata</i>	A	

Im Hinblick auf unsere Wälder stellt man fest, dass die natürlicherweise vorkommenden Bäume und Sträucher alle in Symbiose mit Mykorrhizapilzen leben (Tab. 2). Dabei handelt es sich bei den Bäumen grösstenteils um die Form der Ektomykorrhiza. Mit Ausnahme der Eibe (*Taxus baccata*), welche arbuskuläre Mykorrhiza bildet, leben alle anderen einheimischen Nadelbäume in symbiotischer Beziehung mit Ektomykorrhizapilzen. Die häufigsten arbuskulären Laubbäume sind die Esche (*Fraxinus excelsior*) und die Ulmen (*Ulmus* spp.) sowie die Ahorne (*Acer* spp.), die Linden (*Tilia* spp.) und die Vogelbeere (*Sorbus aucuparia*), wobei es für die letzten drei auch Nachweise von Ektomykorrhiza gibt (Harley & Harley 1987).

Diese eindruckliche Bilanz verdeutlicht die Wichtigkeit des Phänomens Mykorrhiza für den Wald. Insbesondere die Ektomykorrhiza spielt im Zusammenhang mit der Waldentwicklung und der Artenzusammensetzung eine nicht zu unterschätzende Rolle (St. John & Coleman 1983, van der Heijden et al. 1998).

Es ist zudem bekannt, dass sich im Laufe der Pflanzenarten- und Pflanzengesellschafts-Entwicklung die Mykorrhizaverhältnisse ändern. Entsprechend sind bei jungen Pflanzen andere Pilzarten für die Mykorrhiza verantwortlich als bei alten und herrschen in einem frühen Entwicklungsstadium andere Mykorrhizaverhältnisse vor als in einer Klimaxgesellschaft (Mason et al. 1983, Smith & Read 1997, Visser 1985). Diese Erkenntnis deutet zusätzlich auf wichtige Steuerungsfunktionen der Mykorrhizapilze in der Ökosystem-Entwicklung hin.

Einflüsse von Umweltbelastungen auf die Ekto-Mykorrhiza

Die Symbiose zwischen Pflanzen und Pilzen wird in entscheidendem Masse von verschiedenen Parametern des Bodens beeinflusst. Die Verfügbarkeit von Nährstoffen und Wasser, der Anteil an organischem Material, die Temperatur sowie der pH wirken sich auf die Partnerschaft zwischen Pflanzen und Pilzen aus. Die zunehmenden Belastungen des Bodens mit Schadstoffen haben somit auch Konsequenzen für die Mykorrhiza und entsprechend für die daran beteiligten Pilze. Obwohl über die Auswirkungen der verschiedenen Substanzen unterschiedliche Resultate von Labor- und Feldversuchen vorliegen (Cairney & Meharg 1999), scheint es kein Zufall, dass in den letzten Jahren eine Art Hochkonjunktur für „Rote Listen“ festzustellen ist, auf welchen viele Ekto-Mykorrhiza-Pilze zu finden sind (Ing 1996). Eines der wohl populärsten Beispiele dürfte der dramatische Rückgang des Eierschwammes (*Cantharellus cibarius*) in den Niederlanden sein, welcher auf die Bodenversauerung durch SO₂ zurückgeführt wird (Jansen & van Dobben 1987). Die pH-Veränderung im Boden, welche mit dem Eintrag vieler Schadstoffe einhergeht, ist ein wichtiger Faktor im Zusammenhang mit den Schädigungen der Mykorrhiza.

Die Untersuchungen über die Auswirkungen der verschiedenen Substanzen liefern ein uneinheitliches Bild. Zwar finden sich in der Literatur zu den meisten untersuchten Schadstoffen, mit Ausnahme des erhöhten atmosphärischen CO₂-Gehaltes, Hinweise auf eine Reduktion der Mykorrhiza sowohl bezüglich der Diversität, als auch der Intensität (Cairney & Meharg 1999). Diese Ergebnisse werden jedoch bei weitem nicht von allen Studien bestätigt. Die divergierenden Resultate können einerseits mit den verschiedenen Versuchs-Anordnungen erklärt werden, andererseits mit der unwahrscheinlichen Komplexität und Dynamik dieses Systems. Die Möglichkeit ökologische Konsequenzen abzuschätzen, welche die Schadstoff bedingten Veränderungen in der Mykorrhiza-Gemeinschaft hervorrufen, sind stark limitiert. Es fehlt dazu insbesondere das Verständnis bezüglich der funktionellen Wichtigkeit der Mykorrhizadiversität (Allen et al. 1995).

