

Forschungszentrum Karlsruhe
Technik und Umwelt

Wissenschaftliche Berichte
FZKA 6068

**Studien zur Besiedlung
und Holzzersetzung an
ausgewählten Laub- und
Nadelbäumen durch
wurzelbürtige Pilze**

J. Engels

Institut für Materialforschung

März 1998

Forschungszentrum Karlsruhe
Technik und Umwelt

Wissenschaftliche Berichte
FZKA 6068

Studien zur Besiedlung und Holzzersetzung an ausgewählten Laub- und
Nadelbäumen durch wurzelbürtige Pilze*

Julia Engels¹

Institut für Materialforschung

¹Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie, Albert-Ludwigs-
Universität Freiburg

* Von der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Albert-Ludwigs-
Universität Freiburg genehmigte Dissertation

Forschungszentrum Karlsruhe GmbH, Karlsruhe
1998

Als Manuskript gedruckt
Für diesen Bericht behalten wir uns alle Rechte vor
Forschungszentrum Karlsruhe GmbH
Postfach 3640, 76021 Karlsruhe
Mitglied der Hermann von Helmholtz-Gemeinschaft
Deutscher Forschungszentren (HGF)
ISSN 0947-8620

Studien zur Besiedlung und Holzzersetzung an ausgewählten Laub- und Nadelbäumen durch wurzelbürtige Pilze

Zusammenfassung

Vor dem Hintergrund verschiedener Arbeiten über die Vielfalt von Holzzersetzungs Mustern wurden weiterführende Studien über die Holzzersetzungsstrategien von Pilzen durchgeführt. Es zeigte sich, daß die als Weißfäuleerreger klassifizierten Pilze auch Holzzersetzungserscheinungen verursachen, die deutlich von einer Weißfäule abweichen. So war neben der Weißfäule in manchen Pilz-Wirt-Verhältnissen auch eine Moderfäule zu beobachten und darüber hinaus ein bisher nicht beschriebenes Holzzersetzungs Muster. Dieses mit der Lichtmikroskopie und der FE-REM beobachtete Abbauverhalten gibt Anlaß dazu, das gängige Verständnis über den Zellwandabbau von Fasern und Tracheiden zu überdenken. Wird in den meisten Arbeiten von einem lamellaren Aufbau der Sekundärwand ausgegangen, weisen die hier erzielten Ergebnisse auch auf eine deutlich radiale Orientierung von Zellwandbestandteilen hin. Weiterhin wurde in den meisten Pilz-Wirt-Kombinationen Wurzelholz signifikant stärker abgebaut als Stammholz. Eine mögliche Ursache könnte in den verschiedenen Konzentrationen an pilzwidrigen Stoffen und Nährstoffen im Holzsubstrat liegen, wobei wahrscheinlich hohe Stickstoffkonzentrationen den Holzabbau durch Pilze fördern. Bezüglich der Besiedlungsstrategien von wurzelbürtigen Pilzen zeigt die vorliegende Studie, daß es sinnvoll ist, zwischen Pilzen zu unterscheiden, die überwiegend nur in den Wurzeln vorkommen, und solchen Pilzen, die darüber hinaus auch den Wurzelstock besiedeln.

Studies on the colonization and degradation of deciduous and coniferous trees by root decay fungi

Summary

Based on the variation found among wood degradation patterns in previous studies, a detailed examination of degradation processes associated with root decay fungi was established. Within wood rotted by a range of white rot fungi, micromorphological cell wall alterations, which differed from typical features of a white rot were apparent. Thus, in some host-fungus combinations a soft rot was observed, whereas in other circumstances a degradation pattern was identified that has formerly not been reported. Detailed examination of the latter degradation pattern applying light microscopy and FE-REM, question the conventional view of the construction of fibre and tracheid cell walls. Although the majority of former studies describe a concentric arrangement of lamellae within the secondary wall a perpendicular alignment of cell wall constituents was predominantly apparent. In most host-fungus combinations root wood was degraded significantly stronger than stem wood. This may be related to the higher amounts of wood extractives and nutrients of the wood, whereby high amounts of nitrogen may particularly stimulate fungal degradation. The present study also showed that it is important to distinguish between root decay fungi that predominantly colonize and degrade the roots and those that also cause decay of the butt.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
1.1 Einführung	1
1.2 Zielsetzung	4
1.3 Grundlagen	4
2. Material und Methoden	8
2.1 Versuchsmaterial	8
2.2 Methoden	14
2.2.1 Gewinnung des Wirtsmaterials.....	14
2.2.2 Beimpfung der Versuchsklötzchen.....	15
2.2.3 Bestimmung des Gewichtsverlustes der Probeklötzchen	16
2.2.4 Bestimmung des Gesamtstickstoffgehalts der Wurzel- und Stammholzklötzchen .	18
2.2.5 Bestimmung des Lignin- und Zellulosegehaltes der inkubierten Wurzelholz- klötzchen.....	19
2.2.6 Lichtmikroskopische Untersuchungen	21
2.2.7 Rasterelektronenmikroskopie mit Feldemissionskatode (FE-REM).....	23
3. Ergebnisse.....	24
3.1 Ergebnisse der quantitativen Untersuchungen.....	24
3.1.1 Einfluß von Wurzel- oder Stammholz und Dauer der Inkubation auf die Abbau- leistung eines Pilzes.....	24
3.1.2 Die Abbauleistungen eines Pilzes an zwei Holzarten unter Verwendung von Wurzel- bzw. Stammholz	30
3.1.3 Zusammenhänge zwischen Gewichtsverlust und Feuchtigkeitsgehalt.....	33
3.1.4 Gesamtstickstoffgehalte.....	36
3.1.5 Lignin- und Zellulosegehalte.....	37
3.2 Ergebnisse der Lichtmikroskopie und Feldemissionen-Rasterelektronenmikroskopie..	43
3.2.1 Holzzersetzungsmuster von <i>F. velutipes</i> an Ahorn und Linde	43
3.2.2 Holzzersetzungsmuster von <i>G. applanatum</i> an Linde und Buche.....	50
3.2.3 Holzzersetzungsmuster von <i>Grifola frondosa</i> an Eiche und Linde.....	53
3.2.4 Holzzersetzungsmuster von <i>Armillaria ostoyae</i> an Fichte und Buche.....	56
3.2.5 Holzzersetzungsmuster von <i>Pholiota squarrosa</i> an Fichte und Buche.....	60
3.2.6 Holzzersetzungsmuster von <i>Armillaria gallica</i> an Fichte und Ahorn.....	61
3.2.7 Holzzersetzungsmuster von <i>Inonotus dryadeus</i> an Eiche und Buche	62
3.2.8 Holzzersetzungsmuster von <i>Armillaria mellea</i> an Fichte, Eiche und Ahorn	65
3.2.9 Fluoreszenzfärbung anhand ausgewählter Beispiele	68
3.2.10 FE-REM Studien.....	70

4. Diskussion	75
4.1 Diskussion der quantitativen Ergebnisse.....	75
4.2 Diskussion der Ergebnisse der Lichtmikroskopie und Feldemissionen- Rasterelektronenmikroskopie sowie der Beobachtungen ausgewählter Feldstudien	86
5. Zusammenfassung	102
6. Literaturverzeichnis.....	105
7. Anhang	118

1. Einleitung

1.1 Einführung

In der Vergangenheit konzentrierten sich Studien über Fäulen im Wurzel- und Stockbereich auf forstökonomische Fragestellungen. So fanden zahlreiche Untersuchungen über die Rotfäule disposition in Bezug auf verschiedene Waldstandorte statt (PECHMANN et al. 1973; SCHÖNHAR et al. 1973). Allgemein wurden Studien vorzugsweise an Nadelhölzern durchgeführt (WHITNEY, 1995), die zudem oft nur Sämlinge oder von geringem Alter waren (SCHNURBEIN, 1972). Im Vordergrund des Interesses stand dabei insbesondere die Holzentwertung durch Pilze. Weniger Beachtung fand dagegen der Einfluß holzersetzer Pilze auf die Standsicherheit von Bäumen, eine Frage, die v.a. im städtischen- und im landespflegerischen Bereich in den letzten Jahren sehr an Bedeutung gewonnen hat.

Der heutige Kenntnisstand über Holzersetzer im Wurzel- und Stockbereich ist im Vergleich zu den Fäulen der höheren Stammregionen erstaunlich gering. Letztere wurden in den vergangenen Jahren besonders intensiv in ihren Auswirkungen auf die Bruchsicherheit von Bäumen und ihrer Nachweisbarkeit durch Diagnosegeräte untersucht (SCHWARZE & FINK, 1994; SCHWARZE et al. 1995a, b). Insbesondere zur Erfüllung der Verkehrssicherungspflicht durch Baumeigentümer auf Basis der VTA-Methode (Visual Tree Assessment) (MATTHECK & BRELOER, 1994) ist eine sorgfältige Berücksichtigung des Stock- und Wurzelsystems unabdingbar. Diese Methode systematisiert die verschiedenen Diagnosemethoden bei der Baumkontrolle und ist darüber hinaus als Stand der Technik in die Rechtsprechung eingegangen und bietet ihren Anwendern mehr Rechtssicherheit im Umgang mit Bäumen (HÖTZEL, 1996).

Im Wurzelbereich versagen Bäume insbesondere im städtischen Bereich immer wieder, da sie gewöhnlich ungünstigen Standortbedingungen und zahlreichen Verletzungsgefahren ausgesetzt sind (MEYER et al. 1978; De La CHEVALLERIE, 1974, 1976). Dies zeigt sich nicht zuletzt in einer Umfrage über die Häufigkeit von Schadensfällen im Stadtbereich von ca. 200 Städten (WILDE, 1997). Dort war der Schadenstyp Baumwurf in seiner Häufigkeit vergleichbar mit dem Bruch im Stammbereich oder von Haltewurzeln.

Die weniger intensive Erforschung von Pilzen im Wurzel- und Stockbereich hat verschiedene Gründe, sowohl ökonomischer als auch rein untersuchungstechnischer Natur. Zum einen ist es häufig viel schwieriger, Fäulen im Wurzel- und Stockbereich zu *erkennen*. Viele dieser Pilze

bedingen nicht ein Absterben ihrer Wirte, sondern sie zersetzen das Holz im Verborgenen, was gewöhnlich von außen rein visuell nicht diagnostizierbar ist (SCHÜTT, 1985). Zum anderen bedarf es einer vollständigen Entfernung des Baumes, um den Blick in den Stock- und Wurzelbereich freizulegen, andernfalls ist ein intensives Studium über Ausbreitungswege und Eintrittspforten von Pilzen nur schwer möglich.

Darüber hinaus gibt es zahlreiche Faktoren, die die Wurzel- und Stockfäuleerreger zu einer sehr *heterogenen Gruppe* werden lassen. Sie leben die größte Zeit in einer Umwelt, die sich grundsätzlich von der oberirdisch lebenden Pilze unterscheidet (GARRETT, 1970). So spielen sowohl zahlreiche physikalische Bedingungen im Holz, wie z.B. die stärker als in der Luft schwankende Sauerstoff- und Kohlendioxidkonzentration, ferner die Feuchtigkeitskonzentrationen und darüber hinaus das Nährstoffangebot des Bodens eine entscheidende Rolle. Außerdem stehen wurzelbürtige Pilze in Konkurrenz mit saprophytisch lebenden Bodenorganismen (GARRETT, 1970).

Zur Bewertung von pilzlichen Abbauprozessen an Holz stehen verschiedene *Analysemethoden* zur Verfügung, die letztlich darauf basieren, daß es durch Pilze zu chemischen und strukturellen Veränderungen im Substrat kommt. Diese Veränderungen sind schon seit langer Zeit von Wissenschaftlern benutzt worden, um Holzzersetzungen zu klassifizieren, wobei verschiedene Kriterien Anwendung fanden:

In sehr früher Zeit begann der bekannte Forstpathologe Hartig, Fäulen anhand struktureller Unterschiede zu charakterisieren (HARTIG, 1878). Andere Wissenschaftler wie BAVENDAMM (1928) benutzten enzymatische Reaktionen, um z.B. zwischen Weiß- und Braunfäulen zu unterscheiden, während CAMPBELL (1931), PECHMANN und SCHAILE (1950) die Alkalilöslichkeit des Holzsubstrates als ein wesentliches Unterscheidungsmerkmal anführen. Wiederum andere Wissenschaftler bedienen sich der Pilzsystematik als übergeordnetem Kriterium. So stellt NILSSON (1988) fest, daß Weiß- und Braunfäulen den Basidiomyceten zuzuordnen sind, während die Moderfäule nur durch Ascomyceten und Deuteromyceten verursacht wird. Zwar beobachteten NILSSON und DANIEL (1988) und DANIEL et al. (1992) auch unter künstlichen Bedingungen eine durch Basidiomyceten verursachte Moderfäule, kommen aber zu dem Schluß, daß trotz der strukturellen Moderfäuleerscheinungen, chemische Analysen eine Zuordnung zu den Weißfäulen rechtfertigen. Letzteren schließt sich auch BLANCHETTE (1995) an, indem er ausführt, daß, solange es keine bessere Klassifikation gibt, diejenige von Nilsson bezüglich der Moderfäule

am geeignetsten erscheint. In den letzten Jahren wurden durch die Studien von SCHWARZE (1995) noch weiterreichende Ergebnisse erzielt. Schwarze spricht in seinen Arbeiten v.a. von Holzzersetzungsmustern, die durch Pilze verursacht werden. Ein Begriff, der unterstreicht, daß die konventionelle Einteilung der holzzersetzenden Pilze in die klassischen Fäulegruppen als ungenau angesehen werden muß (SCHWARZE, 1995; SCHWARZE et al. 1995b; SCHWARZE et al. 1997). Ausschlaggebend hierfür ist die beobachtbare hohe Plastizität in Abhängigkeit von Struktur und Chemie der Zellwand sowie die verschiedenen Lebensformen der pilzlichen Erreger selbst (ERIKSSON et al. 1990). In Studien konnte bezüglich des als Weißfäuleerreger klassifizierten Basidiomyceten *Inonotus hispidus* (Bull.:Fr.) Karst z.B. gezeigt werden, daß dieser Pilz alternativ oder ergänzend zur Weißfäule in künstlich und natürlich infiziertem Material auch zu einer Moderfäule befähigt ist (SCHWARZE et al. 1995a). Studien an natürlich infizierter Platane zeigten, daß v.a. in Bereichen von Reaktionszonen *I. hispidus* bevorzugt eine Moderfäule verursacht. Diese Strategie erlaubt dem Pilz, sich pilzwidrigen Bedingungen im Lumen der Zellen zu entziehen (SCHWARZE & FINK, 1997).

Damit wird deutlich, daß ein Großteil der pilzlichen Abbauprozesse noch keinesfalls umfassend geklärt ist und weiterführende Studien über die Holzzersetzungsstrategien von Pilzen hier neue wesentliche Kenntnisse erbringen können.

Über die bisher erläuterten Probleme hinaus soll die vorliegende Arbeit sich einem weiteren aktuellen Diskussionsfeld widmen. Die durch Pilze im Holzsubstrat verursachten Veränderungen können über eine Systematisierung der holzzersetzenden Pilzen hinaus wertvolle Hinweise auf die chemische Struktur von verholzten Zellwänden geben (BAILEY & KERR, 1954; MEIER, 1955; COWLING, 1964). Über die Art und Weise des Holzabbaus kann auf die Zellwandstruktur zurückgeschlossen werden. Denn nach wie vor existiert ein unklares Bild von der genauen Anordnung der Zellwandbausteine. Wurde allgemein von einem lamellaren Aufbau der S₂-Schicht (Sekundärwand) ausgegangen (LIESE, 1970; RUEL et al. 1978; FENGEL & WEGENER, 1989), konnten andere Arbeitsgruppen parallel dazu eine radiale Vorzugsrichtung der Zellulosemikrofibrillen in der S₂-Schicht beobachten (SELL & ZIMMERMANN, 1993a, b; LARSEN et al. 1995).

1.2 Zielsetzung

Im Wurzelbereich von Laubbäumen kommen v.a. Pilzarten vor, die zu einer sogenannten Weißfäule befähigt sind. In der vorliegenden Arbeit sollte das Abbauverhalten von sieben als Weißfäuleerreger klassifizierten wurzelbürtigen Pilzen und einem stammbürtigen Pilz an zahlreichen Wirten untersucht werden. Von besonderem Interesse war es, zu prüfen, ob Wurzel- oder Stammholz unterschiedlich zersetzt werden und ob die Effekte qualitativer und/oder quantitativer Natur sind. Insbesondere bestand die Vermutung, daß, möglicherweise als Reaktion auf erhöhte Feuchtigkeitskonzentrationen im Wurzelholz, Moderfäulen induziert werden könnten, die sich auf die Bruchsicherheit von Bäumen nachhaltig auswirken (SCHWARZE et al. 1993; SCHWARZE, 1995; SCHWARZE et al. 1995a). An die Prüfung der quantitativen Unterschiede in den Abbauraten von Wurzel- und Stammholz schließt sich die Diskussion über die Ursachen an, die dafür in unterschiedlichem Umfang verantwortlich sein dürften. Insbesondere stand dabei im Vordergrund, zu ergründen, weshalb manche wurzelbürtigen Pilze nicht über das Wurzelsystem hinaus in den Stamm aufsteigen.

Ein weiteres Ziel dieser Arbeit war, mit Hilfe von Pilzen als „Werkzeugen“ Zellwandstrukturen aufzudecken. Durch die Kombination der Lichtmikroskopie und der Feldemissionen-Rasterelektronenmikroskopie sollten an ausgewählten Beispielen durch holzzersetzende Pilze Rückschlüsse auf den Aufbau von verholzten Zellen ermöglicht werden.

1.3 Grundlagen

Wie eingangs beschrieben, werden durch wurzelbürtige Pilze v.a. Weißfäulen verursacht, insbesondere an Laubhölzern. Im folgenden wird deshalb kurz umrissen, was unter einer sogenannten Weißfäule verstanden wird.

Weißfäulen im Holz können sowohl durch Basidiomyceten als auch durch Ascomyceten verursacht werden. Grundsätzlich ist das Bild der Holzzersetzung durch Weißfäuleerreger sowohl makroskopisch als auch mikroskopisch keineswegs einheitlich, mit Ausnahme der Tatsache, daß die Hauptbestandteile des Holzes (Lignin, Zellulose und Hemizellulose) zu verschiedenen Zeitpunkten abgebaut werden. Dabei unterscheidet man zunächst zwei Gruppen von Weißfäulen, die simultane Fäule und die selektive Delignifizierung. In der Literatur werden v.a. drei Arten des selektiven Ligninabbaus beschrieben:

(1.) Die Weißfäule, die eine Vielzahl von Pilzen durch die selektive Delignifizierung im Holz verursachen. Makroskopisch ist diese an hellen Flecken zu erkennen, da durch den bevorzugten Ligninabbau zonenweise höhere Zellulosegehalte das Holz aufhellen. Ein typisches Beispiel dieser Holzersetzung wird z.B. durch *Phellinus pini* (Thore ex Fr.) verursacht (HARTIG, 1887; LIESE & SCHMID, 1966; BLANCHETTE, 1980).

(2.) Daneben kann eine selektive Delignifizierung aber auch zu einem weitreichenden Abbau der Mittellamelle im Holz führen, wodurch die einzelnen Zellen aus ihrem Verbund gelöst werden (HARTIG, 1887; BLANCHETTE, 1984).

(3.) Nach HARTIG (1887) und PEEK et al. (1972) ist auch ein lamellares Zerfallen der Sekundärwand (S_2) in submikroskopische Schichten möglich.