Stickstoff

Im Zuge der steigenden anthropogen verursachten Luftverschmutzung nehmen unter anderem die Stickstoffeinträge in unsere Ökosysteme und die Verfügbarkeit dieses essentiellen Nährstoffes drastisch zu. In den Wäldern der temperaten und borealen Zonen ist (war?) Stickstoff natürlicherweise einer der wichtigsten limitierenden Faktoren im Hinblick auf Pflanzenwachstum. Eine der Triebfedern der Bildung von Ektomykorrhiza, welche bei den Bäumen dieser Waldgesellschaften dominiert, ist die Versorgung der Baumpartner mit Stickstoff. Die Mykorrhizapilze sind befähigt mit ihren im Boden weitverzweigten Hyphensystemen diesen Nährstoff schnell aufzunehmen, zu speichern und ihren Pflanzenpartnern zur Verfügung zu stellen (Buchmann et al. 1996). Als Gegenleistung erhält der C-heterotrophe Pilz von der autotrophen Pflanze Photosynthate. Basierend auf Labor- und Feldstudien werden die effektiven Kosten (Menge des photosynthetisch fixierten Kohlenstoffes) der Pflanze für die Symbiose mit 10-20% angegeben (Smith & Read 1997). Im Vergleich zu nicht mykorrhizierten Pflanzen wurden in einem Laborexperiment, bei solchen mit Ektomykorrhiza, bis zu 23% mehr photosynthetisch fixierter Kohlenstoff in die unterirdischen Organe transportiert, wobei ca. 7% ausschliesslich dem Pilzpartner der Mykorrhiza zukamen (Rygielwicz & Andersen 1994).

Die Resultate von Untersuchungen über den Einfluss von Stickstoff auf die Ektomykorrhiza sind sehr heterogen. Bezüglich der Fruchtkörper, sowohl was die Artenvielfalt, als auch die Produktionsmenge betrifft, wurde mehrheitlich ein deutlicher Rückgang festgestellt (Arnolds & Jansen 1992, Gulden et al. 1992, Horak & Röllin 1988). Gewisse Studien über die Kolonisierungsraten der Wurzeln durch Mykorrhizapilze fanden eine Reduktion (Haug et al. 1992, Taylor & Alexander 1989) andere konnten keinen Einfluss feststellen (Arnebrant & Söderström 1989). Taylor und Read (1996) haben in ihrer trans-europäischen Untersuchung festgestellt, dass die

Diversität der Mykorrhizotypen an den Wurzeln von Fichten mit zunehmender N-Deposition abnimmt. Zudem stellten sie einen Wechsel in der Artenzusammensetzung der Mykorrhizapilze fest. Es hat sich gezeigt, dass die verschiedenen Mykorrhizapilze sehr individuell auf die erhöhten Stickstoffmengen reagieren. Sogenannte „Generalisten“ – d.h. Arten, welche mit verschiedenen Laub- und/oder Nadelbäumen eine Symbiose eingehen können – sind weniger anfällig auf die N-Überdüngung. Spezialisten hingegen, insbesondere solche von Nadelbäumen, reagieren sehr sensibel. Dazu kommt, dass junge Waldbestände weniger anfällig sind als ältere (Arnolds 1991, Arnolds & Jansen 1992). Im allgemeinen reagiert die Fruchtkörperproduktion von Mykorrhizapilzen sensibler auf erhöhten Stickstoffeintrag als die eigentliche Mykorrhiza.

In den meisten Fällen ist bei den Wirtspflanzen ein erhöhtes Spross- und verringertes Wurzelwachstum festzustellen und insbesondere eine Reduktion der Feinwurzeln und somit eine Einschränkung der möglichen Mykorrhizierungsstellen (Ahlström et al. 1988, Wiemken et al. 1997). Zudem konnte verschiedentlich ein Rückgang der Mykorrhizaaktivität nachgewiesen werden (Andersen & Rygielwicz 1991, Colpaert & van Tichelen 1996, van der Eerden et al. 1992). Arnebrant (1994) stellte fest, dass sich das Wachstum des extraradikalen Mycel verschiedener Mykorrhizapilze teilweise drastisch (Abb. 3) verringerte. Reduziertes Wachstum des Mycel vermindert die Fähigkeit der Fruchtkörperproduktion sowie das Potential neue Feinwurzelspitzen zu kolonisieren (Wallenda & Kottke 1998). Zusätzlich wird die Pflanzenernährung durch das reduzierte Hyphennetzwerk des Pilzpartners stark eingeschränkt (Arnebrant 1996, Egli 1996).

Unter den Boden-Mikroorganismen profitieren von den hohen N-Einträgen an Stelle der Symbionten (von wenigen Ausnahmen abgesehen) insbesondere Bakterien und saprobe Pilze, welche unter den stark eutrophen Verhältnissen im Wettbewerb um Nährstoffe zu einer übermächtigen Konkurrenz heranwachsen können. Die starke Stickstoffbelastung bewirkt im Boden eine Nährstoffverschiebung zu Ungunsten anderer essentieller Nährelemente (Roelofs et al.

1985). Zudem kommt es zu erhöhter Auswaschung von Nitrat, wobei wichtige basische Kationen (z.B. Ca^{2+} , Mg^{2+}) mit weggeführt werden (Gundersen & Rasmussen 1990). Diese Veränderungen im Nährstoffangebot sowie die reduzierte Mykorrhizierung, sowohl bezüglich Infektionsrate als auch Pilzarten, kann zu einer erhöhten Anfälligkeit der Pflanzenpartner gegenüber Frost, Trockenheit, Insekten und pathogenen Pilzen führen. Dazu kommt, dass Stickstoffeinträge ebenfalls zur Versauerung des Bodens beitragen (van Breemen et al. 1982).

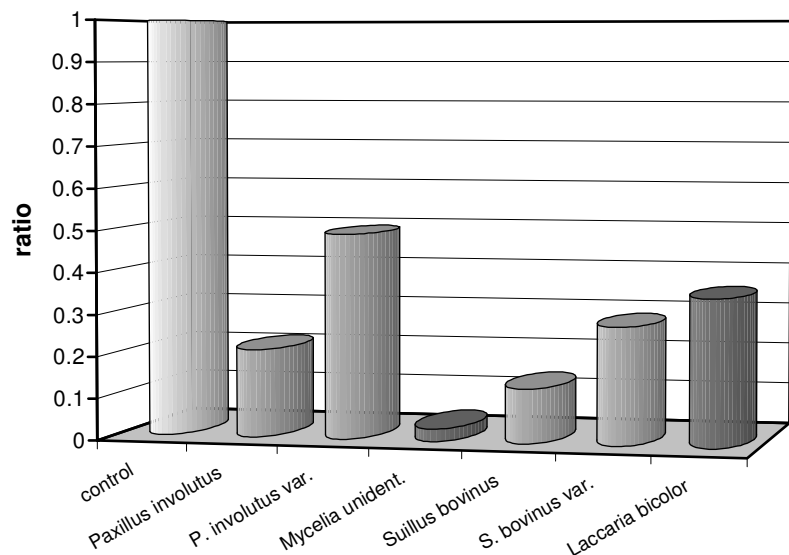


Abbildung 3: Der Einfluss von Stickstoffdüngung auf das Wachstum verschiedener Ektomykorrhizapilze im Verhältnis zur nicht behandelten Kontrolle (nach Arnebrant 1994, verändert).

Ozon (O_3) und saurer Regen (SO_x)

In einigen Untersuchungen konnte durch die Begasung von Laub- und Nadelbäumen mit O_3 keine Veränderung der Mykorrhizierungsraten festgestellt werden (Mahoney et al. 1985, Keane & Manning 1988). Positive Effekte wurden bei kurzzeitiger Begasung und geringen Konzentrationen gefunden (Manninen et al. 1998). In der gleichen Untersuchung resultierten jedoch negative Auswirkungen bei längerer Begasung und höheren Konzentrationen. Aus den meisten Untersuchungen, welche den Einfluss von Ozon auf die Ektomykorrhiza analysierten, wird ein deutlicher Rückgang der Mykorrhizierung der Feinwurzeln der Wirtspflanzen ersichtlich (Cairney & Meharg 1999).

Der Effekt von Schwefelhaltigen Depositionen auf die Ektomykorrhiza ist, im Vergleich zu anderen Schadstoffen, weniger gut untersucht. Während Reich und Mitarbeiter (1985) eine Reduktion der Mykorrhizierungsrate an Eichen durch die Begasung mit SO_2 fanden, war dies bei anderen Untersuchungen mit Nadelbäumen nicht der

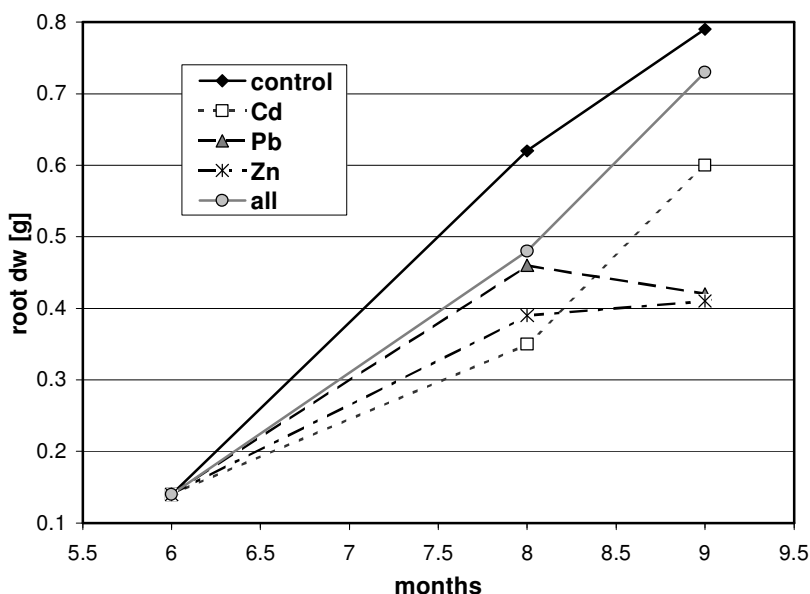
Fall (Mahoney et al. 1985, Shaw et al. 1992). In Kombination mit Ozon kann SO_2 sowohl eine Reduktion der Mykorrhizierung als auch eine Veränderung der Artenzusammensetzung der Mykorrhizapilze verursachen. Die Reaktionen einzelner Pilzarten können dabei ganz unterschiedlich ausfallen. Über die direkten Auswirkungen von SO_x sind widersprüchliche Resultate vorhanden (Cairney & Meharg 1999). In mehreren Studien bewirkte die resultierende Versauerung (saurer Regen, SO_x) des Bodens bei pH-Werten unter ca. 3.5 (Stroo & Alexander 1985, Stroo et al. 1988) einen Rückgang der prozentualen Kolonisation der Feinwurzeln durch Ektomykorrhizapilze. Hingegen fanden Agerer und Mitarbeiter (1998) keinen negativen Effekt auf die Fruchtkörperproduktion. Sie weisen jedoch darauf hin, dass negative Langzeiteffekte durch sauren Regen (SO_x) äusserst wahrscheinlich sind, und drastische Auswirkungen auf das Funktionieren ganzer Ökosysteme haben können.