Bei der simultanen Fäule werden dagegen Lignin, Zellulose und Hemizellulosen gleichzeitig vom Lumen aus abgebaut. Dieser Prozeß findet in unmittelbarer Nähe zur Hyphe statt und bedingt so ein Einsinken der Hyphe in die Zellwand (LIESE, 1970; ERIKSSON et al. 1990). In zahlreichen Arbeiten wurde beobachtet, daß sowohl eine selektive Delignifizierung als auch eine simultane Fäule räumlich voneinander getrennt, jedoch gleichzeitig in einem Wirt vorkommen können (BLANCHETTE, 1984a, 1991; ADASKAVEG & GILBERTSON, 1986). Dabei ist bis zum heutigen Zeitpunkt noch nicht geklärt worden, welche Mechanismen letztlich die Art der Fäule bedingen. Zahlreiche Autoren haben dazu unterschiedliche Thesen entwickelt. Kommen verschiedene Autoren (KIRK et al. 1978; FENN & KIRK, 1981; DILL & KRAEPELIN, 1986) zu dem Schluß, daß niedrige Stickstoffgehalte die Hauptursache für die selektive Delignifizierung sind, konnten andere Wissenschaftler mit anderen Pilzarten (FREER & DETROY, 1982; REID, 1982; KAAL et al. 1993) keinen Einfluß von Stickstoff bzw. genau das Gegenteil beobachten. Damit wird deutlich, daß es eine Summe von Faktoren gibt, die letztlich eine umfassende Klärung bzw. Voraussage von Abbauerscheinungen erschweren.

Allgemein ist zu den Weißfäuleerregern anzumerken, daß sie die einzigen Mikroorganismen sind, die sämtliche Holzbestandteile abbauen können (LJUNGDAHL & ERIKSSON, 1985). Sie zählen nach KIRK et al. (1978) zu den aktivsten lignolytischen Organismen, die bisher beschrieben wurden. Es kommt ihnen eine immense Bedeutung im ökologischen Kreislaufsystem zu, führt man sich vor Augen, daß der Ligninanteil bei 18-30% (THOMSON, 1983) an der weltweit durch die Photosynthese produzierten Biomasse (150×10^9 t) liegt (LIETH, 1973; WHITTAKER & LIKENS, 1973).

Im Gegensatz dazu, kommt es bei einer **Moderfäule** kaum oder nur in geringem Ausmaß zum Abbau von Koniferinlignin. Grundsätzlich werden zwei Typen der Moderfäule unterschieden „Typ 1“ und „Typ 2“ (NILSSON, 1973). Typische Erscheinung in der verholzten Sekundärwand im Fall des „Typ 1“ ist die Entstehung von Kavernen, die dem Verlauf der Zellulosefibrillen folgen (HALE & EATON, 1985a, b; ZABEL et al. 1985; ERIKSSON et al. 1990). Hervorgerufen werden diese durch das Wachstum der Hyphen innerhalb der Zellwand, das durch typische Verzweigungsmuster der Hyphen in Form von T-Verzweigungen und L-Abzweigungen charakterisiert wird (BAILEY & VESTAL, 1937; CARTWRIGHT & FINDLAY, 1958). Im Querschnitt erscheinen diese Kavernen als kleine, kreisrunde bis ovale Hohlräume in der S₂-Schicht. Der „Typ 2“ ähnelt dagegen einer Weißfäule in der Art, daß es vom Lumen aus zur Bildung von Erosionsgräben in Richtung der Sekundärwand kommt, bei der auch die S₃-Schicht zersetzt wird (COURTOIS, 1963; CORBETT, 1965).

Neben der enzymatischen Ausstattung der Pilze ist auch die Struktur der Zellwand für das Zersetzungsmuster von großer Bedeutung, da sie letztlich durch die Form ihres Aufbaus unterschiedlich „attraktiv“ für die pilzlichen Enzyme erscheint. Aus diesem Grund soll im folgenden der Zellwandaufbau, wie er in der einschlägigen Fachliteratur beschrieben wird, skizziert werden. Als Ausgangsbasis für die Struktur der verholzten Zellwand wird meistens auf das von KERR und BAILEY (1934) erstellte Schema zurückgegriffen, das fünf Zellwandschichten unterscheidet. Dabei weisen z.B. MEIER (1955) und LIESE (1957) darauf hin, daß dieses Schema modifiziert werden sollte, vor allem hinsichtlich der Terminologie und auch bezüglich des strukturellen Aufbaus einzelner Schichten.

Allgemein unterscheidet man Mittellamelle, Primärwand und eine dreischichtige Sekundärwand (KOLLMANN, 1951; KOLLMANN & CÔTÉ, 1984; FENGEL & WEGENER, 1989). Über den genauen Verlauf der Zellulosemikrofibrillen gibt es unterschiedliche Ansichten. Zum einen gründen sich diese auf unterschiedliche Beobachtungstechniken, Vorbehandlungen der Proben und Baumarten. Darüber hinaus gibt es v.a. in der Sekundärwand innerhalb der Zellwandschichten Übergangszonen, die durch nahezu senkrecht zueinander verlaufender Zellulosefibrillen bedingt werden.

Die Mittellamelle (**ML**) verbindet einzelne Zellen miteinander und besteht hauptsächlich aus Lignin und Hemizellulosen. An sie angrenzend verläuft die dünne Primärwand (**PW**), ein Netzwerk aus dünnen Mikrofibrillen, die nach heutigem Kenntnisstand keine besondere Ausrichtung bevorzugen.

Mittels der Lichtmikroskopie kann man bei Querschnittsbetrachtung **ML** und **PW** nicht unterscheiden, weshalb sie auch als Mittelschicht zusammengefaßt werden. Sie kann einen Ligninanteil von bis zu 90 % besitzen. Die mechanischen Eigenschaften der Mittelschicht liegen darin, der Zellwand Druckfestigkeit und Steifigkeit zu verleihen.

An sie angrenzend verläuft die Sekundärwand (**S**), die ihrerseits in drei Schichten unterteilt wird, die sich durch ihren unterschiedlichen Mikrofibrillenverlauf unterscheiden lassen. Die **S₁**-Schicht weist einen geordneteren Verlauf der parallelen Fibrillen als die Primärwand auf mit einer Neigung von ca. 40-55° zur Zellachse. Der Ligningehalt innerhalb der Sekundärwand ist viel niedriger als in der Mittelschicht, wobei in der **S₁** und **S₃** wiederum deutlich höhere Werte vorliegen als in der **S₂** (JAYME & FENGEL, 1961; SACHS et al. 1963). Die **S₂**-Schicht nimmt den größten Anteil in der Sekundärwand ein, enthält den Hauptanteil der Zellulose des Holzes und verleiht damit der Zelle hohe Zugfestigkeiten. In vielen Arbeiten wird ihr ein lamellarer Aufbau nachgesagt (WARDROP & ADDOASHONG, 1963; LIESE, 1970; FENGEL & WEGENER, 1989), während MEIER (1955) nie eine deutliche Lamellierung feststellen konnte und auch bei gequollenen Zellwänden eher eine wabige Struktur beobachtete. Hinweise über das Vorhandensein von radialen Strukturen finden sich dagegen selten (BAILEY, 1938; SELL & ZIMMERMANN, 1993a,b; LARSEN et al. 1995; ZIMMERMANN und SELL, 1997). Die **S₃**-Schicht begrenzt die Zellwand zum Lumen hin und weist eine Vorzugsrichtung der Zellulosefibrillen nahezu quer zur Längsachse der Zelle auf. Diese kann ihrerseits noch von einer sowohl stofflich als auch strukturell anders gestalteten Warzenschicht bedeckt sein (MEIER, 1955; SITTE et al. 1991).

2. Material und Methoden

2.1 Versuchsmaterial

Das verwendete Versuchsmaterial setzte sich zum einen aus verschiedenen, in Reinkultur herangezogenen dikaryotischen Pilzstämmen und zum anderen aus Wurzel- und Stammholz verschiedener Baumarten zusammen.

Die Pilzarten, alle der Abteilung der Basidiomycota (Ständerpilze) angehörend, wurden zu Beginn der Untersuchungen von der Eidgenössischen Technischen Hochschule in Zürich (Nr. 5-8) und vom Institut für Forstbotanik und Baumphysiologie (Nr. 1-4) zur Verfügung gestellt und wiesen die aufgelisteten Herkünfte auf:

- 1) *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat.; (Flacher Lackporling)
(England: Windsor Great Park, Berkshire; Nr. 250593.1) ex *Fagus sylvatica*
- 2) *Flammulina velutipes* (Curtis: Fr.) Singer; (Samtfußrübling)
(England: Worplesdon, Nr. 100992.1) ex *Tilia platyphyllos*
- 3) *Grifola frondosa* (Dickson: Fr.) S. F. Gray; (Klapperschwamm)
(England: Farnham, Surrey; Nr. 220992.1) ex *Quercus robur*
- 4) *Pholiota squarrosa* (Müller: Fr.) Kummer; (Sparriger Schüppling)
(Deutschland: Elzach, Nr. 201094.1) ex *Malus domestica*
- 5) *Inonotus dryadeus* (Pers.: Fr.) Murrill; (Tropfender Schillerporling)
(Schweiz: Maienfeld; Nr. 941014.1) ex *Quercus robur*
- 6) *Armillaria mellea* (Vahl: Fr.) Kummer; (Honiggelber Hallimasch)
(Schweiz: Malans; Nr. 901010.3) ex *Populus tremula*
- 7) *Armillaria gallica* Marxmüller & Romagnesi; (Gelbschuppiger Hallimasch)
(Österreich: Ostermiething; Nr. 920808.1) ex *Juglans regia*
- 8) *Armillaria ostoyae* (Romagnesi) Henrik (Dunkler Hallimasch)
(Lichtenstein: Balzers; 890000.4 -7) ex *Pinus sylvestris*

Im folgenden werden die für die Untersuchungen relevanten Charakteristika der Pilze dargestellt. Dabei steht im Vordergrund des Interesses, das Wirtsspektrum, die Besiedlungsstrategien und die Art der Holzersetzung der einzelnen Pilze näher zu erläutern. Aus diesem Grund unterbleibt eine weitreichende makroskopische und mikroskopische Beschreibung der Pilze mit Verweis auf ausführliche Beschreibungen von BREITENBACH & KRÄNZLIN (1986), PHILLIPS & BURDEKIN (1982) und JAHN (1990).

Armillaria ssp.

Vor dem Jahr 1970 erwähnten Forstpathologen Holzerstörungen von *Armillaria* (Hallimasch) im Zusammenhang mit nur einem, allerdings sehr variablen und weltweit vorkommenden Taxon "*Armillaria mellea*". In neuerer Zeit erfolgt eine differenziertere Betrachtung der Gattung *Armillaria*, die verdeutlicht, daß sehr große Unterschiede zwischen den einzelnen Arten in Bezug auf ihr Wirtsspektrum, ihre Verbreitung und Pathogenität existieren. Die Gattung umfaßt sowohl eine Vielzahl von virulenten Krankheitserregern als auch Arten, die als Sekundärparasiten bzw. als Saprophyten agieren können. Dabei weisen GREGORY et al. (1991) darauf hin, daß die Virulenz innerhalb einer Art zwischen den Isolaten variieren kann und daß ferner die Größe des Gewichtsverlustes im Holz durch Wirtsvitalität und Umweltbedingungen beeinflusst wird.

Die Fruchtkörper von *Armillaria ssp.* werden nur im Herbst gebildet und erscheinen im späten Oktober oder im November. Der Zusammenhang zwischen der Häufigkeit des Auftretens und dem Grad der Baumschädigung durch *Armillaria ssp.* an Park- und Straßenbäumen werden dabei unterschiedlich eingeschätzt. Kommen GIBBS und GREIG (1990) nach Auswertung eines großen Sturmereignisses in England zu dem Ergebnis, daß *Armillaria ssp.* in unterschiedlicher Häufigkeit an verschiedenen Wirten bei 38% der geworfenen Parkbäume vorkamen, haben Untersuchungen von SEEHANN (1979) nur ein ausnahmsweises Auftreten von *Armillaria mellea* an Park- und Straßenbäumen ergeben.

Eine Besiedlung von Bäumen kann bei *Armillaria ssp.* durch Rhizomorphe, an Baumstümpfen durch Sporenbesiedlung oder durch Wurzelkontakte zwischen benachbarten Bäumen erfolgen (RISHBETH, 1978; NIERHAUS-WUNDERWALD, 1994). Im letzteren Fall erfolgt die Hauptinfektion durch den Hallimasch eher an Haupt- als an Feinwurzeln, wodurch auch der direkte Wurzelschutz durch Mykorrhizapilze in der Natur als unwahrscheinlich scheint (HAGLE & SHAW III, 1991). Dringt der Hallimasch in das Wurzel- und Stammholz vor, so ruft er nach MORRISON (1976) bzw. BUTIN (1989) und JAHN (1990) eine der Fäulekategorie Weißfäule zugeordnete Holzzersetzung hervor. Damit besitzt der Hallimasch das enzymatische Potential, in den Holzzellwänden die Bestandteile Lignin, Zellulose und Hemizellulose abzubauen (CAMPBELL, 1932). Eine differenziertere Beschreibung der Holzzersetzung durch die *Armillaria*-Arten an verschiedenen Wirten wird dabei in der Literatur nicht vorgenommen.

Bei näherer Betrachtung der untersuchten *Armillaria*-Arten läßt sich eine Unterscheidung bezüglich des Wirtsspektrums und der Pathogenität wie folgt treffen:

Armillaria mellea (Vahl: Fr.) Kummer, ein in Mittel- und Südeuropa vorkommender Pilz mit sehr breitem Wirtsspektrum, der nach ROLL-HANSEN (1985) und WAHLSTRÖM et al. (1991) bevorzugt Laubbäume befällt. Dabei bedingt er in Südengland nach Beobachtungen

von RISHBETH (1982) das Absterben einer großen Anzahl von Laub- und Nadelbäumen. Nach ZYCHA (1970) kann sich der Honiggelbe Hallimasch dabei zweier verschiedener Ausbreitungswege im Baum bedienen. Zum einen, indem er parasitisch im Kambium von Stamm- bzw. Wurzeln vordringt, zum anderen im Kernholz und damit saprophytisch agierend. Die eigentliche Holzersetzung erfolgt nach ZYCHA (1970) in Form einer sich langsam im Holz ausbreitenden „Weichfäule“, der in sämtliche Richtungen eine gelbliche, später graublau verfärbung voraussetzt. Damit fehlt die für Weißfäuleerreger typische helle Holzverfärbung. Ferner beobachtete ZYCHA (1970) auch einen bevorzugten Befall von feucht gelagertem Holz. Eine ähnliche Beobachtung machte METZLER (1994) an dreijährig beregneten Fichtenpoltern, die trotz der hohen Feuchtigkeit einen starken Befall mit *Armillaria ssp.* aufwiesen.

Armillaria ostoyae (Romagnesi) Henrik, ein in Mitteleuropa v.a. an Nadelgehölzen vorkommender Pilz, der nach ROLL-HANSEN (1985) nur eine geringe Bedeutung auf Laubgehölzen besitzt. Nach RISHBETH (1982) weist *A. ostoyae* ein begrenzteres Wirtsspektrum als *Armillaria mellea* auf und agiert nach Untersuchungen von SIEPMANN und LEIBIGER (1989) parasitisch z.B. auf 60jährigen Fichten. Auch WAHLSTRÖM et al. (1991) schätzt *Armillaria ostoyae* hochpathogen ein, mit der Einschränkung, daß er selten auf nicht gestreßten Bäumen vorkommt.

Armillaria gallica (Marxmüller & Romagnesi) ein vor allem in Laubwäldern vorkommender Pilz, der nach Untersuchungen von SIEPMANN und LEIBIGER (1989) v.a. in Buchenwäldern saprophytisch agiert.

Inonotus dryadeus

In Europa kommt *Inonotus dryadeus* (Pers.: Fr.) Murrill innerhalb des *Quercus*-Areal vor und reicht mit seiner nördlichen Verbreitung bis zum südlichen Skandinavien. Daneben ist er weit in Asien und Nordamerika verbreitet.

Nach SINCLAIR et al. (1987) vermag *I. dryadeus* sowohl Laub- als auch Nadelbäume parasitisch zu besiedeln und saprophytisch auf Baumstümpfen zu leben. Den Basidiosporen, so wird vermutet, fällt in diesem Zusammenhang die wichtige Aufgabe der Verbreitung und Etablierung auf neuen Substraten zu. Andererseits liegen noch keine Beweise vor, daß eine Infektion auch durch Wurzelkontakte benachbarter Bäume stattfindet (SINCLAIR et al. 1987). In der europäischen Literatur wird v.a. eine durch *Inonotus dryadeus* verursachte Wurzelfäule an alten oder auf ungünstigem Substrat stockenden Eichen beschrieben.

Die Besiedlung erfolgt über das Baumwurzelsystem und steigt von dort aus nur bis in den unteren Stammteil (JAHN, 1990). Dabei beschränkt sich die Fäule größtenteils auf das Kernholz, so daß das äußere Erscheinungsbild von befallenen Bäumen oft über viele Jahre symptomlos ist, doch durch das zerstörte Wurzelsystem kann es zu plötzlichem Wurf oder Bruch kommen. Ein Indiz für einen Befall sind die einjährigen Fruchtkörper, die von Mai bis Dezember an der Stammbasis auftreten und bis Mitte September voll erwachsen sind. Die Fruchtkörper erscheinen jedoch nicht zwangsläufig jedes Jahr. Die dabei verursachte Holzerstörung des Pilzes ist in die Kategorie der Weißfäulen einzuordnen, und das Holz nimmt dabei eine weich-wässrige Erscheinung an (LONG, 1913).

Ganoderma applanatum

Ganoderma applanatum (Pers.) Pat. ist ein Pilz mit breitem Wirtsspektrum, der v.a. in Laubwäldern auf der nördlichen Halbkugel weit verbreitet ist und oft Buchen besiedelt. Daneben kommt er in Parks, Gartenanlagen und Städten sowie seltener auch auf Nadelhölzern wie Fichte und Tanne vor.

Als Schwächeparasit besiedelt er v.a. Wunden an Wurzeln und Stamm seiner Wirte und kann hier eine intensive Weißfäule verursachen, die zu einer erheblichen Beeinträchtigung der Stand- und Bruchsicherheit führt. Wie schon bei anderen wurzelbürtigen Pilzen erwähnt, ist das plötzliche Umfallen oder Brechen von infizierten Bäumen stets eine Gefahr, wobei nach SINCLAIR et al. (1987) die mehrjährigen Fruchtkörper die einzigen deutlichen Indikatoren für eine vorliegende Holzerstörung sind. Der vielfältig ausgebildete Fruchtkörper ist meist konsolenförmig und zuweilen größer als 50 cm. Seine Oberfläche ist fest, jedoch mit dem Fingernagel eindrückbar und oft stark mit dem eigenen braunen Sporenpulver übersät. Bei der Pilzbestimmung kann es leicht zur Verwechslung der Arten *Ganoderma applanatum* und *Ganoderma adpersum* (Boud in Pat.) kommen, wobei makroskopische Merkmale sehr hilfreich in der Artunterscheidung sind. So treten nur bei *G. applanatum* Gallen auf der Unterseite des Pilzfruchtkörpers auf, die durch eine Pilzfliege (*Agathomyia wankowiezi*) verursacht werden. Außerdem sind die Fruchtkörper eher dünner (ca. 10 cm) und stärker vom Substrat abgehend als bei *G. adpersum*. Weiterhin ist bei *G. applanatum* das Verhältnis von Trama zur Röhrenschiebt zugunsten der letzteren verschoben.