Die Versauerung bewirkt im Boden ganz allgemein eine Verminderung der mikrobiellen Aktivität sowie eine Abnahme der N-Mobilität und -Verfügbarkeit (Zelles et al. 1987). Die Reaktionen verschiedener Mykorrhizapilze variieren sehr stark und sind neben der Abhängigkeit von exogenen Einflüssen, wie beispielsweise dem Bodentyp, sowohl Art als teilweise auch Individuum spezifisch (McAfee & Fortin 1987). Im Zusammenhang mit saurem Regen gilt es zu beachten, dass die Bodenversauerung, welche vermutlich anfangs dieses Jahrhunderts durch SO_x initiiert wurde, je länger je mehr auch auf die Stickstoff Belastungen zurückzuführen ist. Erklärungen für den dramatischen Rückgang an Arten und Anzahl von Fruchtkörpern von Ektomykorrhizapilzen, beispielsweise in den Niederlanden, müssen im Zusammenhang mit dem sauren Regen auch in der massiven Erhöhung der Stickstoff-Einträge gesucht werden (Arnolds & Jansen 1992; [cf. *Cantharellus cibarius*, p.4]).

Toxische Metalle

Durch die Versauerung des Bodens können toxische Substanzen, welche unter natürlichen pH-Bedingungen in gebundener Form vorliegen, aus Komplexen herausgelöst werden. Insbesondere die durch solche Prozesse bedingte erhöhte Menge an gelöstem Aluminium ist entscheidend verantwortlich für Pflanzenschäden (Ritchie 1995). Die Reaktion der Ektomykorrhizapilze auf die erhöhte Al-Verfügbarkeit ist für die Art und teilweise auch für das Individuum spezifisch (Olsen 1994, Schier & McQuattie 1995). Während die eigentliche Mykorrhizierung (Frequenz, Diversität) nur selten beeinträchtigt wird, kann es in der eigentlichen Mykorrhiza zu ultrastrukturellen Veränderungen kommen, wie beispielsweise einer Reduktion des Hyphenmantels und dem Fehlen eines Hartig'schen Netzes. Der Schutz für die Pflanzen durch die Mykorrhiza gegen Metall-Intoxifikationen ist entsprechend abhängig von den aktuell vorhandenen Pilzpartnern.

Im Gegensatz dazu rufen Schwermetalle wie Blei, Cadmium, Kupfer, Nickel oder Zink deutliche Schäden an der Mykorrhiza hervor (Hartley et al. 1999). So konnte ein Rückgang der Mykorrhizierungsraten beobachtet werden,



eine Abnahme der Artenvielfalt sowie eine Reduktion des Wachstums des extraradikalen Mycel. Diese Schädigungen wirkten sich auf eine Verminderung der Biomasse der Wirtspflanzen aus, sowohl im Hinblick auf das Spross- als auch das Wurzelwachstum, und dort insbesondere im Bereich der Feinwurzeln. Der Rückgang der Spross- und Wurzelbiomasse ist bei Kontaminationen mit einzelnen Elementen wie Cd, Pb und Zn grösser, als wenn diese in Kombination wirken (Abb. 4).

Abbildung 4: Einfluss von Cadmium (Cd), Blei (Pb) und Zink (Zn) als Einzelsubstanzen und in Kombination (all) auf das Wurzel-Trockengewicht (dw) mykorrhizierter *Pinus sylvestris*-Pflanzen im Vergleich zu nicht kontaminierten Kontrollpflanzen (control) nach 2 (Pfl. 8 Monate alt) und 3 (Pfl. 9 Monate alt) Monaten Expositionsdauer (Daten aus Hartley et al. 1999).

Unabhängig von den Beeinträchtigungen der Symbiosepilze nehmen mykorrhizierete im Vergleich zu nicht mykorrhizierten Pflanzen deutlich weniger toxische Substanzen auf und sind entsprechend besser vor den schädlichen Auswirkungen geschützt (Hartley et al. 1999).

Kalkung (CaCO₃)

Um die Versauerung von Waldböden, welche auf überhöhte Einträge von Schadstoffen zurückzuführen sind, zu stoppen, respektive den pH wieder anzuheben, werden vielerorts grosse Mengen von Kalkprodukten in die betroffenen Ökosysteme eingebracht. Solche Kalkungen erhöhen in erster Linie den pH im Streu- (L) und Vermorungshorizont (F) und haben dadurch entscheidenden Einfluss auf die Funktionen der Ektomykorrhiza (Andersson & Söderström 1995, Wallander et al. 1997). Die proteolytische Aktivität (Spaltung von Proteinen in Polypeptide und Aminosäuren) der Pilzpartner, welche im L- und F-Horizont als sehr wichtig vermutet wird, ist stark pH abhängig und liegt für viele Arten zwischen 3.5 und 5.5 (Abuzinadah & Read 1986, Bending & Read 1995). Eine Erhöhung des pH's durch Kalkung wirkt sich demzufolge auf die proteolytischen Prozesse der Ektomykorrhizapilze aus (Chalot et al. 1995, Andersson et al. 1997). Verschiedene Untersuchungen haben nachgewiesen, dass Kalkung eine Erhöhung der mikrobiologischen Biomasse und Aktivität zur Folge hat sowie eine Veränderung der Artenzusammensetzung. Einerseits werden durch den pH-Anstieg insbesondere die Bakterien gefördert, was für die Mykorrhizapilze zu einer erhöhten Konkurrenz um die Nährstoffe führt. Andererseits kann es innerhalb der Symbiosepilze zu einer Verschiebung kommen, indem Arten gefördert werden, welche bevorzugt anorganischen Stickstoff verwerten (Wallander et al. 1997). Dazu kommt, dass beispielsweise in Waldökosystemen der Einfluss der Kalkung abhängig ist vom Bestandesalter, der Artenzusammensetzung, der Struktur sowie von den aktuellen Bodenverhältnissen (Lehto 1994, Agerer et al. 1998).

Kalkung nach der Versauerung des Bodens durch den Eintrag von SO_x (saurer Regen) kann sich ähnlich auswirken wie erhöhter Eintrag von Stickstoff (Wallanda & Kottke 1998). Dieses Phänomen könnte damit zusammenhängen, dass durch die Kalkung die Mineralisierungsrate erhöht und somit die Nitrifikation beschleunigt wird. Daraus resultiert eine höhere N-Verfügbarkeit, insbesondere in Form von Nitrat (Zelles et al. 1987, Kreutzer 1995).

Kohlendioxid (CO₂)

Laborversuche mit Modellökosystemen haben gezeigt, dass ein erhöhtes CO₂-Angebot zu Beginn ein stärkeres Wurzelwachstum sowie eine Zunahme der Mykorrhizierung zur Folge haben (Godbold et al. 1997, Runion et al. 1997). Mit Zunahme der Experimentdauer tritt jedoch eine Abflachung der Wachstumsraten ein, so dass im Vergleich zu den unbehandelten Kontrollen ausgeglichene Verhältnisse erreicht werden, sowie im A-Horizont tendenziell eine Reduktion der Mykorrhizierung (Wiemken et al. 1997). In einem unter sterilen Bedingungen durchgeführten Experiment zeigten die gleichen Autoren, dass Föhren nach einer Versuchsdauer von drei Monaten den zusätzlich gewonnenen Kohlenstoff in das Wurzelwachstum und die Mykorrhizierung investierten. Dazu ist anzumerken, dass es sich beim Mykorrhizapilz um ein sehr schnell wachsendes Isolat von *Pisolithus tinctorius* handelte. Andere, in der Schweiz natürlicherweise vorkommende Mykorrhizapilze, könnten in derselben Situation wahrscheinlich weniger profitieren. Von dem erhöhten Angebot an Kohlenstoff, hätten insbesondere sapro- und pathogene Pilze sowie Bakterien entscheidende Vorteile. Langzeitexperimente mit mykorrhizierten Bäumen zeigen eine Veränderung in der Zusammensetzung und eine Abnahme der Vielfalt der Arten der Mykorrhizapilze, hin zu schnellwachsenden und Rhizomorphen bildenden Vertretern (Godbold & Bernston 1997, Rey & Jarvis 1997). Langsam wachsende Mykorrhizapilze und solche, die stark und fein verzweigte Mycelien bilden (im Gegensatz zu Rhizomorphen), könnten unter solchen Bedingungen aussterben. Davon wären möglicherweise Arten betroffen, welche für die Pflanzen in Stress-Situationen besonders nützlich sind. Die Folge wäre eine erhöhte Anfälligkeit der Wirtspflanzen beim Auftreten der entsprechenden ungünstigen Verhältnisse.