Nach BLANCHETTE (1984) verursacht der Pilz sowohl eine simultane als auch eine selektive Delignifizierung, wobei unklar bleibt, welche Mechanismen die jeweilige Fäule bewirken. Makroskopisch nimmt dabei von *G. applanatum* befallenes Eichenkernholz eine hell fleckige bis streifige Struktur an (AUFSESS, 1973).

Grifola frondosa

Grifola frondosa (Dickson: Fr.) S. F. Gray lebt als weißfäuleverursachender Pilz in Europa an der Stammbasis und an Wurzeln v.a. von älteren Eichen und seltener an Linde (KREISEL, 1961). In Südeuropa kommt er dagegen auch häufiger an Edelkastanien vor.

Beobachtungen von CARTWRIGHT (1940) an Eichen ohne jegliche Stammverletzung zeigten eine im Kernholz aufsteigende Fäule bis ca. 1,5-2,5 m Höhe, die somit ihren alleinigen Ursprung im Wurzelsystem haben mußte. Dabei verfärbte sich das Holz in einem fortgeschrittenen Fäulestadium zu einer Loch- bzw. streifigen Weißfäule, die durch eine Zone geringerer Zerstörung von rötlich erscheinender, wassergesättigter Konsistenz umgeben war (CARTWRIGHT, 1940). GREIG und GULLIVER (1976) beobachteten die Anwesenheit einer charakteristischen orangen Zone, die mit der Weißlochfäule assoziiert war und wiesen außerdem auf hohe finanzielle Einbußen beim Eichenholzverkauf durch die damit einhergehende basale Holzerstörung hin.

Die einjährigen Fruchtkörper erscheinen im Herbst an den Wurzeln und dem unteren Stamm und können über Jahrzehnte hinweg dort immer wieder auftreten und weiterwachsen. Es bilden sich sogenannte Sammelfruchtkörper aus, bei denen aus einem fleischigen Stamm zahlreiche Einzelhüte entspringen. Unterseits findet man weit am Stiel herablaufende weiß bis cremfarbige Poren, die von leicht eckiger Form sind. Bei Druck, z.B. mit einem Finger, dunkelt diese Porenschicht nicht nach, im Gegensatz zu *Meripilus giganteus* (Pers.: Pers) Karst (BREITENBACH & KRÄNZLIN, 1986). Ferner sind häufiger benachbarte Bäume befallen, da *G. frondosa* das Potential besitzt, über die Wurzeln benachbarte Bäume zu infizieren (JAHN, 1990).

Pholiota squarrosa

Pholiota squarrosa (Müller: Fr.) Kummer, ist sowohl in Europa als auch Amerika verbreitet und besitzt ein breites Wirtsspektrum auf Laubbäumen, daneben befällt der Pilz auch Koniferen wie z.B. *Picea abies*. In Deutschland kommt er vom Flach- bis ins Bergland vor.

Die Pilzfruchtkörper werden von Juli bis Dezember an der Stammbasis seiner Wirte gebildet. Neben seiner Gefährlichkeit, als Wundparasit sowohl den unteren Stammteil als auch die Starkwurzeln zu befallen, kann er außerdem saprophytisch agieren (PHILLIPS & BURDEKIN, 1982).

Seine Holzersetzung wird den Weißfäulen zugeordnet, jedoch liegen in der Literatur nur spärliche Informationen über weiterreichende Einzelheiten der Holzerstörung vor. So beschreibt PEACE (1938) makroskopisch die Holzersetzung an von ihm untersuchten

Fichten als eine weiche Braunfäule. Damit weist die Holzerstörung und die damit einhergehende Holzverfärbung eine für Weißfäulepilze untypische Farbe auf.

Flammulina velutipes

Flammulina velutipes (Curtis Fr.) Singer ist in Europa verbreitet und tritt v.a. an Weiden und anderen Laubbäumen auf, selten jedoch an Nadelhölzern. Seine Fruchtkörper erscheinen im Spätherbst und Winter (Oktober bis April) und besiedeln nach SEEHAN (1979) kleine Wundstellen vom Boden bis zu einer Höhe von fünf Metern. Seine Fruchtkörper wachsen meist in Büscheln und sind in ihrem Erscheinungsbild sehr variabel. Die orange-gelbliche Farbe wird in der Mitte des konvexen Fruchtkörpers dunkler.

Flammulina velutipes kommt im nährstoffreichen Splintholz von Laubhölzern vor und ernährt sie anfänglich von den leicht zugänglichen Holzanteilen (LYR & ZIEGLER, 1959).

Nach SCHLECHTE (1986) ist *F. velutipes* den Weißfäuleerregern zuzuordnen, wobei ihm eine mittlere holzerstörende Kraft zukommt. Überraschender Weise konnte bei ihm nur eine geringe Laccaseaktivität nachgewiesen werden und mit zunehmender Holzersetzung die Tendenz zu einer Braunfäule (LYR & ZIEGLER, 1959). Studien von NILSSON und DANIEL (1988) an mit *F. velutipes* infiziertem Holz zeigten typische Moderfäulekavernen im zersetzten Bereich und konnten darüber hinaus aber auch einen deutlichen Ligninabbau in chemischen Analysen nachweisen. Aufgrund des beobachteten Ligninabbaus kommen die Autoren zu dem Schluß, daß der Pilz trotz der Kavernen den Weißfäuleerregern zuzurechnen ist.

2.2 Methoden

2.2.1 Gewinnung des Wirtsmaterials

Das Wirtsmaterial der Studien stammte von ca. 80- bis 120jährigen gesunden und geradschaftigen Bäumen aus Waldbeständen. Das Kriterium der Geradschaftigkeit ergab sich aus der Tatsache, daß die Biomechanik Einfluß auf die Holzanatomie nimmt, z.B. durch die Druck- und Zugholzbildung (WARDROP, 1995; CÔTÉ & DAY, 1995; MATTHECK & KUBLER, 1995) und damit letztendlich das Verhalten holzabbauender Pilze beeinflusst werden kann. Um diesen Einfluß zu minimieren, wurde auf die Gewinnung möglichst homogenen Materials größter Wert gelegt.

Die Bäume wurden frisch gefällt, und von ein- und demselben Baum wurde jeweils Holz aus dem unteren geradschaftigen Stammstück sowie den Wurzeln entnommen. Die Entnahme von Stamm- und Wurzelholz erfolgte in Anlehnung an BÖTTCHER und LIESE (1975). Die unterirdisch schräg vom Stammzentrum weg verlaufenden Wurzeln wurden von Hand freigelegt und anschließend mit Motorsäge oder Axt in möglichst gerade verlaufende Einzelstücke von ca. 30-40 cm Länge und 10-20 cm Durchmesser zerlegt. Dabei besaß das jeweils erste Wurzelholzstück einen Mindestabstand von 20 cm vom Wurzelhals, um den von BÖTTCHER und LIESE (1975) erwähnten Übergangsbereich von der Wurzel zum Stamm auszuschließen.

Die verwendeten Baumarten und ihre ehemaligen Standorte:

- 1) *Fagus sylvatica* L. (Rotbuche)
(Deutschland: Schopfheim)
- 2) *Acer platanoides* L. (Spitzahorn)
(Deutschland: Mooswald, Freiburg i. Br.)
- 3) *Quercus robur* L. (Stieleiche)
(Deutschland: Mooswald, Freiburg i. Br.)
- 4) *Picea abies* L. (Fichte)
(Deutschland: Mooswald, Freiburg i. Br.)
- 5) *Tilia cordata* Mill. (Winterlinde)
(Deutschland: Schopfheim)

Das gewonnene Baummaterial wurde in der Werkstatt unter Berücksichtigung des Schwindens bei der späteren Trocknung auf Würfel mit 20 x 20 x 20 mm Kantenlänge zurechtgeschnitten.

Die Probeklötzchen des Stammholzes wurden aus dem Kern- bzw. Reifholz geschnitten. Durch diese Vorgehensweise sollte sichergestellt werden, daß die ausgesuchten

wurzelbürtigen Pilze auch unter Laborbedingungen das natürlicher Weise zur Verfügung stehende Substrat erschließen müssen.

Die Wurzelholzklotzchen wurden mit einem Mindestabstand von 1 cm zur Rinde ausgesägt. Je Pilz-Wirt-Verhältnis und Inkubationszeit standen 5 Klotzchen zuzüglich der Kontrollexemplare zur Verfügung. Dies bedeutet, daß bei der Versuchsvariante I mit drei Inkubationszeiten sowohl 15 Klotzchen Stamm- als auch Wurzelholz beimpft wurden, parallel dazu existierten jeweils 15 unbehandelte Kontrollklotzchen.

2.2.2 Beimpfung der Versuchsklotzchen

Die Beimpfung der Versuchsklotzchen wurde in Anlehnung an SCHWARZE und FINK (1994) durchgeführt, die ihrerseits ein Verfahren von OTJEN und BLANCHETTE (1986) modifizierten:

Im ersten Schritt erfolgte die Anzucht der Reinkulturen in Petrischalen (94*16 MM; mit Nocken) auf 3%igem Malzextrakt-Agar für 14 Tage in einem Brutschrank bei 25 °C im Dunkeln. Im zweiten Schritt wurden diese mit Ausnahme von *Inonotus dryadeus* zur Gewinnung des Inokulums auf eigens dafür vorbereiteten Haselklotzchen kultiviert.

Die ca. vierjährigen Haseltriebe (*Corylus avellana* L.: Schopfheim, Baden-Württemberg, Deutschland) wurden entrinde und in Scheiben von 10 mm Durchmesser und Höhe geschnitten. Anschließend erfolgte die Platzierung von jeweils 16 Haselklotzchen in einem 200 ml Weithals-Erlenmeyerkolben, der mit 100 g scharfem Sand, 3 g Maismehl (Neuform International Import, Organisation der Neuform Vereinigung deutscher Reformhäuser) und 25 ml destilliertem Wasser befüllt war. Diese Erlenmeyerkolben wurden anschließend für 20 Minuten bei 120 °C autoklaviert. Nach dem Autoklavieren wurden aus den in Petrischalen angezogenen Reinkulturen unter sterilen Bedingungen 5 mm breite Myzelscheiben ausgestanzt und auf die Haselscheiben plziert. Die Erlenmeyerkolben wurden anschließend mit einem sterilen Wattestopfen und Parafilm verschlossen und bis zur vollständigen Besiedlung der Haselklotzchen, dem späteren Inokulum, im Brutschrank aufbewahrt.

Bei *Inonotus dryadeus* scheiterte die Besiedlung der Haselklotzchen trotz zweimaligen Versuchs. Deshalb wurden in diesem Fall anstatt der Hasel- Buchenscheiben verwendet, die in 1%-Malzextrakt autoklaviert wurden. Anschließend wurden jeweils 10 Buchenklotzchen direkt in die in Petrischalen angezogenen Reinkulturen plziert, mit Parafilm verschlossen und dort auch bis zur vollständigen Besiedlung im Brutschrank aufbewahrt.

Zur eigentlichen Beimpfung der Versuchsklotzchen wurden diese bei einer Temperatur von 103 +/- 2 °C über 48 Stunden darrgetrocknet, anschließend das Trockengewicht bestimmt. Künstliche Befeuchtung mit destilliertem Wasser fand in einem Exsikkator mittels einer

Vakuumpumpe statt. Die Klötzchen der einzelnen Wirte bedurften dabei einer Befeuchtung zwischen 2-20 Minuten, um den gewünschten Feuchtigkeitsgehalt von 50-70% des Trockengewichts zu erreichen. Danach wurden sie auf ihren Querschnittsflächen stehend in jeweils ein 500 ml Glas (Honigglas) plaziert. Letzteres wurde vorher mit 10 g Vermiculit der Korngröße 3-6 mm befüllt (Firma Isola-Mineralwolle-Werke, W. Zimmermann GmbH, Sprockhövel-Haßlinghausen) und mit 50 ml destilliertem Wasser befeuchtet. Diese Gläser wurden mit ihrem Aluminiumdeckel lose verschlossen und zur Sterilisation für 20 Minuten bei einer Temperatur von 120 °C autoklaviert.

Anschließend wurde jedes Probeklötzchen unter sterilen Bedingungen gemäß der geplanten Pilz-Wirtkombinationen (Tabelle 1) mit dem jeweiligen angezogenen Inokulum beimpft. Dieses wurde in die Mitte der Querschnittsfläche eines jeden Probeklötzchens plaziert, wobei bei den Kontrollvarianten ein nicht pilzlich infiziertes Inokulum verwendet wurde. Danach wurde das Honigglas locker mit seinem Deckel und Parafilm verschlossen und für die jeweilige Inkubationszeit im Brutschrank im Dunkeln bei 25 °C aufbewahrt.

Pilzart	Variante I Baumart	Variante II Baumart
<i>Ganoderma applanatum</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Tilia cordata</i>
<i>Flammulina velutipes</i>	<i>Acer platanoides</i>	<i>Tilia cordata</i>
<i>Grifola frondosa</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Tilia cordata</i>
<i>Pholiota squarrosa</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>Picea abies</i>
<i>Inonotus dryadeus</i>	<i>Quercus robur</i>	<i>Fagus sylvatica</i>
<i>Armillaria mellea</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Quercus robur</i>
<i>Armillaria gallica</i>	<i>Acer platanoides</i>	<i>Picea abies</i>
<i>Armillaria ostoyae</i>	<i>Picea abies</i>	<i>Fagus sylvatica</i>

Tab. 1: In zwei Versuchsvarianten unterschiedene Auswahl verschiedener Pilz-Wirt Kombinationen zur Beimpfung des Wurzel- und Stammholzes in vitro.

2.2.3 Bestimmung des Gewichtsverlustes der Probeklötzchen

Zunächst wurden die Versuche nach dem Schema der Variante I mit drei Inkubationszeiten von 6, 12 und 18 Wochen durchgeführt. Später kam die vereinfachte Versuchsvariante II mit nur zwei Inkubationszeiten von 6 und 12 Wochen zur Anwendung. Die Verkürzung der Inkubationszeit auf maximal 12 Wochen ergab sich aus den Ergebnissen der Versuchsvariante I, bei denen keine wesentlichen neuen Erkenntnisse in der dritten Inkubationszeit gewonnen werden konnten. Nach Abschluß einer jeweiligen Inkubationszeit wurden die Versuchsgläser geöffnet, die einzelnen Probeklötzchen von Myzel gereinigt und anschließend deren

Feuchtgewicht bestimmt. Nachfolgend trockneten alle Probeklötzchen für 48 Stunden bei 103 ± 2 °C. Während des Abkühlens wurden diese getrockneten Proben in einem Exsikkator aufbewahrt und anschließend gewogen.

Aus den unter 2.2.2 vor der Beimpfung ermittelten Größen und den oben genannten Meßgrößen, konnten sodann die Gewichtsverluste und Feuchtigkeitsveränderungen der Versuchsklötzchen in den jeweiligen Inkubationszeiträumen errechnet werden, differenziert nach Wurzel- und Stammholz und Pilz-Wirt-Kombinationen.

Bei der statistischen Auswertung der Gewichtsverlustdaten fand eine zweifaktorielle Varianzanalyse Anwendung. Damit sollten auf quantitativem Weg die auf das Versuchsergebnis einwirkenden Einflußfaktoren untersucht werden, um eine Aussage bezüglich ihrer Qualität als wesentliche oder unwesentliche Einflußgrößen treffen zu können (SACHS, 1992).

Zum einen wurde der Einfluß der Holzentnahmestelle (Wurzel- oder Stammholz) und der Inkubationszeit auf den durch einen Pilz verursachten Gewichtsverlust getestet. Im Ergebnisteil wird der Überbegriff „Organ“ verwendet, wenn es um die Differenzierung zwischen Wurzel- bzw. Stammholz geht. Zusätzlich wurde bei dieser Berechnung auch noch das Ausgangsgewicht der Holzklötzchen als Kovariate berücksichtigt, denn trotz der gleichen Probenklötzchengröße differierte das eigentliche Probenausgangsgewicht. Der der Varianzanalyse angeschlossene F-Test zeigte für die einzelnen Pilz-Wirt-Kombinationen an, ob eine globale Signifikanz bei den Haupteffekten (Stamm- oder Wurzelholz und Inkubationszeit) vorliegt, wo diese begründet ist und inwiefern Wechselwirkungen vorliegen. Dabei wird im folgenden eine zum Testniveau hochsignifikante Ablehnung der Nullhypothese ($p < 0,001$) mit zwei Sternen (**) und eine signifikante Ablehnung der Nullhypothese ($p < 0,05$) mit einem Stern (*) gekennzeichnet.

Zum anderen wurde auch mittels einer zweifaktoriellen Varianzanalyse der durch den Pilz verursachte Gewichtsverlust auf zwei verschiedenen Wirten getestet. Dabei wurde auch hier zwischen Wurzel- und Stammholz differenziert, wobei die Gewichtsverlustdaten nur aus der zweiten Inkubation (12 Wochen) berücksichtigt wurden. Dies ergab sich aus der Tatsache, daß für die erste Inkubationszeit die Abbauraten noch nicht als so aussagekräftig angesehen wurden und für die dritte Inkubationszeit nur Daten für die Variante I existierten.

Neben der globalen Information eines signifikanten oder nicht signifikanten Ergebnisses war es zudem von Interesse zu prüfen, ob der jeweils pro Inkubationszeitraum ermittelte durchschnittliche Gewichtsverlust sich zwischen Wurzel- und Stammholz bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,05$ signifikant unterscheidet oder das Ergebnis lediglich zufälliger Natur ist. Dazu wurde der LSD-Test ("least significant difference") angeschossen (SACHS, 1992). Dieser Test setzt die Signifikanz des Globaltests voraus, die mit der Varianzanalyse und angeschlossenem F-Test festgestellt wurde und empfiehlt sich für einen

Mittelwertvergleich bei weniger als sechs Variaten ($k < 6$). Die statistische Auswertung wurde mit dem computergestützten SPSS-Programm durchgeführt (NORUSIS, 1988).

Bei den Datenpaaren, die innerhalb einer Inkubationszeit oder bei einem Organ zu keinem meßbaren Gewichtsverlust führten, wurden die verbleibenden Daten mittels eines t-Tests für zwei unabhängige Stichproben getestet ($p = 0,05$). Dieses traf auf *A. gallica* an Fichte für die erste Inkubationszeit zu, wo sowohl beim Stamm- als auch Wurzelholz kein Gewichtsverlust meßbar war. Ebenso betraf es *A. mellea* an Fichte, wo kein Abbau des Stammholzes über die gesamte Beobachtungszeit meßbar war. Hier wurden nur die Gewichtsverlustdaten im Wurzelholz weiter berücksichtigt.

Anschließend sollen diese Ergebnisse in einen Gesamtkontext gestellt werden. Studien der Holzzersetzungsmuster auf Basis lichtmikroskopischer Arbeiten einerseits und Analysen von Holzbestandteilen andererseits, wie z.B. die Stickstoff- und Ligninbestimmung, werden dabei zusätzlich besonders berücksichtigt.