Literaturverzeichnis

- Abuzinadah, R.H. & Read, D.J. 1986. The role of proteins in the nitrogen nutrition of ectomycorrhizal plants. I. Utilization of proteins by ectomycorrhizal fungi. *New Phytol.* 103: 481-493.
- Agerer, R., Taylor, A.F.S. & Treu, R. 1998. Effects of acid irrigation and liming on the production of fruit bodies by ectomycorrhizal fungi. *Plant Soil* 199: 83-89.
- Ahlström, K., Persson, H. & Börjesson, I. 1988. Fertilization in a mature Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stand – Effects on fine roots. *Plant Soil* 106: 179-190.
- Allen, E.B., Allen, M.F., Helm, D.J., Trappe, J.M., Molina, R. & Rincon, E. 1995. Patterns and regulation of mycorrhizal plant and fungal communities. *Plant Soil* 170: 4-62.
- Andersen, C.P. & Rygielwicz, P.T. 1991. Stress interactions and mycorrhizal plant response: understanding carbon allocation priorities. *Environ. Pollut.* 73: 217-224.
- Andersen, S. & Söderström, B. 1995. Effects of lime (CaCO₃) on ectomycorrhizal colonization of *Picea abies* (L.) Karst. Seedlings planted in a spruce forest. *Scan. J. For. Res.* 10: 149-154.
- Andersson, S., Ek, H. & Söderström, B. 1997. Effect of liming on the uptake of organic and inorganic nitrogen by mycorrhizal (*Paxillus involutus*) and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* plants. *New Phytol.* 135: 763-771.
- Arnebrant, K. 1994. Nitrogen amendments reduce the growth of extramatrical ectomycorrhizal mycelium. *Mycorrhiza* 53: 77-89.
- Arnebrant, K. 1996. Effects of nitrogen amendments on the colonization potential of some different ectomycorrhizal fungi grown in symbiosis with a host plant. In: Azcon-Aguilar, C. & Barea, J.M. (eds.): *Mycorrhizas in integrated systems from genes to plant development*. Proc. 4th European Symposium on Mycorrhizas, Luxembourg. Office for official publications of the European Communities, 71-74.
- Arnebrant, K. & Söderström, B. 1989. The influence of nitrogen fertilization on ectomycorrhizal mycelial colonization and infection. *Agric. Ecosyst. Environ.* 28: 21-25.
- Arnolds, E. 1991. Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agric. Ecosyst. Environ.* 35: 209-244.
- Arnolds, E. & Jansen, E. 1992. New evidence for changes in the macromycete flora of the Netherlands. *Nova Hedwigia* 55: 325-351.
- Axelrod, D.I. 1986. Cenozoic history of some western American pines. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 565-641.
- Bending, G.D. & Read, D.J. 1995. The structure and function of the vegetative mycelium of ectomycorrhizal plants. VI. Activities of nutrient mobilizing enzymes in birch litter colonized by *Paxillus involutus* (Fr.) Fr. *New Phytol.* 130: 411-417.
- Berbee, M.L. & Taylor, J.W. 1993. Dating the evolutionary radiations of the true fungi. *Can. J. Bot.* 71: 1114-1127.
- Buchmann, N., Gebauer, G. & Schulze, E.-D. 1996. Partitioning of ¹⁵N-labeled ammonium and nitrate among soil, litter, below- and above-ground biomass of trees and understorey in a 15-year-old *Picea abies* plantation. *Biogeochemistry* 33: 1-23.
- Cairney, J.W.G. & Meharg, A.A. 1999. Influences of anthropogenic pollution on mycorrhizal fungal communities. *Environ. Pollut.* 106: 169-182.
- Chalot, M., Kytöviita, M.M., Brun, A., Finlay, R.D. & Söderström, B. 1995. Factors affecting amino acid uptake by the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *Mycol. Res.* 99: 1131-1138.
- Colpaert, J.V. & Van Assche, J.A. 1992. Zinc toxicity in ectomycorrhizal *Pinus sylvestris*. *Plant Soil* 143: 201-211.
- Colpaert, J.V. & van Tichelen, K.K. 1996. Mycorrhizas and environmental stress. In: Frankland, J.C., Magan, N. & Gadd, G.M. (eds.): *Fungi and environmental change*. Cambridge University Press, Cambridge, 109-128.
- Egli, S. 1996. Effect of ammonium treatment on infectivity and competitiveness of ectomycorrhizal fungi on spruce seedlings. In: Azcon-Aguilar, C. & Barea, J.M. (eds.): *Mycorrhizas in integrated systems from genes to plant development*. Proc. 4th European Symposium on Mycorrhizas, Luxembourg. Office for official publications of the European Communities, 100-102.
- Frank A.B. 1885. Über die auf Wurzelsymbiose beruhende Ernährung gewisser Bäume durch unterirdische Pilze. *Ber. dt. bot. Ges.* 3: 128-145.
- Gallaud, I. 1905. Études sur les mycorhizes endotrophs. *Revue Générale de Botanique* 17: 5-48, 66-83, 123-135, 223-239, 313-325, 425-433, 479-500.
- Godbold, D.L. & Bernston, G.M. 1997. Elevated atmospheric CO₂ concentration changes ectomycorrhizal morphotype assemblages in *Betula papyrifera*. *Tree Physiology* 17: 347-350.
- Godbold, D.L. & Bernston, G.M. & Bazzaz, F.A. 1997. Growth and mycorrhizal colonization of three North American tree species under elevated atmospheric CO₂. *New Phytol.* 137: 433-440.
- Graf, F. 1994. Ecology and sociology of macromycetes in snow-beds with *Salix herbacea* L. in the alpine Valley of Radönt (Grisons, Switzerland). *Diss. Bot.* 235: 1-242.
- Graf, F. & Gerber, W. 1997. Der Einfluss von Mykorrhizapilzen auf die Bodenstruktur und deren Bedeutung für den Lebendverbau. *Schweiz. Z. Forstw.* 148: 863-886.
- Griesser, B. 1992. Mykosoziologie der Grauerlen- und Sanddorn-Auen (*Alnetum incanae*, *Hippophaëtum*) am Hinterrhein (Domleschg, Graubünden, Schweiz). *Veröff. Geobot. Inst. ETH, Rübel* 109: 1-235.
- Gulden, G., Høiland, K., Bendiksen, K., Brandrud, T.E., Foss, B.S., Jenssen, H.B. & Laber, D. 1992. Macromycetes and air pollution. *Bibl. Mycol.* 144: 1-81.
- Gundersen, P. & Rasmussen, L. 1990. Nitrification in forest soils: effects from nitrogen deposition on soil acidification and aluminium release. *Rev. Environ. Contam. Toxicol.* 113: 1-45.
- Harley, J.L. & Harley, E.L. 1987. A check-list of mycorrhizae in the British Flora. *New Phytol. (Suppl.)* 105: 1-102.
- Hartley, J., Cairney, J.W.G., Freestone, P., Woods, C. & Meharg, A.A. 1999. The effects of multiple metal contamination on ectomycorrhizal Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings. *Environ. Pollut.* 106: 413-424.
- Haug, I., Pritsch, K. & Oberwinkler, F. 1992. Der Einfluss von Düngung auf Feinwurzeln und Mykorrhizen in Kulturversuchen und im Freiland. *Forschungsbericht Kernforschungszentrum Karlsruhe, KfK-PEF* 97: 1-159.
- Horak, E. 1985. Die Pilzflora (Makromyceten) und ihre Ökologie in fünf Pflanzengesellschaften der montan-subalpinen Stufe des Unterengadins (Schweiz). *Ergebn. Wiss. Untersuch. Schweiz. Nationalparkes* 12: 337-476.
- Horak, E. & Röllin, O. 1988. Der Einfluss von Klärschlamm auf die Makromycetenflora eines Eichen-Hainbuchen-Waldes bei Genf. *Schweiz. Mitt. Schweiz. Anst. Forstl. Versuchswesen* 64: 21-147.
- Ing, B. 1996. Red data lists and decline in fruiting of macromycetes in relation to pollution and loss of habitat. In: Frankland, J.C., Magan, N. & Gadd, G.M. (eds.): *Fungi and environmental change*. Cambridge University Press, Cambridge, 61-69.
- Janse, J.M. 1897. Les endophytes radicaux de quelques plantes Javanaise. *Annales du Jardin Botanique de Buitenzorg* 14: 53-212.