Wie eingangs erwähnt, wurde neben der Veränderung des Gewichtes der Versuchsklötzchen jeweils auch deren Holzfeuchtigkeit ermittelt. In diese Datenpaare wurde anschließend eine lineare Regressionsgerade gelegt und das dazugehörige Bestimmtheitsmaß (r^2) errechnet. Angeschlossen daran war der F-Test, um die Parameter der zugrundegelegten linearen Funktion bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $p = 0,05$ auf den Grad ihres Zusammenhangs zu prüfen. Diese Daten wurden nicht in die Varianzanalyse einbezogen, da die Messung der Feuchtigkeiten in den Versuchsklötzchen kritisch betrachtet werden muß. Zwar werden alle Klötzchen eingangs auf eine Feuchtigkeit zwischen 50-70% eingestellt, doch anschließend werden sie autoklaviert, so daß die Veränderung der Feuchtigkeit bei diesem Prozeß nicht genau abzuschätzen ist. Die Analyse der Daten beschränkt sich deshalb nur auf den Trend, wie sich die Feuchtigkeit der Versuchsklötzchen bei zunehmendem Gewichtsverlust verändert.

2.2.4 Bestimmung des Gesamtstickstoffgehalts der Wurzel- und Stammholzklötzchen

Die im Holz enthaltene Stickstoffmenge differiert sowohl über den Stammquerschnitt, als auch in verschiedenen Baumarten, und zeitlich betrachtet kommt sie in unterschiedlichen Mengen im Holz vor (KOLLMANN, 1951; COWLING & MERRILL, 1966; RAYNER & BODDY, 1988). Ihre Rolle wird im Zusammenhang mit Pilzen immer wieder herausgestellt und Versuche von MERRILL und COWLING (1966) haben aufgezeigt, daß eine Zugabe von Stickstoff den Holzabbau durch Pilze fördert. Auch KOLLMANN (1951) führt an, daß Holz um so dauerhafter ist, je weniger Stickstoff es enthält. Bei Buchen, die von Natur aus

stickstoffreicher sind, konnte er allerdings keine wesentliche Erhöhung der Abbauraten durch Stickstoffgaben induzieren, im Gegensatz zu Nadelholz. Es sollte somit der Frage nach einem möglichen Zusammenhang zwischen den Abbauraten der Pilze und den ermittelbaren Stickstoffkonzentrationen nachgegangen werden.

Im vorliegenden Versuch wurde begleitend zu den ausgewählten Pilz-Wirt-Verhältnissen der Gesamtstickstoffgehalt an nicht beimpften Klötzchen bestimmt. Zu diesem Zweck wurden je Wirt jeweils 15 Klötzchen von Stamm- und Wurzelholz bis zur Gewichtskonstanz getrocknet und anschließend zur Homogenisierung des Materials in einer Scheibenschwingmühle zu Pulver verarbeitet. Damit war gewährleistet, daß das Versuchsmaterial, an dem der Gewichtsverlust ermittelt wurde, aus der gleichen Grundgesamtheit stammte, aus der auch die Proben zur Stickstoffbestimmung herrührten. Nach der Probenvorbereitung ermittelte man die Stickstoffgehalte mit dem Carlo-Erba-Elemental-Analyzer (Modell NA 1500). Das Grundprinzip basiert auf einer vollständigen Verbrennung der Probe in reinem Sauerstoff, wobei der gebundene Stickstoff in molekularen Stickstoff und Stickoxide umgesetzt wird. Letztere werden anschließend auf einem mit 850 °C beheizten, zum Teil mit Silber beschichteten Kupferkatalysator zu Stickstoff reduziert (EHRENBERGER, 1991). Dieser Art der Stickstoffbestimmung wurde der Vorzug gegeben, da im Gegensatz zur Kjeldahl-Methode durch die Oxidation der Probe alle Stickstoffverbindungen erfaßt werden können und damit eine höhere Genauigkeit erreicht wird (KELLER & NUSSBAUMER, 1993). Außerdem ist die Elementaranalyse vollautomatisch gesteuert, und es bedarf weniger Zeit und keines Umgangs mit gefährlichen Chemikalien.

Eine Analyse des zersetzten Holzes auf dessen Stickstoffkonzentrationen unterblieb, da im Holz abgebauter Stickstoff z.B. in pilzeigene Substanzen umgewandelt werden kann und damit bei einer Gesamtstickstoffbestimmung weiterhin mitgemessen werden würde. Dieses wurde auch bestätigt in Untersuchungen von COWLING und MERRILL (1966), die keine signifikanten Unterschiede in der Stickstoffkonzentration zwischen gesundem und zersetztem Holz nachweisen konnten.

2.2.5 Bestimmung des Lignin- und Zellulosegehaltes der inkubierten Wurzelholzklotzchen

Lignin- und Zellulosekonzentration wurde in Anlehnung an die Methode von ROWLAND und ROBERTS (1994) bestimmt. Sie testeten in zahlreichen Versuchen unterschiedliche Analysemethoden zur Ligninbestimmung. Als einfachste Methode stellte sich die Ligninextraktion durch Waschung der Fasern mit Säure heraus. Darüber hinaus bietet sie die Möglichkeit, den Zellulosegehalt mitzubestimmen. Mit anderen Worten wurde der Lignin- und Zellulosegehalt in der vorliegenden Arbeit auf gravimetrischem Weg bestimmt. Im

folgenden wird das Verfahren nur in groben Zügen umrissen, denn der genaue Ablauf ist der oben genannten Quelle entnehmbar. Es sei vorab darauf hingewiesen, daß eine Analyse von fünf Proben ca. elf Stunden Zeit bedarf.

Für alle Pilz-Wirt-Kombinationen erschien bezüglich der Aussagekraft nur an Wurzelholz der zweiten Inkubationszeit die Bestimmung des Lignin- und Zellulosegehaltes in Gewichtsprozenten sinnvoll. Als Kontrolle dienten Proben aus gesundem Holz. Darüber hinaus fand auch eine stichprobenartige Ermittlung der absoluten Abbauleistungen der genannten Stoffe statt, indem zusätzlich das genaue Volumen der geraspelten Holzsubstanz berücksichtigt wurde.

In die Analyse floß jeweils eine Mischprobe aus allen fünf Wurzelholzklötzchen eines Pilz-Wirt-Verhältnisses der zweiten Inkubationszeit ein. Von diesen wurde mittels einer Holzraspel der dem Inokulum am nächsten gelegene Teil des Klötzchens abgeraspelt, bis eine gesamte Materialmenge von 0,5 bis 1 Gramm gewonnen war, ein Wert, der sich aus den Erfahrungen von Rowland und Roberts ergab. Im ersten Schritt wurden mit Hilfe einer CTAB-Lösung (Cetyltrimethyl-Ammonium-Bromid) Hemizellulosen hydrolysiert und z.B. Proteine gelöst. Mit anderen Worten werden alle Substanzen eines Holzklötzchen durch die Behandlung mit der CTAB-Lösung herausgelöst, die kein Lignin, Zellulose oder unlöslicher Ascheanteil sind. Letzterer war in den vorliegenden Studien so gering (< 1%), daß er vernachlässigt werden kann. Die übrigbleibende ADF-Lösung (Acid Detergent Fibre) repräsentiert somit die verschiedenen Anteile an Lignin und Zellulose in der jeweiligen Mischprobe und errechnet sich wie folgt:

$$\%ADF = \frac{\text{Probenrest nach der Behandlung mit der CTAB-Lösg.} * 100}{\text{Einwaagegewicht}}$$

Das folgende Rechenbeispiel soll kurz umreißen, welche Faktoren bei der Analyse zu einem geringen oder hohen Anteil an ADF-Lösung führen, ein Wert, der insbesondere bei Betrachtung von pilzlichen Abbauleistungen als sehr interessant erscheint.

1) Von 0,5g (Einwaagegewicht) werden durch die CTAB-Lösung 0,1g herausgelöst, so daß 0,4g an Lignin und Zellulose als Probenrest übrigbleiben, das bedeutet nach oben genannter Formel 80%-ADF-Lösung.

2) Von 0,5g (Einwaagegewicht) werden durch die CTAB-Lösung 0,3g herausgelöst, so daß 0,2g an Lignin und Zellulose als Probenrest übrigbleiben, das bedeutet nach oben genannter Formel 40%-ADF-Lösung.

Es ist deutlich zu erkennen, daß im Beispiel zwei ein geringerer Anteil an Zellulose und Lignin in der eingewogenen Probe ursprünglich vorhanden war, dagegen ein größerer Anteil an Substanzen, die durch die CTAB-Lösung herausgelöst wurden. Überträgt man dieses Ergebnis auf pilzliche Abbauleistungen, könnte der Anteil an ADF-Lösung einen Hinweis darauf geben, ob Substanzen, die kein Lignin oder Zellulose sind, vorzugsweise oder eher seltener abgebaut werden.

Anschließend führte die Zugabe von 72%iger Schwefelsäure zur Extraktion der Zellulose. Im letzten Schritt, durch Veraschen der Restprobe bei 550 °C für zwei Stunden, ließ sich der Ligningehalt errechnen.

2.2.6 Lichtmikroskopische Untersuchungen

Verwendung für lichtmikroskopische Untersuchungen fanden jeweils die Klötzchen mit dem höchsten und niedrigsten Gewichtsverlust einer Inkubationszeit. Aus diesen wurde mittels einer Handsäge drei Holzproben (3 x 3 x 8 mm) zur Betrachtung des Holzes im Quer-, Radial- und Tangentialschnitt gesägt.

Diese Holzproben wurden mit Hilfe einer Vakuumpumpe in einer Fixierlösung, bestehend aus 0,2 mol. Phosphatpuffer mit einem pH von 7,2-7,4 und 3% gepufferten Glutaraldehyd, entgast und anschließend für zwei Tage im Kühlschrank aufbewahrt. Danach wurden sie alle zwei Stunden in frischem destilliertem Wasser in einem Rotator geschwenkt und in einer aufsteigenden Acetonreihe von 50% über 70%, 90% und 96% Aceton entwässert. Anschließend wurden die Proben bei 45 °C in 100%igen Einbettungsmittel und 96%igen Aceton (Verhältnis 1:1) für zwei Tage mit einmaligem Lösungswechsel aufbewahrt. Im letztem Schritt wurden die Proben in Gelatine kapseln in einer Kunststofflösung (Methacrylat) nach FINK (pers. Mitt., 1995) eingebettet.

Nach dem Aushärten der Kapseln wurden die Proben auf einem Rotationsmikrotom (Reichert-Jung/Leica 2040) mit Hilfe eines Diamantmessers auf eine Stärke von 3µm geschnitten. Die semidünnen Schnitte wurden auf mit Gelatine beschichtete Objektträger plaziert und diese wie folgt gefärbt.

Normfärbung: (FINK, pers. Mitteilung 1995):

- 1) 24 Stunden in 3%iger Safranin- und 1%iger Acriflavinlösung
- 2) 30 Minuten in 1%iger Auraminlösung
- 3) 3 Minuten in 2%iger Methylenblaulösung

Diese einzelnen Färbeschritte wurden jeweils durch einen Spülvorgang mit destilliertem Wasser voneinander getrennt. Abschließend wurden die Objektträger mit einem Objektglas

dauerhaft geschützt und standen so für die lichtmikroskopischen Aufnahmen mit einem Leitz-Vario-Orthomat Kamerasystem zur Verfügung.

Fluoreszenzfärbung: (FINK, pers. Mitteilung 1997):

An einer ausgewählten Probenanzahl wurde darüber hinaus mit der Fluoreszenzmikroskopie gearbeitet. Dazu wurden die semidünnen Schnitte (2 μ) auf nicht beschichtete Objektträger plaziert und mit Acridinorange (FINK, pers. Mitteilung 1997) angefärbt:

- 1) 1 Stunde in 0,02 %iger Acridinorangelösung.
- 2) Spülen in Aqua dest..

Acridinorange gilt als ein Fluorochrome, der als Hilfsstoff für die Epifluoreszenz eingesetzt werden kann. Bei der Fluoreszenzmikroskopie regt man eine Probe zur Absorption durch Licht im sichtbaren oder ultravioletten Spektralbereich an. Dadurch wird bei vielen Stoffen ein Elektronenübergang auf ein höheres Energieniveau induziert und bei der Rückkehr der Elektronen auf ihr Ausgangsniveau kommt es zur Fluoreszenz der Probe innerhalb bestimmter Wellenlängenbereiche (ROST, 1992; WERNER & PECINA, 1995).

Im vorliegenden Fall wurde ein blaues Anregungsspektrum durch das Filterset 450-490nm induziert, um fluoreszenzmikroskopische Studien durchzuführen. Nach FUKAZAWA et al. (1976) fluoresziert bei mit Acridinorange gefärbten Proben die Sekundärwand von Holzzellen grün oder gelb-grün und die Mittellamelle gelb oder orange.

Durch den Einsatz verschiedener Färbemethoden sollten über die makroskopisch erkennbaren Strukturveränderungen hinaus weiterreichende Informationen über histologische Veränderungen nach Holzersetzen innerhalb der Zellwand erzielt werden.

2.2.7 Rasterelektronenmikroskopie mit Feldemissionskatode (FE-REM)

Untersuchungen mit dem FE-REM (Bauart Jeol 6300 F) wurden in der EMPA (Dübendorf, Überlandstr. 129; CH 8600 Dübendorf) durchgeführt. Die Rasterelektronenmikroskopie in Verbindung mit der Feldemissionskathode ermöglicht eine hervorragende Auflösung von nicht leitfähigen Materialien und ist in ihrer genauen Funktionsweise in ZIMMERMANN (1993) beschrieben.

Diese Methode wurde als Ergänzung zur Lichtmikroskopie angewendet, um insbesondere beobachtete Veränderungen der Zellwand durch die Holzzersetzung in ihrer Feinstruktur zu erforschen. Dazu fand eine Auswahl derjenigen Proben statt, die interessante Holzzersetzungs muster aufwiesen. Diese Proben wurden wie unter 2.2.7 beschrieben behandelt. Nach dem Anschneiden mit dem Diamantmesser wurde das Einbettungsmittel über den Zeitraum einer Woche durch tägliches Wechseln der Acetonlösung (96%) herausgelöst, um anschließend die Holzproben durch eine Kathodenbestäubung (LANGE & BLÖDORN, 1981) zu präparieren. Dazu stand an der EMPA eine Klein-Beschichtungsanlage vom Typ MED 010 Turbo der Firma Balzers Union zur Verfügung, in der die Proben mit einer Folientarget aus Platin „besputtert“ wurden.

3. Ergebnisse

3.1 Ergebnisse der quantitativen Untersuchungen

3.1.1 Einfluß von Wurzel- oder Stammholz und Dauer der Inkubation auf die Abbauleistung eines Pilzes

Gewichtsverluste

Mit ein und demselben Pilz wurde jeweils Wurzel- und Stammholz inokuliert. Es sollte geprüft werden, ob sowohl qualitative als auch quantitative Unterschiede bei der Holzzersetzung auftreten. Quantitative Unterschiede lassen sich z.B. durch die Ermittlung von Abbauraten erfassen, die nachfolgend dargestellt werden. Gearbeitet wurde in zwei Versuchsvarianten, wobei die eingesetzten Pilze in Variante II mit anderen Wirten kombiniert wurden. Die dabei ermittelten Gewichtsverluste sind in Tabelle 2 und 3 aufgetragen.

Variante I

Pilzart	Baumart	Inkubationszeit	Stammholz Ø Gewichtsverlust in Gramm *	Wurzelholz Ø Gewichtsverlust in Gramm *
G. applanatum	F. sylvatica	6 Wochen	0,41 ± 0,20	0,77 ± 0,15
		12 Wochen	1,00 ± 0,30	1,65 ± 0,24
		18 Wochen	1,93 ± 0,18	2,35 ± 0,22
P. squarrosa	F. sylvatica	6 Wochen	0,10 ± 0,02	0,16 ± 0,04
		12 Wochen	0,25 ± 0,10	0,33 ± 0,09
		18 Wochen	0,24 ± 0,06	0,56 ± 0,11
G. frondosa	Q. robur	6 Wochen	0,04 ± 0,01	0,48 ± 0,08
		12 Wochen	0,13 ± 0,06	1,28 ± 0,26
		18 Wochen	0,23 ± 0,02	2,18 ± 0,30
I. dryadeus	Q. robur	6 Wochen	0,10 ± 0,04	0,75 ± 0,07
		12 Wochen	0,10 ± 0,02	1,57 ± 0,39
		18 Wochen	0,15 ± 0,02	2,24 ± 0,67
A. gallica	A. platanoides	6 Wochen	0,06 ± 0,02	0,26 ± 0,08
		12 Wochen	0,13 ± 0,02	0,53 ± 0,13
		18 Wochen	0,27 ± 0,07	0,52 ± 0,05
F. velutipes	A. platanoides	6 Wochen	0,06 ± 0,03	0,07 ± 0,01
		12 Wochen	0,07 ± 0,02	0,15 ± 0,02
		18 Wochen	0,20 ± 0,03	0,28 ± 0,12
A. mellea	P. abies	6 Wochen	0	0,07 ± 0,02
		12 Wochen	0	0,22 ± 0,03
		18 Wochen	0	0,26 ± 0,05
A. ostoyae	P. abies	6 Wochen	0	0,08 ± 0,01
		12 Wochen	0,02 ± 0	0,18 ± 0,02
		18 Wochen	0,02 ± 0	0,35 ± 0,08

Tab. 2: Durchschnittliche Gewichtsverluste von Stamm- und Wurzelholzklötzchen während dreier Inkubationszeiten (* ± angetragener Standardfehler; n=5).

Bei der Versuchsvariante I wurde mit drei Inkubationszeiten gearbeitet. Es ist zu erkennen, daß die absoluten Gewichtsverluste des Wurzelholzes bei allen Pilz-Wirt-Verhältnissen höher waren als die des Stammholzes. Auffällig ist weiterhin, daß kein Abbau des Fichtenstammholzes durch *A. mellea* zu messen war, eine Beobachtung, die sich mit den Ergebnissen der Lichtmikroskopie deckt. Außerdem waren bei drei Pilz-Wirt-Verhältnissen zwischen zwei Inkubationszeiten gleichbleibende Abbauraten meßbar. So kommt es zu keiner Steigerung des Stammholzgewichtsverlustes zwischen 12 und 18 Wochen bei *A. ostoyae* und *P. squarrosa* an Buche und bei *A. gallica* an Ahornwurzholz. Bei *I. dryadeus* unterscheiden sich im Gegensatz dazu die Abbauraten des Stammholzes nicht zwischen der ersten und zweiten Inkubationszeit.

In der zweiten Versuchsvariante wurden dieselben Pilze eingesetzt, doch auf anderen Wirten und mit einer reduzierten Inkubationszeit von maximal 12 Wochen. Eine weitere Baumart, die Linde wurde zusätzlich mit aufgenommen, während kein Ahornholz eingesetzt wurde.

Variante II

Pilzart	Baumart	Inkubationszeit	Stammholz Ø Gewichtsverlust in Gramm (*)	Wurzelholz Ø Gewichtsverlust in Gramm (*)
<i>G. applanatum</i>	<i>T. cordata</i>	6 Wochen	0,46 ± 0,07	0,86 ± 0,15
<i>G. applanatum</i>	<i>T. cordata</i>	12 Wochen	0,87 ± 0,28	1,13 ± 0,36
<i>F. velutipes</i>	<i>T. cordata</i>	6 Wochen	0,51 ± 0,08	0,63 ± 0,07
<i>F. velutipes</i>	<i>T. cordata</i>	12 Wochen	0,99 ± 0,12	1,17 ± 0,30
<i>G. frondosa</i>	<i>T. cordata</i>	6 Wochen	0,55 ± 0,10	0,57 ± 0,09
<i>G. frondosa</i>	<i>T. cordata</i>	12 Wochen	0,98 ± 0,11	0,79 ± 0,21
<i>P. squarrosa</i>	<i>P. abies</i>	6 Wochen	0,09 ± 0,01	0,09 ± 0,02
<i>P. squarrosa</i>	<i>P. abies</i>	12 Wochen	0,24 ± 0,03	0,25 ± 0,03
<i>A. gallica</i>	<i>P. abies</i>	6 Wochen	0	0
<i>A. gallica</i>	<i>P. abies</i>	12 Wochen	0,03 ± 0,01	0,07 ± 0,01
<i>I. dryadeus</i>	<i>F. sylvatica</i>	6 Wochen	0,02 ± 0,01	0,12 ± 0,06
<i>I. dryadeus</i>	<i>F. sylvatica</i>	12 Wochen	0,08 ± 0,04	0,24 ± 0,18
<i>A. ostoyae</i>	<i>F. sylvatica</i>	6 Wochen	0,00 ± 0,00	0,09 ± 0,07
<i>A. ostoyae</i>	<i>F. sylvatica</i>	12 Wochen	0,02 ± 0,01	0,40 ± 0,17
<i>A. mellea</i>	<i>Q. robur</i>	6 Wochen	0,09 ± 0,01	0,34 ± 0,05
<i>A. mellea</i>	<i>Q. robur</i>	12 Wochen	0,12 ± 0,03	0,53 ± 0,08

Tab. 3: Durchschnittliche Gewichtsverluste von Stamm- und Wurzelholzklötzchen während zweier Inkubationszeiten (* ± angetragener Standardfehler; n=5).

Auch hier zeigt sich, daß das Wurzelholz immer stärker abgebaut wird als das Stammholz. Nur bei *G. frondosa* tritt in der zweiten Inkubationszeit an Linde ein geringfügig stärkerer Stammholzabbau auf, und bei *P. squarrosa* an Fichte sind die Unterschiede im Gewichtsverlust zwischen Wurzel- und Stammholz äußerst gering.

Ergebnisse der Varianzanalyse

Inwiefern diese unterschiedlichen Abbauraten auf den Einsatz von Wurzel- oder Stammholz (Organ) und die Inkubationszeit zurückzuführen sind, wurde mit Hilfe der Varianzanalyse mit anschließendem F-Test getestet. Bei der Globalanalyse der Daten konnten die Daten in drei wesentliche Ergebnisgruppen (a, b und c) eingeteilt werden, von denen im folgenden jeweils ein Pilz-Wirt-Verhältnis als Repräsentant der Gruppen dargestellt wird. Die statistischen Daten der anderen, nicht dargestellten Pilz-Wirt-Verhältnisse, befinden sich im Anhang.

In der **Ergebnisgruppe (a)** werden diejenigen Pilz-Wirt-Verhältnisse zusammengefaßt, bei denen keine Wechselwirkungen zwischen den Haupteffekten (Organ und Inkubationszeit) existierten, aber unabhängig vom Organ (Wurzel- oder Stammholz) ein signifikanter Zeiteffekt ermittelbar war. Mit anderen Worten: es kommt unabhängig vom Einsatz von Wurzel- oder Stammholz mit zunehmender Inkubationszeit zu einem signifikant stärkeren Gewichtsverlust durch den Pilzabbau.

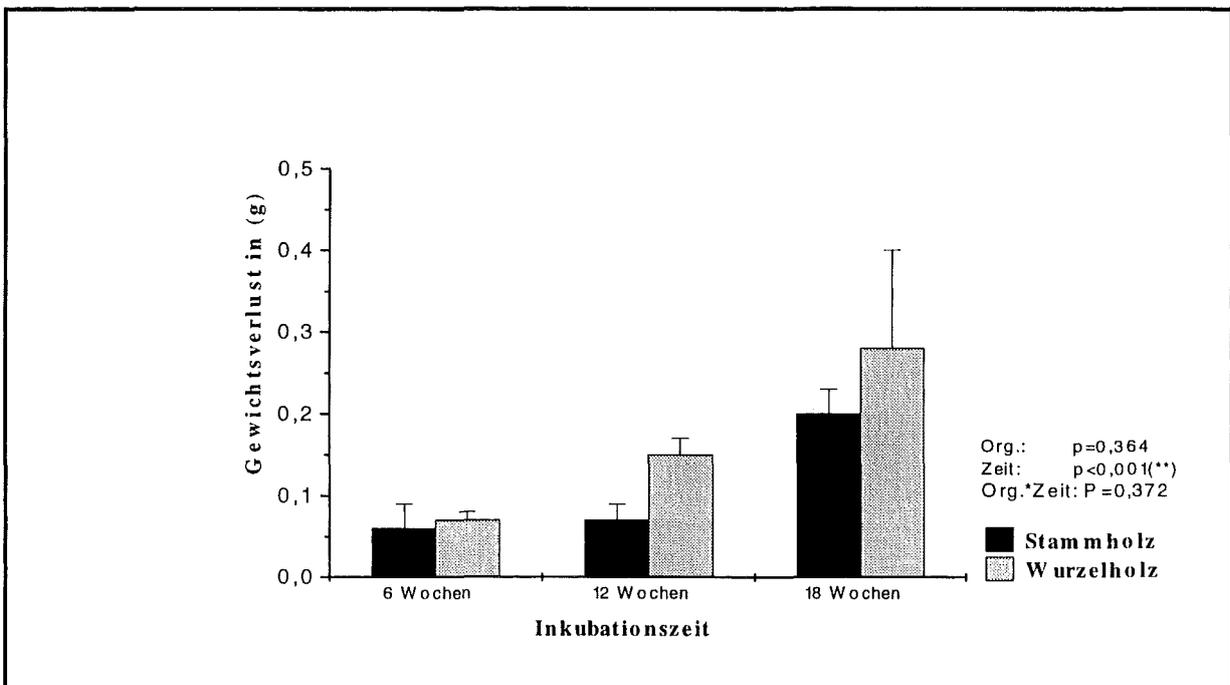


Abb. 1: Durchschnittlicher Gewichtsverlust von mit *F. velutipes* inkubierten Ahornwurzel- und Stammholzklötzchen während dreier Inkubationszeiten (n=5).

Faßt man die von *F. velutipes* verursachten Gewichtsverluste an Ahornwurzel- und Stammholzklötzchen zusammen, so zeigt sich, daß mit zunehmender Inkubationszeit hochsignifikant mehr Holzsubstanz abgebaut wird ($p < 0,001$). Auf der Y-Achse sind die Gewichtsverluste in Gramm aufgetragen und erscheinen als relativ gering. Bezieht man diese Größe aber auf das eigentliche Klötzchenausgangsgewicht, so werden beim Wurzelholz nach 18 Wochen ca. 8% der Holzsubstanz abgebaut.

In diese Ergebnisgruppe sind ebenso die Pilz-Wirt-Verhältnisse von:

- *F. velutipes* an Linde
- *G. frondosa* an Linde
- und *P. squarrosa* an Fichte einzuordnen.

Bei diesen Pilz-Wirt-Verhältnissen wurde nur mit zwei Inkubationszeiten gearbeitet und damit stellte sich ein signifikanter Unterschied im Gewichtsverlust schon zwischen der ersten und zweiten Inkubationszeit ein. Dieser war bei allen hochsignifikant ($p < 0,001$).

Die **Ergebnisgruppe (b)** umfaßt die größte Anzahl an Pilz-Wirt-Verhältnissen. Sie repräsentiert die Pilz-Wirt-Verhältnisse, bei denen das signifikante Ergebnis sowohl auf das Organ als auch auf den Zeiteinfluß zurückzuführen ist. Im Falle von

- *A. ostoyae* an Buche und Fichte
- *A. gallica* an Ahorn
- *A. mellea* und *I. dryadeus* an Eiche

führt der Einsatz von Wurzel- bzw. des Stammholzes zu entsprechenden Effekten. Die Kovariate besitzt jedoch keinen Einfluß, was bedeutet, daß Schwankungen des Klötzchenausgangsgewichtes keinen Einfluß auf die Abbauraten ausüben.

Auch zu dieser Gruppe gerechnet, aber leicht davon abweichend, verhalten sich die Pilz-Wirt-Verhältnisse von *G. frondosa* an Eiche und *P. squarrosa* an Buche. Sie weisen zusätzlich einen Einfluß der Kovariate auf, ein Hinweis darauf, daß die eingesetzten Probeklötzchen in ihrem Ausgangsgewicht stark differierten.

Die folgende Abbildung 2 zeigt einen typischen Repräsentanten dieser Gruppe.

Bei diesem Pilz-Wirt-Verhältnis erreichen die Abbauraten des Wurzelholzes nach 18 Wochen ein Maximum. Höhere Werte konnten während des gesamten Versuches nicht ermittelt werden. In Prozent ausgedrückt wurde hier ca. 60% der gesamten Holzsubstanz abgebaut, während beim Stammholz nur eine ca. 3%ige Gewichtsreduzierung im gleichen Zeitraum stattfand. Betrachtet man das Datenmaterial im Zusammenhang mit den statistischen Ergebnissen, zeigt sich, daß das Organ einen hochsignifikanten Einfluß auf das Abbauverhalten von *I. dryadeus* an Eiche hat ($p < 0,001$). So wird über alle drei Inkubationszeiten hochsignifikant mehr Wurzel- als Stammholz abgebaut, wobei auch in Bezug auf das Wurzelholz mit zunehmender Inkubationszeit hochsignifikant höhere Abbauraten zu messen sind. Das Stammholz dagegen weist keine signifikant höheren Abbauraten in der zweiten und dritten Inkubationsperiode auf. Ebenso verhält es sich mit *A. ostoyae* an Fichte und Buche und *A. mellea* an Eiche. Nur *A. gallica* an Ahornwurzeln weist zwischen der zweiten und dritten Inkubationszeit keine signifikant höheren Abbauleistungen mehr auf, die Abbauraten stagnieren in etwa auf einem Niveau. Beim

Stammholz kommt es dagegen gerade zwischen der zweiten und dritten Inkubationszeit zu einem signifikant stärkeren Holzabbau, während bei allen andern Pilz-Wirt-Verhältnissen beim Stammholz ansonsten keine signifikanten Gewichtsverluste mit zunehmender Inkubationszeit meßbar waren (s. Abb.2).

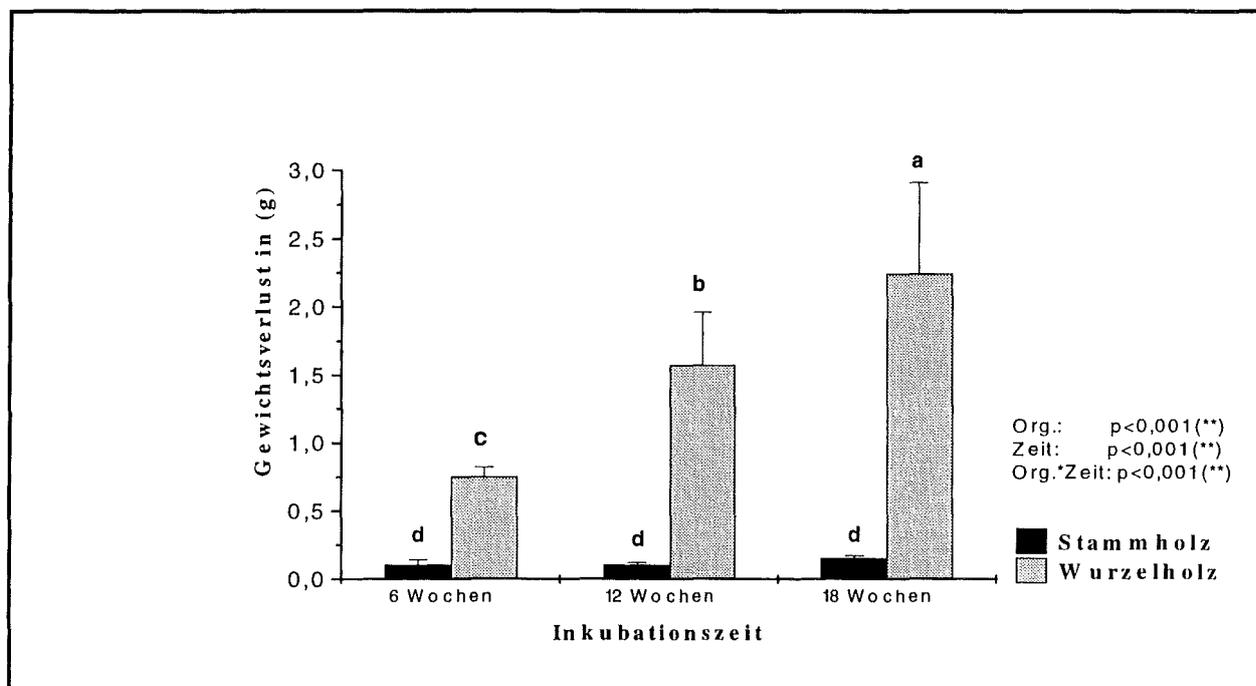


Abb. 2: Durchschnittlicher Gewichtsverlust von jeweils fünf mit *I. dryadeus* inkubierten Eichenklötzchen aus Wurzel- und Stammholz während dreier Inkubationszeiten.

Auch bei *G. applanatum* an Linde und Buche kommt es zu einem etwas abweichenden Ergebnis, da hier keine Wechselwirkungen zwischen Organ und Zeit existieren. Somit nehmen diese Pilz-Wirt-Verhältnisse eine Zwischenstellung ein. Einerseits haben sie wie die Vertreter der Ergebnisgruppe (a) einen Zeiteffekt, unabhängig vom Organ. Andererseits gehören sie aber auch in die Ergebnisgruppe (b), da sie unabhängig von der Zeit immer einen Organeffekt aufweisen. Mit anderen Worten führt der Einsatz von Wurzel- oder Stammholz zu signifikanten Unterschieden in den Abbauraten des Pilzes. Das Lindenwurzelholz wird signifikant und das Buchenwurzelholz hochsignifikant stärker abgebaut als das jeweilige Stammholz.

Bleibt festzuhalten, daß diese Gruppe in ihrer Zusammensetzung nicht so homogen ist, wie Ergebnisgruppe (a), jedoch in ihrer Hauptaussage übereinstimmt, daß Unterschiede im Gewichtsverlust sowohl auf das eingesetzte Organ als auch auf die Inkubationszeit zurückzuführen sind.

In die **Ergebnisgruppe (c)** ist nur das Pilz-Wirt-Verhältnis *I. dryadeus* an Buche einzuordnen, bei dem keine globale Signifikanz der Haupteinflußgrößen festzustellen war.

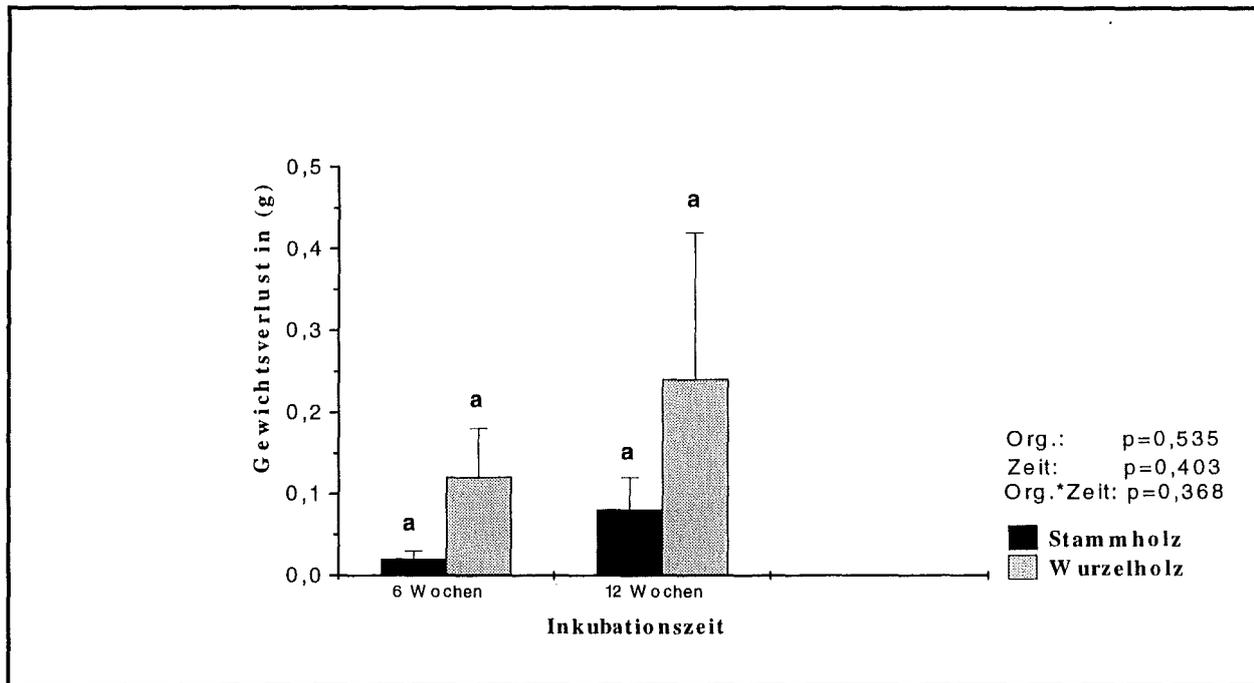


Abb. 3: Durchschnittlicher Gewichtsverlust von jeweils fünf mit *I. dryadeus* inkubierten Buchenklötzchen aus Wurzel- und Stammholz während zweier Inkubationszeiten.

Die statistische Auswertung zeigt deutlich, daß es keine signifikanten Unterschiede im Abbau des Wurzel- oder Stammholzes gibt ($p=0,535$). Auch ist keine signifikant höhere Abbaurrate mit zunehmender Inkubationszeit ermittelbar ($p=0,403$). Es bleibt zu bemerken, daß über alle Beobachtungen ein im Vergleich zu den anderen Ergebnissen sehr hoher Standardfehler errechnet wurde, der besonders am Wurzelholz deutlich hervortritt.

t-Test

Nicht mit in die Varianzanalyse einbezogen wurde *A. mellea* an Fichte, da kein meßbarer Stammholzabbau festzustellen war. Aus diesem Grund wurde nur mittels t-Test geprüft, in welcher Beziehung die Gewichtsverluste des Wurzelholzes über die drei Inkubationszeiten zueinander stehen. Es zeigte sich ein signifikanter Anstieg des Gewichtsverlustes von der ersten zur zweiten Inkubationszeit, dann aber stagnierte dieser auf nahezu gleichbleibendem Niveau.

3.1.2 Die Abbauleistungen eines Pilzes an zwei Holzarten unter Verwendung von Wurzel- bzw. Stammholz

Zum Vergleich der Abbauleistungen verschiedener Pilze an einem Wirt bzw. eines Pilzes an zwei verschiedenen Wirten, wurden die ermittelten Gewichtsverluste aus Übersichtsgründen in Prozent zum eigentlichen Ausgangsgewicht umgerechnet. Dabei fließen in die nachfolgende Tabelle 4 alle Daten der zweiten Inkubationszeit ein. In dieser waren schon weitreichendere Gewichtsverluste als in der ersten Inkubationszeit meßbar und nicht alle Pilz-Wirt-Verhältnisse wurden in der dritten Inkubationszeit untersucht.