- Jansen, A.E. 1992. Importance of ectomycorrhiza for forest ecosystems. In: Teller, A., Mathy, P. & Jeffers, J.N.R. (eds.): Response of forest ecosystems to environmental changes. Elsevier Applied Science, London & New York, 456-461.
- Jansen, E. & van Dobben, H.F. 1987. Is decline of *Cantharellus cibarius* in the Netherlands due to air pollution? *Ambio* 16: 27-29.
- Keane, K.D. & Manning, W.J. 1988. Effects of ozone and simulated acid rain on birch seedling growth and formation of ectomycorrhizae. *Environ. Pollut.* 52: 55-65.
- Kreutzer, K. 1995. Effects of forest liming on soil processes. *Plant Soil* 168/169: 447-470.
- Lehto, T. 1994. Effect of liming and boron fertilization on mycorrhizas of *Picea abies*. *Plant Soil* 163: 65-68.
- Lewis, D.H. 1987. Evolutionary aspects of mutualistic associations between fungi and photosynthetic organisms. In: Rayner, A.D.M., Brasier, C.M. & Moore, D. (eds.): Evolutionary biology of the fungi. Cambridge University Press, Cambridge, 161-178.
- McAfee, B.J. & Fortin, J.A. 1987. The influence of pH on the competitive interactions of ectomycorrhizal mycobionts under field condition. *Can. J. For. Res.* 17: 859-864.
- Mahoney, M.J., Chevone, B.I., Skelly, J.M. & Moore, L.D. 1985. Influence of mycorrhizae on the growth of loblolly pine seedlings exposed to ozone and sulphur dioxide. *Phytopathology* 75: 679-682.
- Manninen, A.-M., Laatikainen, T. & Holopainen, T. 1998. Condition of Scots pine fine roots and mycorrhiza after fungicide application and low-level ozone exposure in a 2-year field experiment. *Trees* 12: 347-355.
- Mason, P.A., Wilson, J. & Last, F.T. 1983. The concept of succession in relation to the spread of sheathing mycorrhizal fungi on inoculated tree seedlings growing in unsterile soils. *Plant Soil* 71: 247-256.
- Miller, R.M. & Jastrow, J.D. 1992. The application of VA mycorrhizae to ecosystem restoration and reclamation. In: Allen, M.J. (ed.): Mycorrhizal functioning. Chapman & Hall, New York & London, 438-467.
- Olsen, R.A. 1994. Soil biology: soil microflora and soil acidity. In: Abrahamsen, G., Stuanes, A.O. & Tveite, B. (eds.): Long-term experiments with acid rain in Norwegian forest ecosystems. Springer, New York, 122-136.
- Perrin, R. 1985. L'aptitude des mycorrhizes à protéger les plantes contre les maladies: panacée ou chimère? *Ann. Sci. For.* 42: 453-470.
- Perry, D.A., Molina, R. & Amaranthus, M.P. 1987. Mycorrhizae, mycorrhizospheres, and reforestation: current knowledge and research needs. *Can. J. For. Res.* 17: 929-940.
- Read, D.J. & Boyd, R. 1986. Water relations of mycorrhizal fungi and their host plants. In: Ayres, P. & Boddy, L. (eds.): Water, Fungi and Plants. Cambridge University Press, Cambridge, 287-303.
- Reich, P.B., Schoettle, A.W., Stroh, H.F., Trojano, J. & Amundsen, R.G. 1986. Effects of O₃ and SO₂, and acidic rain on mycorrhizal infection in northern red oak seedlings. *Can. J. Bot.* 63: 2049-2055.
- Remy, W., Taylor, T.N., Haas, H. & Kerp, H. 1994. Four hundred-million-year-old vesicular-arbuscular mycorrhizae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91: 11841-11843.
- Rey, A. & Jarvis, P.G. 1997. Growth responses of young birch trees (*Betula pendula* Roth.) after four and a half years co CO₂ exposure. *Annals of Botany* 80: 809-816.
- Ritchie, G.S.P. 1995. Soluble aluminium in acidic soils: principles and practicalities. *Plant Soil* 171: 17-27.
- Roelofs, J.G.M., Kempers, A.J., Houdjik, A.L.F.M. & Jansen, J. 1985. The effect of air-borne ammonium sulphate on *Pinus nigra* var. *maritima* in the Netherlands. *Plant Soil* 84: 45-56.