Variante I und II

Pilzart	Wurzelholz	Gewichtsverlust in %-Klassen	Pilzart	Stammholz
<i>I. dryadeus</i> <i>F. velutipes</i> <i>G. applanatum</i> <i>G. applanatum</i> <i>G. frondosa</i>	<i>Q. robur</i> <i>T. cordata</i> <i>T. cordata</i> <i>F. sylvatica</i> <i>Q. robur</i>	> 30	<i>G. applanatum</i> <i>G. frondosa</i> <i>F. velutipes</i>	<i>T. cordata</i> <i>T. cordata</i> <i>T. cordata</i>
<i>G. frondosa</i>	<i>T. cordata</i>	20-30	<i>G. applanatum</i>	<i>F. sylvatica</i>
<i>A. gallica</i> <i>A. ostoyae</i>	<i>A. platanoides</i> <i>F. sylvatica</i>	10-20		
<i>A. mellea</i> <i>P. squarrosa</i> <i>A. mellea</i> <i>I. dryadeus</i> <i>A. ostoyae</i> <i>P. squarrosa</i> <i>F. velutipes</i> <i>A. gallica</i>	<i>Q. robur</i> <i>F. sylvatica</i> <i>P. abies</i> <i>F. sylvatica</i> <i>P. abies</i> <i>P. abies</i> <i>A. platanoides</i> <i>P. abies</i>	0-10	<i>P. squarrosa</i> <i>P. squarrosa</i> <i>I. dryadeus</i> <i>G. frondosa</i> <i>A. gallica</i> <i>A. mellea</i> <i>I. dryadeus</i> <i>F. velutipes</i> <i>A. gallica</i> <i>A. ostoyae</i> <i>A. ostoyae</i> <i>A. mellea</i>	<i>F. sylvatica</i> <i>P. abies</i> <i>Q. robur</i> <i>Q. robur</i> <i>A. platanoides</i> <i>Q. robur</i> <i>F. sylvatica</i> <i>A. platanoides</i> <i>P. abies</i> <i>P. abies</i> <i>F. sylvatica</i> <i>P. abies</i>

Tab. 4: Einteilung der durchschnittlichen Gewichtsverluste nach 12 Wochen von Stamm- und Wurzelholzklötzchen in Prozentklassen.

Tabelle 4 stellt die Pilz-Wirt-Verhältnisse und ihre Abbauleistungen in vier Prozentklassen dar. Dabei nehmen die Meßergebnisse der einzelnen Pilze innerhalb der Prozentklassen des Wurzelholzes mit ihrer Reihenfolge ab, während aus Übersichtsgründen die Reihenfolge beim Stammholz innerhalb einer Prozentklasse verändert wurde. Es lassen sich unterschiedliche Ergebnisse beobachten, die nachfolgend anhand der Baumarten beschrieben werden.

Linde

Innerhalb der Stammholzgruppe wurde das Holz von *T. cordata* immer am stärksten abgebaut, denn keine weitere Baumart fand Eingang in die Klasse > 30%. Auch das Lindenwurzelholz wird durch die inkubierten Pilze stark abgebaut (Klasse > 30%), jedoch sind die Abbauleistungen im Fall von *G. frondosa* am Wurzelholz nur noch in die Klasse 20-30% einzuordnen und fallen damit geringer aus als die Abbauraten am Lindenstammholz.

Eiche

An Eiche zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Abbauleistungen an Wurzel- bzw. Stammholz. Bemerkenswert ist, daß das Wurzelholz v.a. Eingang in die höchste Abbauklasse zeigt, während das Stammholz durchweg in die niedrigste Abbauklasse fällt. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß Eichenwurzelholz, daß mit *A. mellea* inkubiert war, deutlich abweichend von *I. dryadeus* und *G. frondosa* abgebaut wurde. Seine Zersetzungsleistungen sind auch am Wurzelholz nur der untersten Klasse 0-10% zuzuordnen und unterscheiden sich damit nicht von der Abbauklasse des Stammholzes.

Buche

Bei *F. sylvatica* fällt nur das Wurzelholz mit *G. applanatum* in die höchste Abbauklasse, tritt aber ansonsten auch noch in der Klasse 10-20% mit *A. ostoyae* und bei 0-10% mit *P. squarrosa* und *I. dryadeus* auf. Ein ähnliches Bild zeigt sich für das Stammholz nur auf etwas geringeren Niveau.

Ahorn

An mit *F. velutipes* inkubiertem Wurzel- und Stammholz konnte kein wesentlicher Unterschied in den Abbauraten von Wurzel- oder Stammholz beobachtet werden, an beiden fallen die erzielten Abbauraten nur in die unterste Klasse (< 10%).

Bezüglich der Gattung *Armillaria* ist noch bemerkenswert, daß nur *A. gallica* und *A. ostoyae* an Ahorn- und Buchenwurzelholz Abbauraten von über 10% aufweisen, ansonsten sind die Abbauleistungen dieser Gattung an Wurzel- und Stammholz immer geringer als 10%.

Ergebnisse der Varianzanalyse

Unterwirft man diese Daten wie in Kapitel 3.1.1 einer zweifaktoriellen Varianzanalyse in der Art, daß man den Einfluß der verwendeten Baumarten getrennt nach Wurzel- und Stammholz auf den durch einen Pilz verursachten Gewichtsverlust testet, so lassen sich auch hier verschiedene Ergebnisgruppen (a, b und c) ausscheiden.

Ergebnisgruppe (a) umfaßt diejenigen Pilz-Baumartenkombinationen, bei denen eine globale Signifikanz der Haupteffekte (Organ; Baumart) zu ermitteln ist, diese aber nur auf die

eingesetzte Baumart zurückzuführen war. In diese Gruppe fällt nur *F. velutipes*, der Lindenholz hochsignifikant stärker abbaut als Ahornholz.

Ergebnisgruppe (b) umfaßt die größte Anzahl an Pilz-Wirt-Verhältnissen. In diese Gruppe fallen alle Beziehungen, die sowohl ein signifikantes Ergebnis bezüglich der eingesetzten Baumart als auch des Organs zeigen. Dabei liegen bei *G. frondosa* an Eiche und Linde, *I. dryadeus* an Eiche und Buche, *A. gallica* an Ahorn und Fichte und *A. ostoyae* an Fichte und Eiche auch Wechselwirkungen zwischen den beiden Haupteffekten vor.

Da bereits im Kapitel 3.1.1 schon der Organeffekt berücksichtigt wurde, soll in diesem Abschnitt des Ergebnisteils das Hauptaugenmerk auf den jeweiligen Pilz gelegt werden, die Gliederung ist entsprechend angelegt.

Bei *I. dryadeus* ist ein signifikantes Ergebnis allein beim Eichenwurzelholz zu finden, das hochsignifikant stärker abgebaut wurde als das Eichenstammholz und Buchenwurzel- und stammholz. Letztere unterscheiden sich untereinander nicht. Ebenso verhält es sich bei *A. ostoyae* an Buche und Fichte. Das Buchenwurzelholz wurde signifikant stärker abgebaut als das Stammholz und das Fichtenholz.

Auch bei *A. gallica* an Ahorn und Fichte und *A. ostoyae* an Buche und Fichte war dieses Ergebnis zu sehen, wobei über das Ahornwurzelholz bzw. Buchenwurzelholz hinaus auch Ahorn- bzw. Buchenstammholz signifikant stärker als Fichtenstammholz abgebaut wurden. Ein Ergebnis, was ebenso auf *G. frondosa* an Eiche und Linde zutrifft. Hier wurde das Wurzelholz der Eiche signifikant stärker als das der Linde abgebaut und das Eichenstammholz signifikant schwächer als das entsprechende Lindenholz.

Bei *G. applanatum* an Buche und Linde traten keine Wechselwirkungen zwischen Organ und Baumart auf. Damit hat, unabhängig vom eingesetzten Organ (Stamm- oder Wurzelholz), die Baumart einen Einfluß auf die Höhe des Gewichtsverlustes. *G. applanatum* vermag das Lindenholz hochsignifikant stärker als das Buchenholz abzubauen.

In Ergebnisgruppe (c) ist nur die Pilz-Baumartenkombinationen von *P. squarrosa* an Buche und Fichte einzuordnen, bei dem keine globale Signifikanz der Haupteffekte festzustellen war.

t-Test

Nicht mit in die Varianzanalyse eingeflossen ist *A. mellea* an Fichte und Eiche, da Fichtenstammholz keine meßbaren Abbauraten erbrachte und damit kein Vergleich mit den an Eiche erzielten Abbauleistungen möglich war. Deshalb wurde mit Hilfe des t-Tests geprüft, wie sich die Abbauraten zwischen Fichtenwurzelholz und Eichenstamm- und Wurzelholz verhalten. Es zeigt sich, daß das Eichenwurzelholz signifikant stärker als das Stammholz abgebaut wurde. In Bezug zum Fichtenwurzelholz wurde das Eichenstammholz signifikant

schwächer abgebaut. Vergleicht man das Wurzelholz von Fichte und Eiche, so ist letzteres signifikant stärker abgebaut worden als ersteres.

3.1.3 Zusammenhänge zwischen Gewichtsverlust und Feuchtigkeitsgehalt

Es ist bekannt, daß durch die Abbauleistung von Pilzen die Holzfeuchtigkeit beeinflusst wird. Der nachfolgende Ergebnisteil soll Auskunft darüber geben, wie sich Abbauleistungen durch Pilze und Feuchtigkeitskonzentrationen in Probeklötzchen zueinander verhalten.

Auch bei den Ergebnissen des Gewichtsverlustes in Bezug zur Feuchtigkeitskonzentration lassen sich drei Ergebnisgruppen unterscheiden:

Ergebnisgruppe (a) weist die Pilz-Wirt-Verhältnisse auf, bei denen ein signifikanter Zusammenhang zwischen Gewichtsverlust und Feuchtigkeitsgehalt sowohl beim Wurzel- als auch beim Stammholz besteht, bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5%. In diese Gruppe fallen *G. frondosa* an Eiche und Linde, *G. applanatum* an Buche und Linde und *I. dryadeus* an Eiche.

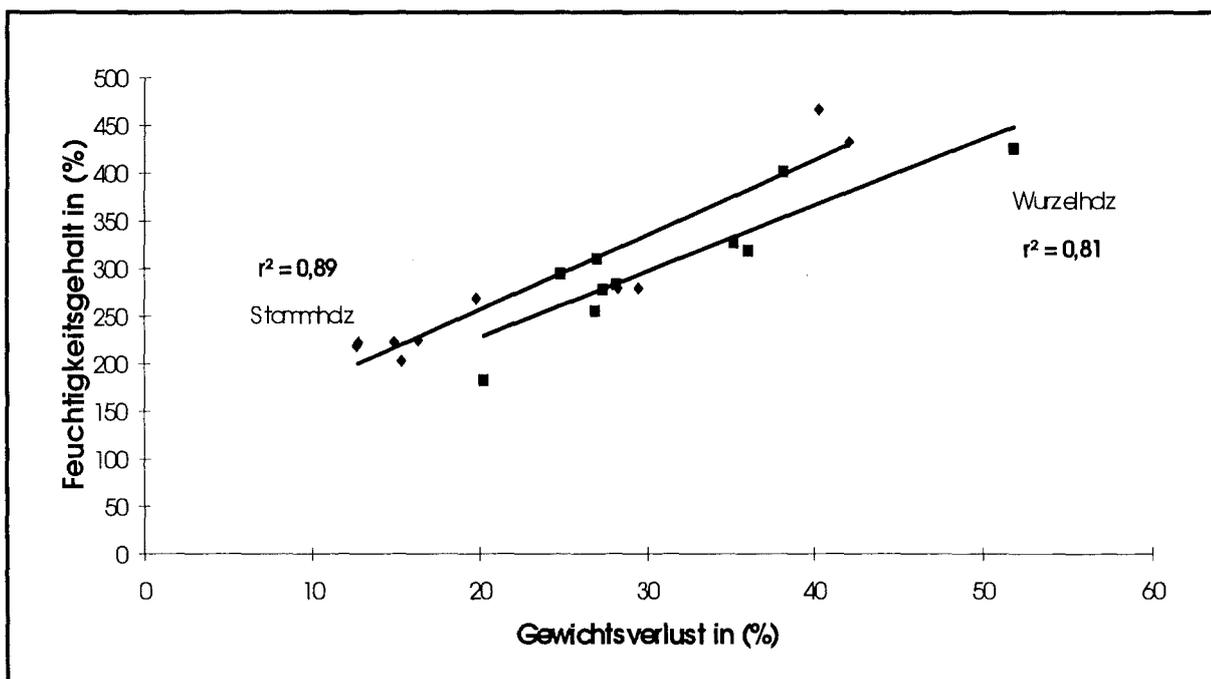


Abb. 4: Durchschnittlicher Gewichtsverlust von mit *G. applanatum* inkubiertem Lindenholz im Bezug zur Feuchtigkeitskonzentration (n=20).

Es zeigt sich, daß mit zunehmendem Gewichtsverlust die Feuchtigkeitskonzentration in den Lindenholzklotzchen steigt. Das Bestimmtheitsmaß der linearen Regressionsgeraden sowohl von Wurzelholz ($r^2=0,81$) als auch des Stammholzes ($r^2=0,89$) ist sehr hoch. Der daran

angeschlossene F-Test, der die Elemente der Regressionsgeraden bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von ($p=0,05$ %) auf ihren Zusammenhang prüft, ergab, daß die Beziehung zwischen Gewichtsverlust und Feuchtigkeitsgehalt signifikant ist. Für das Lindenstammholz lag der F-Wert bei $F=65,64$ und beim Lindenwurzelholz bei $F=35,054$. Im Vergleich dazu betrug der kritische F-Wert $F^*_{(1;8)}=5,32$. Beachtenswert scheint bei diesen Daten außerdem, daß die Feuchtigkeitskonzentrationen extrem hoch sind, bis zu ca. 470% bei einem Gewichtsverlust von ca. 45% des Klötzchenausgangsgewichtes. Ein Ergebnis, daß sich in dieser Größenordnung auch an mit *G. frondosa* inkubiertem Lindenholz zeigte. Während an Eichenwurzelholz die höchst gemessene Feuchtigkeitskonzentration von ca. 300% bei einem Gewichtsverlust von ca. 70% lag. Beim Eichenstammholz wurden sogar nur Feuchtigkeitskonzentrationen von ca. 120% ermittelt. In dieser Größenordnung lagen auch die Abbauergebnisse von *I. dryadeus* an Eichenholz.

Grundsätzlich weisen alle in diese Gruppe gehörenden Pilz-Wirt-Verhältnisse mit zunehmendem Gewichtsverlust bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von ($p=0,05\%$) eine signifikante Zunahme der Feuchtigkeit auf.

Beachtenswert ist außerdem, daß mit Ausnahme des Eichenstammholzes sowohl bei *G. frondosa* als auch bei *I. dryadeus*, die Abbauleistungen der hier genannten Pilz-Wirt-Verhältnisse zu den höchsten gehören, die bei Betrachtung aller ermittelten Abbauleistungen erzielt wurden (s. Tabelle 4). In diesem Zusammenhang soll darauf hingewiesen werden, daß auch *F. velutipes* von den Abbauleistungen her zu dieser Gruppe von Pilz-Wirt-Verhältnissen paßt, jedoch konnte hier weder bei Stamm- noch Wurzelholz eine signifikante Beziehung zwischen Gewichtsverlust und Feuchtigkeitsgehalt festgestellt werden.

Ergebnisgruppe (b) umfaßt die Pilz-Wirt-Verhältnisse, die bei ausschließlich einem Gewebetyp (Wurzel- oder Stammholz) einen signifikanten Zusammenhang zwischen Feuchtigkeit und Abbaurate aufweisen. In diese Gruppe fallen *A. gallica* an Ahorn und *P. squarrosa* an Buche. Beide weisen eine signifikante Zunahme der Feuchtigkeitskonzentration bei steigendem Gewichtsverlust im Wurzelholz auf, während beim Stammholz keine Beziehung zwischen diesen Größen zu ermitteln ist. Auch in diese Gruppe eingeordnet ist *F. velutipes* an Ahorn, wobei eine Beziehung zwischen Gewichtsverlust und Feuchtigkeit hier im Stammholz vorliegt.

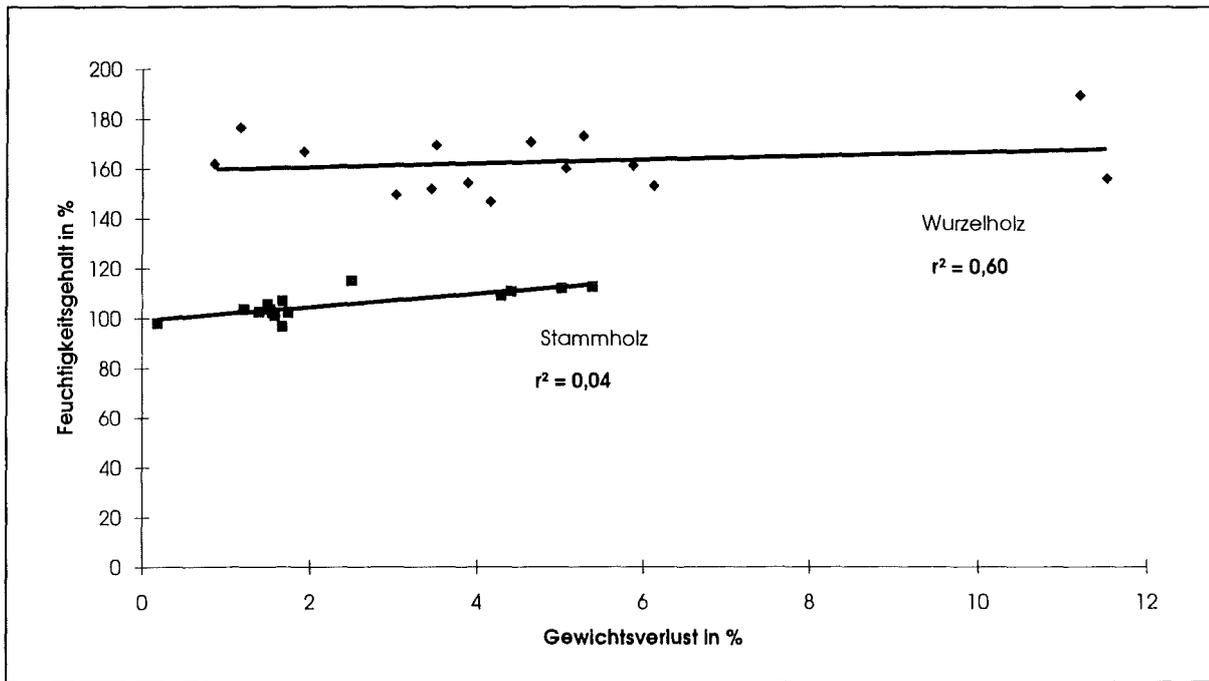


Abb. 5: Durchschnittlicher Gewichtsverlust von mit *F. velutipes* inkubiertem Ahornholz in Bezug zur Feuchtigkeitskonzentration (n=20).

Es zeigt sich, daß beim Wurzelholz die Feuchtigkeitskonzentrationen auf einem sehr einheitlichen Niveau von ca. 160% verlaufen. Beim Stammholz bewegen sich die Feuchtigkeitskonzentrationen zwar auch nur zwischen 100-120%, jedoch konnte eine signifikante Beziehung zwischen steigendem Gewichtsverlust und steigender Feuchtigkeitskonzentration ermittelt werden. In der grafischen Darstellung kommt diese nicht so deutlich zur Geltung, da die X-Achse auf einen größeren Maßstab erweitert werden mußte, um auch die Abbauraten des Wurzelholzes darstellen zu können. Damit schrumpfen rein optisch die Stammholzwerte auf einen kleineren Ausschnitt zusammen. Die Gewichtsverluste der hier dargestellten Pilz-Wirt-Verhältnisse liegen in Bezug zum gesamten Kollektiv hauptsächlich in der Klasse von 0-10% (Tabelle 4), nur *A.gallica* an Ahorn liegt in der Gewichtsverlustklasse 20-30%.

Ergebnisgruppe (c) umfaßt die Pilz-Wirt-Verhältnisse, bei denen weder im Stamm- noch im Wurzelholz eine Beziehung zwischen Gewichtsverlust und Feuchtigkeitskonzentration vorliegt. Es sind *A. gallica* an Fichte, *A. ostoyae* an Fichte und Buche, *A. mellea* an Eiche, *I. dryadeus* an Buche, *F. velutipes* an Linde und *P. squarrosa* an Fichte. Auch diese liegen, mit Ausnahme von *F. velutipes* an Linde und *A. ostoyae* an Buche in der unteren Gewichtsverlustklasse (0-10%).

3.1.4 Gesamtstickstoffgehalte

Stickstoffkonzentrationen im Holz werden durch eine große Zahl von Faktoren beeinflusst. Neben der Baumart spielt z.B. der Standort, die Jahreszeit und der Entnahmeort (Organ) am Baum selbst eine große Rolle. In den vorliegenden Untersuchungen wurde deshalb immer die Stickstoffkonzentration von ein und demselben Baum im Wurzel- und Stammholz bestimmt, so daß der Standorteinfluß und der Zeitpunkt übereinstimmten und ein direkter Vergleich innerhalb einer Baumart möglich ist.

Die Analysen zeigten innerhalb sämtlicher Baumarten beim Wurzelholz durchgängig höhere Stickstoffkonzentration als beim Stammholz (Tabelle 5).

Baumart	Entnahmeort	Stickstoffkonzentration N[%]	Anteil des Stammholz N[%] am Wurzelholz N[%]
<i>Quercus robur</i>	Wurzelholz	0,3767	29,5
	Stammholz	0,1111	
<i>Tilia cordata</i>	Wurzelholz	0,3586	80,7
	Stammholz	0,2894	
<i>Acer platanoides</i>	Wurzelholz	0,1463	55,8
	Stammholz	0,0816	
<i>Fagus sylvatica</i>	Wurzelholz	0,0958	83,7
	Stammholz	0,0802	
<i>Picea abies</i>	Wurzelholz	0,0648	67
	Stammholz	0,0434	

Tab. 5: Bestimmung des Gesamtstickstoffgehaltes anhand einer Mischprobe, die aus 15 nicht beimpften Probeklötzchen je Baumart und Entnahmeort stammte.

Beim Vergleich zwischen den Baumarten liefert das Eichenwurzelnholz die höchsten Absolutwerte, daran schließen sich Linde, Buche, Ahorn und zuletzt die Fichte an. Beim Stammholz war diese Reihung ein wenig verändert: deutlich höhere Werte als die Eiche zeigte hier die Linde.

Vergleicht man die Stickstoffkonzentrationen zwischen Wurzel- und Stammholz, so ist der Unterschied am auffälligsten an Eiche, denn das Eichenstammholz besitzt nur ca. 30% der Stickstoffmenge des Wurzelholzes. Bei Ahorn und Fichte ist dieses Verhältnis schon etwas günstiger: Ahornstammholz besitzt schon ca. 55% der Stickstoffmenge des Wurzelholzes und Fichtenstammholz ca. 67%. Die ähnlichsten Stickstoffkonzentrationen zwischen Stamm- und

Wurzelholz weisen Linde und Buche auf, sie haben im Stammholz schon ca. 80% des Wurzelholzstickstoffs.

Insbesondere bei der Klärung der Frage nach den Gründen von unterschiedlichen Abbauleistungen von Wurzel- und Stammholz ist die letztere Betrachtungsweise sehr wichtig, um abschätzen zu können, wie stark Differenzen des Stickstoffgehaltes des Wurzelholzes im Verhältnis zum Stammholz ausfallen. Die Unterschiede sind am größten an Eiche, gefolgt von Ahorn, Fichte dann Linde und Buche.

3.1.5 Lignin- und Zellulosegehalte

Wie im Kapitel 2.2.5 beschrieben, wurden die Lignin- und Zellulosegehalte auf zwei Arten ermittelt. Zum einen erfolgte die Bestimmung der relativen Menge von Lignin und Zellulose an einer vorher eingewogenen Materialmenge. Zum anderen wurde stichprobenartig einmal ermittelt, wie sich die absoluten Veränderungen von Lignin und Zellulose darstellen. Für letzteres ging neben einem bestimmten Eingangsgewicht auch ein ganz bestimmtes Klötzchenvolumen in die Analyse ein. In den Analysen fanden nur Holzklötzchen der zweiten Inkubationszeit von Wurzelholz Verwendung.

Relative Anteile von Lignin und Zellulose

Abbildung 6 zeigt die ermittelten Daten für das **Buchenholz**, an dem vier Pilze, *I. dryadeus*, *P. squarrosa*, *G. applanatum* und *A. ostoyae* inkubiert wurden, im Vergleich zur Kontrolle.

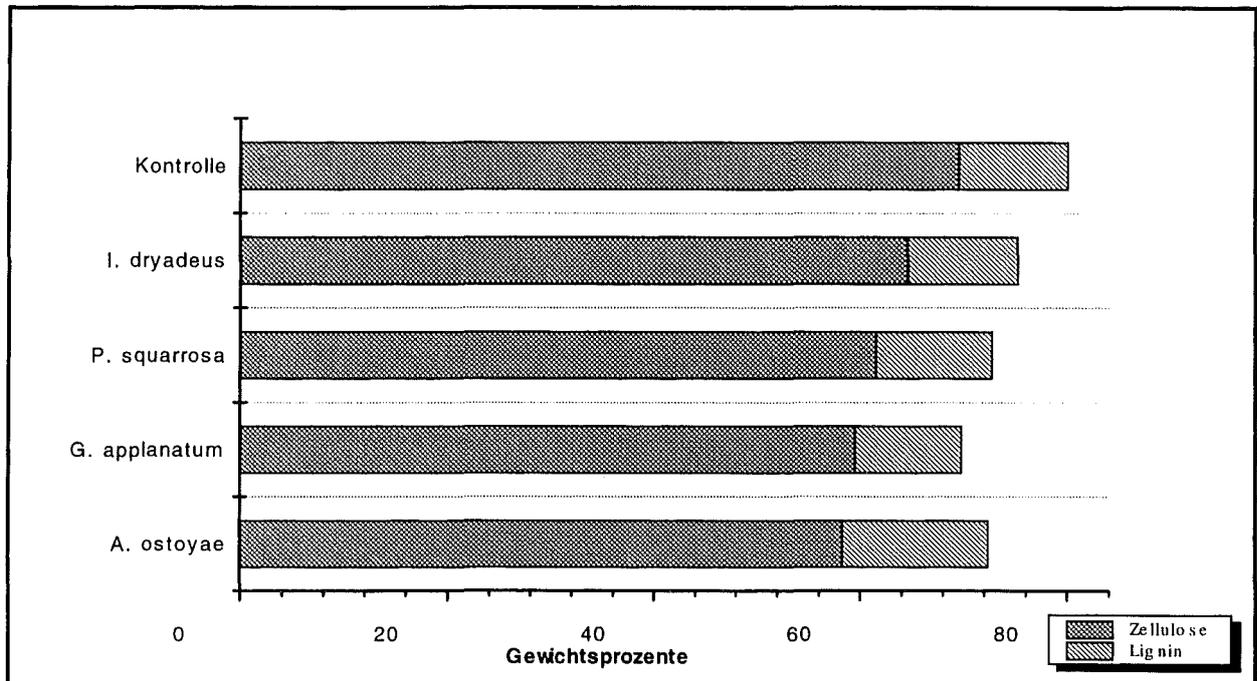


Abb. 6: Lignin- und Zelluloseanteile in zersetztem Buchenwurzelholz im Vergleich zur Kontrolle.

Es zeigt sich, daß der Anteil an ADF-Lösung beim zersetzten Holz im Vergleich zur Kontrolle reduziert ist. So weist z.B. *G. applanatum* nur ca. 70% ADF-Lösung auf, bei einem Gewichtsverlust von ca. 37%. Die Kontrolle hat dagegen einen ADF-Lösungsanteil von ca. 82%. Die Ergebnisse an Buche zeigen, daß die Pilze mit den höchsten Gewichtsverlusten auch den geringsten Anteil an ADF-Lösung besitzen.

Darüber hinaus ergibt sich, daß der Zellulosegehalt durch die hier dargestellten Pilze reduziert wurde. Die Kontrolle weist 69,55% Zellulose und 10,55% Lignin auf. Bei *I. dryadeus* liegt der Zellulosegehalt bei 64,57% und sinkt auf 58,27% bei *A. ostoyae*. Die Ligninwerte für die Kontrolle liegen bei 10,55% und steigen bei *A. ostoyae* auf 14,16%.

Es läßt sich festhalten, daß der Zelluloseabbau bei den aufgeführten Pilzen dominant war, weshalb es bei diesen gewichtsbezogenen Daten zu einem relativen Ansteigen der Ligninwerte kommt.

An **Fichte** zeigt sich ein anderes Bild. Die Anteile an ADF-Lösung sind hier bei den verschiedenen Pilzen sehr ähnlich zwischen zersetztem und gesundem Holz (Abbildung 7).

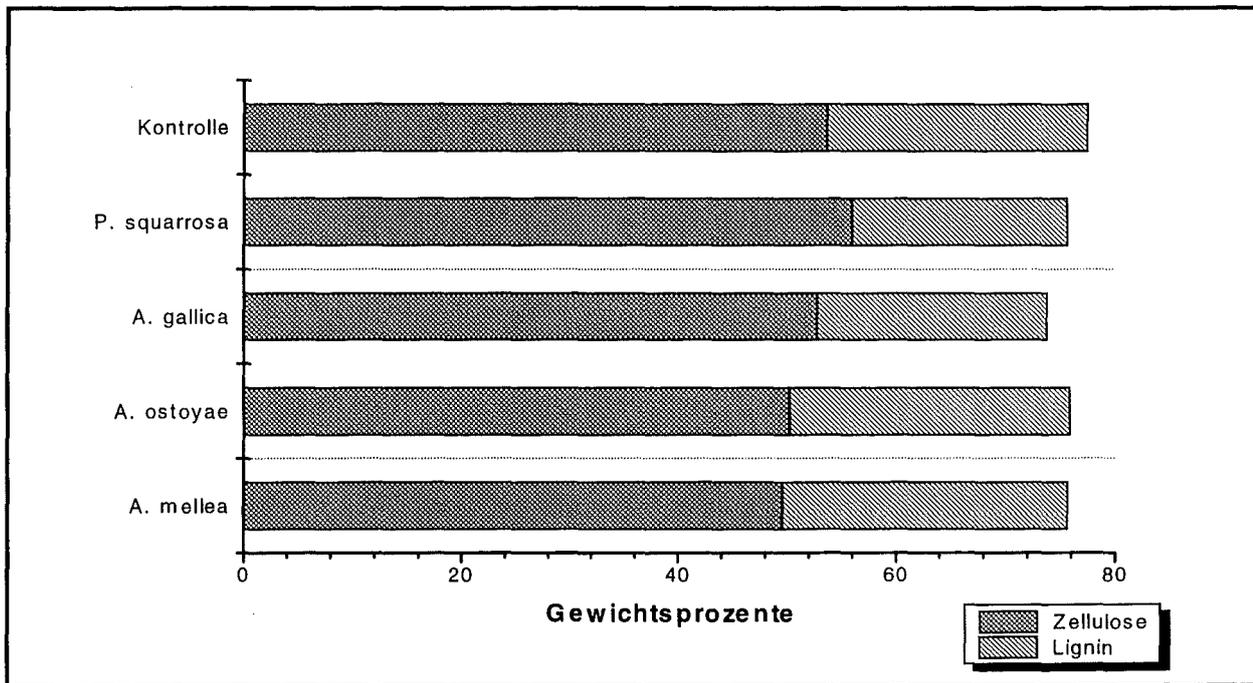


Abb. 7: Lignin- und Zelluloseanteile in zersetztem Fichtenwurzelholz im Vergleich zur Kontrolle.

Die ermittelten Werte für Zellulose für Fichtenwurzelholz liegen bei 53,67% und für Lignin bei 23,86%. Aus dieser Grafik läßt sich entnehmen, daß *P. squarrosa* bevorzugt Lignin abbaut, sein Anteil beträgt 19,73%. Auch für *A. gallica* läßt sich ein Ligninabbau feststellen, die Werte liegen nur wenig unterhalb denen der Kontrolle. *A. mellea* und *A. ostoyae* weisen im Gegensatz zu den vorangenannten einen stärkeren Zelluloseabbau auf.

Vergleicht man den %-Satz der ADF-Lösung an unlöslichen Bestandteilen mit dem Gewichtsverlust, so läßt sich ein umgekehrtes Bild zu den Buchenwerten erkennen. Hier ging der größte Gewichtsverlust (*A. mellea*) auch mit dem größten Anteil an ADF-Lösung einher, der niedrigste Gewichtsverlust von *A. gallica* mit den geringsten Anteil an ADF-Lösung.

An **Lindenholz** werden die geringsten Ligninkonzentrationen im Vergleich zu den anderen Baumarten ermittelt. Sie lagen bei 8,79%, Zellulose bei 71,12% (Abbildung 8).

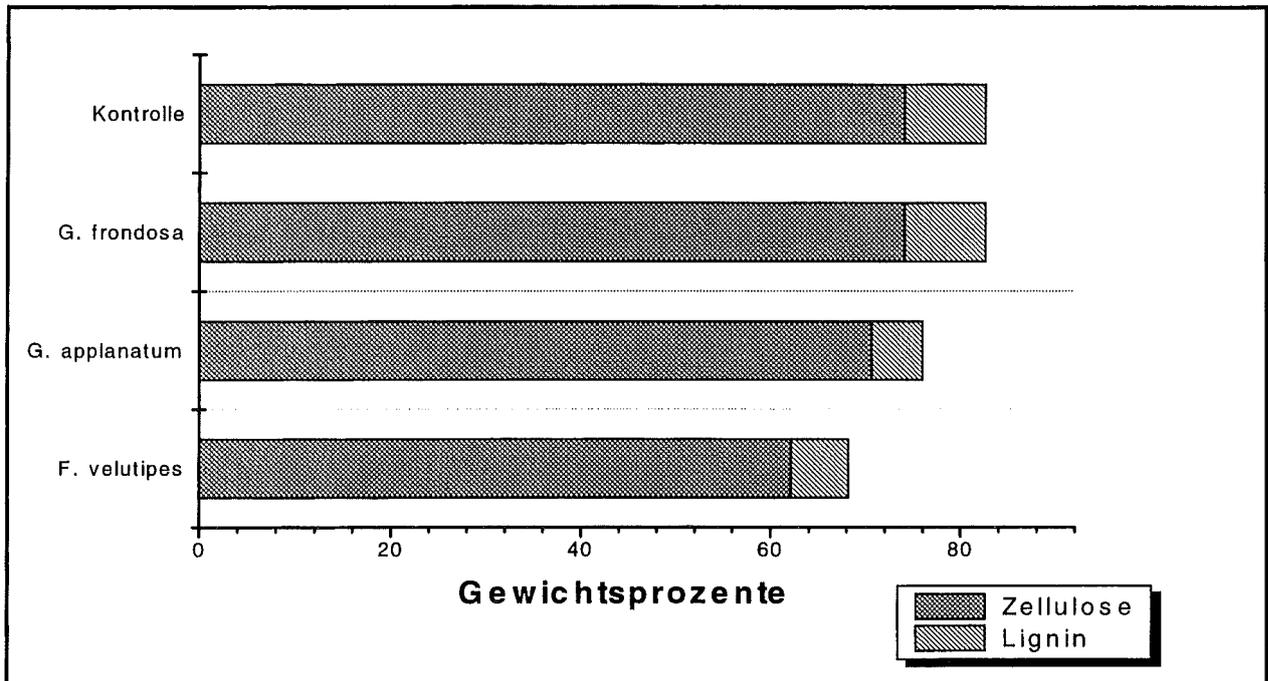


Abb. 8: Lignin- und Zelluloseanteile in zersettem Lindenwurzelholz im Vergleich zur Kontrolle.

Mit Ausnahme von *G. frondosa* ist auch hier eher der Anteil an ADF-Lösung gemindert und wie an Buche ist der größte Gewichtsverlust mit den niedrigsten Anteilen an ADF-Lösung verbunden. Man beachte aber, daß *G. frondosa* einen Gewichtsverlust von 24,91% verursacht, aber hier keinerlei Auswirkungen auf die ADF-Lösung hatte.

Bei *G. applanatum* und *F. velutipes* läßt sich ein deutlicher Ligninabbau auf 5,45% und 6,11% beobachten, bei letzterem aber zusätzlich ein Zelluloseabbau von mehr als 10%. *G. frondosa* besitzt sogar ca. 4% mehr ADF-Lösung, hat einen geringfügig höheren Zellulosegehalt als die Kontrolle von ca. 3% und annähernd gleichen Ligningehalt.

Vergleicht man an dieser Stelle einmal die absoluten Gewichtsanteile der wichtigsten Holzbestandteile nach Zersetzung durch *G. frondosa* und *F. velutipes* mit der Kontrolle, so zeigt sich folgendes Bild. Die Kontrolle weist einen Ligningehalt von 0,048 g/cm² und einen Zellulosegehalt von 0,343 g/cm² auf. *G. frondosa* dagegen 0,038 g/cm² und 0,361 g/cm² und *F. velutipes* 0,032 g/cm² und 0,297 g/cm² auf. Mit anderen Worten wird von *G. frondosa* offensichtlich Lignin abgebaut und von *F. velutipes* sowohl Lignin als auch Zellulose.

An **Eichenholz** ist der ADF-Lösungsanteil nur bei *I. dryadeus* und *G. frondosa* gemindert (Abbildung 9).

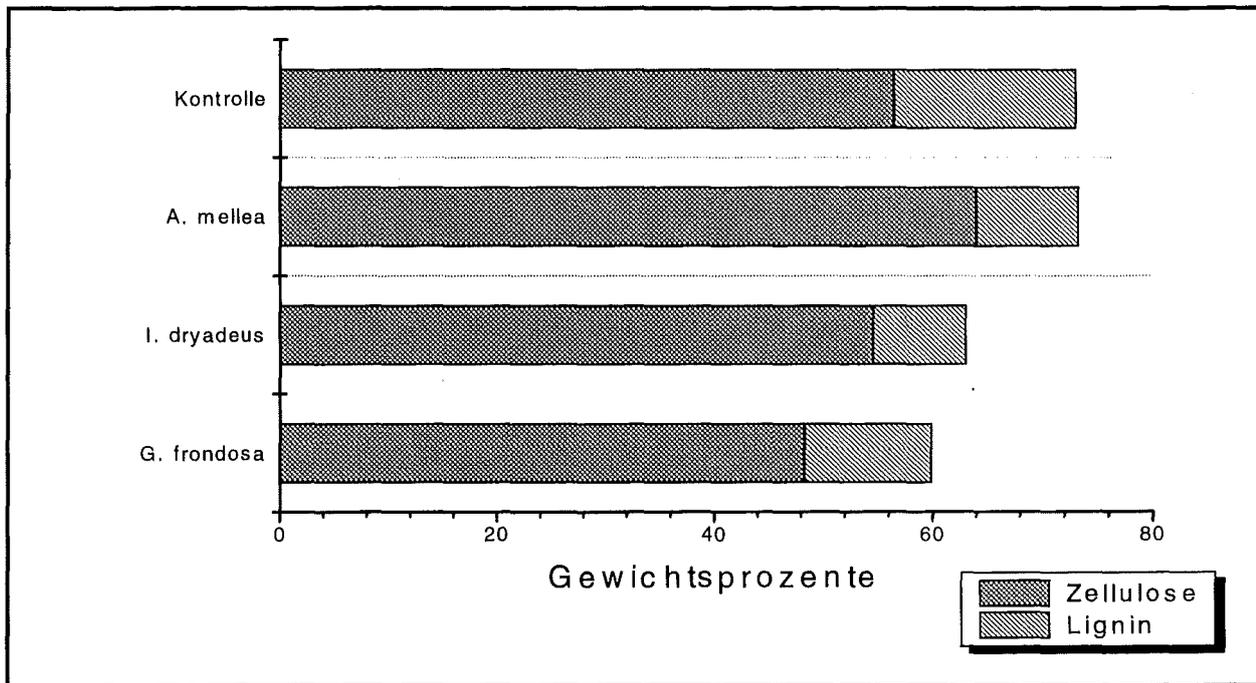


Abb. 9: Lignin- und Zelluloseanteile in zersetztem Eichenwurzelholz im Vergleich zur Kontrolle.