- Runion, G.B., Mitchell, R.J., Rogers, H.H., Prior, S.A. & Counts, T.K. 1997. Effects of nitrogen and water limitation and elevated atmospheric CO₂ on ectomycorrhiza of longleaf pine. *New Phytol.* 137: 681-689.
- Rygiewicz, P.T. & Andersen, C.P. 1994. Mycorrhizae alter quality and quantity of carbon allocated below ground. *Nature* 369: 58-60.
- Schier, G.A. & McQuattie, C.J. 1995. Effect of aluminium on the growth, anatomy, and nutrient content of ectomycorrhizal and nonmycorrhizal eastern white pine seedlings. *Can. J. For. Res.* 25: 1252-1262.
- Shaw, P.J.A., Dighton, J., Poskitt, J. & McLeod, A.R. 1992. The effects of sulphur dioxide and ozone on the mycorrhizas of Scots pine and Norway spruce in a field fumigation system. *Myc. Res.* 96: 785-791.
- Smith S.E. & Read D.J. 1997. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London.
- Sollins, P., Homann, P. & Caldwell, B.A. 1996. Stabilization and destabilization of soil organic matter: mechanisms and controls. *Geoderma* 74: 65-105.
- St. John, T.V. & Coleman, D.C. 1983. The role of mycorrhizae in plant ecology. *Can. J. Bot.* 61: 1005-1014.
- Stroh, H.F. & Alexander, M. 1985. Effect of simulated acid rain on mycorrhizal infection of *Pinus strobus* L. *Water, Air and Soil Pollution* 25: 107-114.
- Stroh, H.F., Reich, P.B., Schoettle, A.W. & Amundson, R.G. 1988. Effects of ozone and acid rain on white pine (*Pinus strobus*) growing in five soils. II. Mycorrhizal infection. *Can. J. Bot.* 66: 1510-1516.
- Taylor, A.F.S. & Alexander, I.J. 1989. Demography and population dynamics of ectomycorrhizas of Sitka spruce fertilized with N. *Agric. Ecosyst. Environ.* 28: 493-496.
- Taylor, A.F.S. & Read, D.J. 1996. A European north-south survey of ectomycorrhizal populations on spruce. In: Azcon-Aguilar, C. & Barea, J.M. (eds.): Mycorrhizas in integrated systems from genes to plant development. Proc. 4th European Symposium on Mycorrhizas, Luxembourg. Office for official publications of the European Communities, 144-147.
- Trappe, J.M. 1987. Phylogenetic and ecologic aspects on mycotrophy in the angiosperms from an evolutionary standpoint. In: Sarfir, G.R. (ed.): Ecophysiology of VA mycorrhizal plants. CRC Press, Boca Raton, 5-25.
- van Breemen, N., Mulder, G. & Driscoll, C.T. 1982. Acidification and alkalization of soils. *Plant Soil* 75: 283-308.
- van der Eerden, L.J., Lekkerkerk, L.J.A., Smeulders, S.M. & Jansen, A.E. 1992. Effects of atmospheric ammonia and ammonium sulphate on Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Environ. Pollut.* 76: 1-9.
- van der Heijden, M.G.A., Klironomos, J.N., Ursic, M., Moutoglou, P., Streitwolf-Engel, R., Boller, T., Wiemken, A. & Sanders, I.R. 1998. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature* 396: 69-72.
- Visser, S. 1985. Ectomycorrhizal fungal succession in jack pine stands following wildfire. *New Phytol.* 129: 389-401.
- Wallander, H., Arnebrant, K., Östrand, F. & Kärén, O. 1997. Uptake of ¹⁵N-labelled alanine, ammonium and nitrate in *Pinus sylvestris* L. ectomycorrhiza growing in forest soil treated with nitrogen, sulphur and lime. *Plant Soil* 195: 329-338.
- Wallenda, T. & Kottke, I. 1998. Nitrogen deposition and ectomycorrhiza. *New Phytol.* 139: 169-187.
- Wiemken, V., Ineichen, K. & Wiemken, A. 1997. Auswirkungen von Umweltveränderungen auf die Wurzeln, die Rhizosphäre und den Boden. Schlussbericht NFP 31. Vdf Hochschulverlag, ETH Zürich.
- Zelles, L., Scheunert, I. & Kreutzer, K. 1987. Effect of artificial irrigation, acid precipitation and liming on the microbial activity of a spruce forest stand. *Biol. Fertil. Soils* 4: 137-143.