Im Falle von *A. mellea* läßt sich ein sehr deutlicher Ligninabbau feststellen. Der entsprechende Wert der Kontrolle liegt bei 16,63%, von *A. mellea* abgebautes Holz enthält nur noch 9,36%. Bei *I. dryadeus* ist dieser Abbau noch stärker. Bei *G. frondosa* wurde sowohl Lignin- als auch Zellulose abgebaut.

An **Ahornwurzelholz**, daß mit *F. velutipes* und *A. gallica* infiziert war, zeigte sich ebenfalls ein nur unwesentlich geringerer Anteil an ADF-Lösung. Bei diesen Pilzen wurde im Vergleich zur Kontrolle bevorzugt Zellulose abgebaut, ca. 5%.

Bleibt festzuhalten, daß insbesondere bei Pilz-Wirt-Verhältnissen von Laubhölzern in diesen Untersuchungen häufig deutlich reduzierte ADF-Lösungen vorkommen, während die Ergebnisse bei Nadelholz zwischen zersetztem und gesundem Holz weniger differieren. Darüber hinaus zeigt sich, daß der Pilz *G. frondosa* an Eiche und Linde die Höhe des ADF-Lösungsanteils in unterschiedlichem Maße beeinflusst bzw. auch die Bestandteile Zellulose und Lignin unterschiedlich stark abbaut. Die nachfolgende Tabelle 6 weist den jeweils

bevorzugten Abbau von Lignin und/oder Zellulose gegliedert nach verschiedenen Pilzen und jeweils zwei Wirten auf.

Pilz	Baumart I	Baumart II
<i>I. dryadeus</i>	Buche (Z)	Eiche (L)
<i>A. mellea</i>	Fichte (Z)	Eiche (L)
<i>G. frondosa</i>	Linde (L)	Eiche (L + Z)
<i>F. velutipes</i>	Linde (L+Z)	Ahorn (Z)
<i>G. applanatum</i>	Linde (L+Z)	Buche (Z)
<i>P. squarrosa</i>	Fichte (L)	Buche (Z)
<i>A. gallica</i>	Fichte (L)	Ahorn (Z)
<i>A. ostoyae</i>	Fichte (Z)	Buche (Z)

Tab. 6: Ein Pilz an zwei Wirten. Die in Klammern gesetzten Buchstaben geben den bevorzugten Holzsubstanzabbau an ((L): bevorzugter Ligninabbau; (Z): bevorzugter Zelluloseabbau).

Aus der Tabelle läßt sich ersehen, daß es nur zwei Pilze, nämlich *A. ostoyae* und *G. frondosa* gibt, die an beiden Wirten die gleichen Bestandteile bevorzugt abbauen. Bei allen anderen Pilzen, zeigt sich dagegen vornehmlich ein baumartenspezifischer Abbau von Holzsubstanz. An Eiche wird bevorzugt Lignin abgebaut, ebenso an Linden, wobei *F. velutipes* hier auch Zellulose abbaut. An Buche und Ahorn dagegen wird bevorzugt Zellulose zersetzt. An Fichte ergibt sich ein gespaltenes Bild, *P. squarrosa* und *A. gallica* bauen bevorzugt Lignin ab, *A. ostoyae* und *A. mellea* bevorzugt Zellulose.

Zu berücksichtigen bleibt jedoch, daß hier keine Aussagen über die Höhe der Abbauraten getroffen werden, sondern nur der allgemeine Trend im Vordergrund steht.

3.2 Ergebnisse der Lichtmikroskopie und Feldemissionen-Rasterelektronenmikroskopie

Neben den quantitativen Abbauraten sollten insbesondere die qualitativen Veränderungen in der Holzstruktur der verschiedenen Wirte analysiert werden. Nachfolgende Ergebnisse basieren hauptsächlich auf künstlich infizierten Holzproben. In den Fällen, wo natürlich infiziertes Material vorlag, wird jeweils gesondert darauf hingewiesen bzw. auch die Besiedlungsstrategie des Pilzes erläutert.

Es zeigte sich für die untersuchten Pilz-Wirt-Verhältnisse, daß es zu keinen wesentlichen Unterschieden im Holzersetzungsmuster von Wurzel- und Stammholz kam. Deshalb wird bei der Beschreibung dieser auf eine Trennung zwischen Wurzel- und Stammholz verzichtet. Nachfolgend werden die Ergebnisse für die einzelnen Pilzarten an jeweils zwei Wirten dargestellt. An ausgewählten Beispielen fanden über die lichtmikroskopischen Untersuchungen hinaus Feldemissions-Rasterelektronenmikroskopiestudien (FE-REM) statt, deren Ergebnisse werden im Anschluß an die Lichtmikroskopie aufgeführt.

3.2.1 Holzersetzungsmuster von *F. velutipes* an Ahorn und Linde

Ahorn

Das Holzersetzungsmuster ist sowohl durch die typische Holzstruktur des Ahorns als auch durch die Enzymtätigkeit von *F. velutipes* geprägt. Wird gesundes Ahornholz im Querschnitt betrachtet, so lassen sich im Grundgewebe, das überwiegend aus Librifasern besteht, mikroskopisch zwei Zellkomplexe unterscheiden:

Zum einen die Zellkomplexe, die interzellularfrei (**IZF**) sind, daß heißt, deren Interzellularen mit Lignin und Pektin ausgefüllt sind. Diese Bereiche nehmen den größten Anteil im Querschnitt ein und befinden sich entlang der Jahrringgrenze und angrenzend zu den Gefäßen. Daneben gibt es Zellkomplexe, die interzellularhaltig sind (**IZH**), daß heißt, die Interzellularen sind frei von Einlagerungen wie Lignin und Pektin, so daß diese Zellkomplexe einen geringen Verholungsgrad im Vergleich zu den erstgenannten besitzen.

Im Frühstadium der Holzersetzung findet der Abbau der Zellwandstrukturen sowohl im Früh- als auch im Spätholz statt. Im Querschnitt ist deutlich zu erkennen, daß die Librifasern aus dem **IZH**-Zellkomplex bevorzugt abgebaut werden. In dem **IZF**-Gewebeverbund ist ebenfalls eine Zellwandveränderung zu beobachten, jedoch weniger häufig. Dabei weisen die Librifasern unabhängig von ihrer Zuordnung zu den beiden genannten Gewebebereichen identische Strukturveränderungen durch den Abbau durch *F. velutipes* auf, der sich wie folgt darstellt:

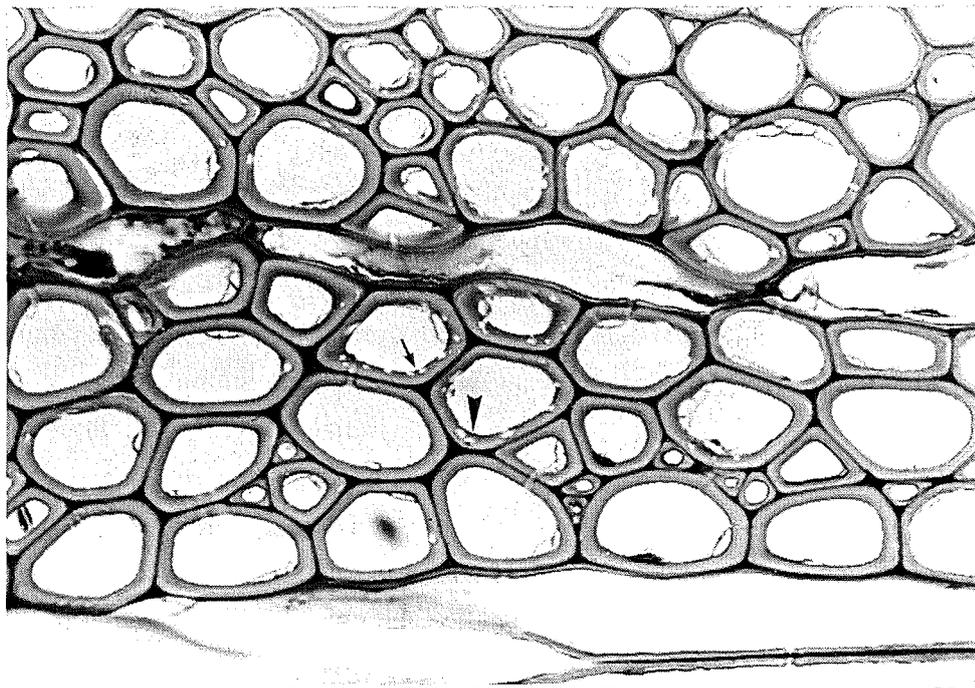


Abb. 9: Frühstadien der Holzzersetzung durch *F. velutipes* an Ahornstammholz. Pfeile: Durch eine Perforationshyphse verursachte Auflösung der S_3 -Schicht mit anschließender Hohlrumbildung in der S_2 -Schicht. Pfeilkopf: Eine Hyphse wächst innerhalb der S_2 -Schicht in longitudinaler Richtung (x 1.000).

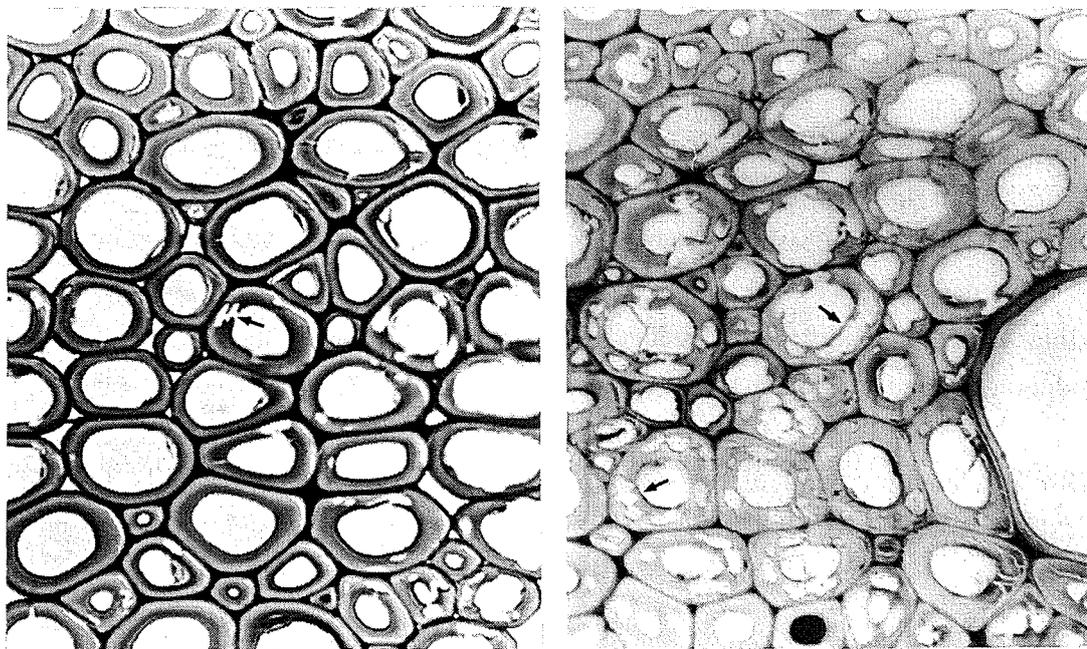


Abb. 10: Weiterreichende Zersetzungsstadien durch *F. velutipes* an Ahornstammholz. Links; Pfeil: Zwei übereinanderliegende ovale Hohlräume in der S_2 -Schicht, die miteinander über einen radial verlaufenden Kanal verbunden sind. Rechts; Pfeil: Deutliches Zusammenschmelzen zahlreicher Hohlräume in der Sekundärwand, die vorzugsweise konzentrisch zum Zellumen verlaufen bzw. parallel zur Mittellamelle (x 1.000).

Die Hyphen von *F. velutipes* dringen zum einen vom Lumen über eine Perforationshyphe in die S₂-Schicht ein und zersetzen dabei in diesen Bereichen auch die S₃-Schicht (Abb. 9). Dadurch wird die S₂-Schicht in regelmäßigen Abständen ausgehöhlt, wobei diese Höhlungen durch radial verlaufende Strukturen voneinander getrennt werden, die höhere Resistenz gegenüber der Holzzersetzung aufweisen. Zum anderen wachsen die Hyphen aber auch in longitudinaler Richtung innerhalb der Zellwand, so daß sie nicht zwangsläufig einen Kontakt zum Zellumen besitzen. Dies führt im Frühstadium der Holzzersetzung zu kleinen, vorzugsweise kreisrunden, Löchern, die zunehmend eine ovale Form annehmen. Es hat den Anschein, daß die Enzyme und Hyphentätigkeiten eine starke tangentiale Ausrichtung besitzen als deren Folge die Hohlräume den exzentrischen Querschnitt annehmen. Um die Hohlräume herum lassen sich sowohl mit der Normfärbung als auch mit der Fluoreszenzfärbung keine Verfärbungen der angrenzenden Zellwand erkennen (Abb. 23B).

Mit zunehmender Holzzersetzung kommt es zur vermehrten Bildung solcher Hohlräume in der Sekundärwand. Die einzelnen Hohlräume werden häufig durch dünne Kanäle miteinander verbunden und verschmelzen mit zunehmendem Grad der Holzzersetzung (Abb. 10). Die dabei entstehenden Hohlräume haben eine tangentiale Breite von bis zu 2-3 µm; im Vergleich zu dieser Größe ist die eigentliche Zellwandbreite bei dünneren Zellen ca. 1µm und bei dickeren Zellen ca. 2µm. Es ist zum einen zu beobachten, daß dünne Kanäle in tangentialer Richtung gebildet werden, daß heißt einem lamellaren Zellwandaufbau folgend. Darüber hinaus entstehen aber auch radial verlaufende Kanäle.

Sowohl im Quer- als auch im Radial- und Tangentialschnitt läßt sich erkennen, daß die ein- bis mehrreihigen Holzstrahlen nur geringfügig abgebaut werden und nur selten Hyphenstrukturen in ihnen zu beobachten sind. Auch im Spätstadium der Holzzersetzung bleiben die Holzstrahlen und Gefäße erhalten.

Bei Betrachtung der Hyphen in tangentialer Ebene läßt sich unter Polarisationslicht erkennen, daß diese in ihrem Wachstum innerhalb der S₂-Schicht den Zellulosefibrillen in einem steilen Winkel von ca. 60° folgen (Abb. 11). Einzelne Kavernen sind dabei über dünne Hyphenkanäle miteinander verbunden und die Hyphen führen durch ihr Wachstum zu mehrfach hintereinander angeordneten L-Abzweigungen (Abb. 12). Stellt man sich bei Betrachtung dieses Bildes die Zellwand räumlich vor und schwenkt gedanklich in eine Querschnittsbetrachtung, könnten die Überbleibsel der Zellwand bei der L-Abzweigung, die tangentialen Bänder sein, die die Holzzersetzung in Zellumfangsrichtung begrenzen, während die in Abb. 11 erscheinenden Kavernen zu deutlichen Hohlräumen bei der Betrachtung im Querschnitt der Sekundärwand führen.



Abb. 11: *Flammulina velutipes* an Ahornwurzelholz. Pfeil: Entstehung von Kavernen, zum Teil konisch zugespitzt und durch das Hyphenwachstum innerhalb der S₂-Schicht der Librifasern über Hyphenkanäle miteinander verbunden (Unter Polarisationslicht betrachteter Tangentialschnitt; x 1.000). Im Querschnitt erscheinen diese Kavernen als Löcher in der S₂-Schicht.



Abb. 12: *Flammulina velutipes* an Ahornwurzelholz. Pfeil: Von einzelnen Kavernen ausgehend kommt es zu mehreren L-Abzweigungen hintereinander (Tangentialschnitt; Polarisationslicht; x 1.000). Pfeilkopf: Dabei bleiben zwischen den abgebauten Zonen Bereiche der Sekundärwand erhalten. Im Querschnitt stellen diese die Grenzbereiche zu den in Umfangsrichtung zersetzten Partien dar.

Linde

Das Holzzersetzungsmuster an Linde unterscheidet sich deutlich von dem an Ahorn. War bei letzterem eine grundlegende Ähnlichkeit mit einer Moderfäule erkennbar, weist die Holzzersetzung an Linde typische Strukturveränderungen einer Weißfäule auf. Diese unterschiedlichen Zersetzungsmuster lassen sich nicht nur mikroskopisch beobachten, sondern werden auch durch die Ergebnisse der Lignin- und Zelluloseanalyse gestützt (Kap. 3.1.5), die hier kurz aufgegriffen werden. An Ahorn zeigte sich ein deutlicher Zelluloseabbau, eine Strukturveränderung, die typisch für moderfäuleartige Erscheinungen ist, während an Linde sowohl Lignin als auch Zellulose abgebaut wurden, was wiederum eine typische Veränderung in der Zusammensetzung von Zellwandbestandteilen bei einer Weißfäule darstellt.

Im Frühstadium der Holzzersetzung von *F. velutipes* an Linde kommt es zur verstärkten Besiedlung des Frühholzes, der Gefäße und des apotracheal-diffus angeordneten Längsparenchym. Dabei zeigt sich, daß die Gefäße zwar reich an Hyphen sind, jedoch strukturell nicht verändert werden. Dagegen weisen die Fasern und das Parenchym einen deutlich erkennbaren Zellwandabbau auf. Dieser entsteht durch die Hyphentätigkeit aus dem

Lumen heraus. Es kommt zur Verfärbung der angrenzenden Zellwand, die vom Lumen in Richtung der Mittellamelle voranschreitet.

Mit zunehmendem Zersetzungsgrad ist neben dem Abbau der Sekundärwand vom Lumen her auch eine deutliche Holzzersetzung aus Richtung der Mittellamelle zu beobachten. Die Hyphen wachsen sowohl entlang dieser, als auch angrenzend dazu in der S₁-Schicht, in der die Zellulosemikrofibrillen in einem flachen Winkel verlaufen. Die Holzstrahlen werden dagegen kaum besiedelt und zersetzt.

Durch den Abbau der Mittellamelle, bei dem die Zellwände nicht abgebaut werden, kommt es zum Auseinanderweichen einzelner Zellen aus ihrem Verbund. Dadurch verlieren diese ihre versteifenden Elemente und verformen sich zunehmend (Abb. 13). Neben dieser Verformung ist zu beobachten, daß in den Fasern auch eine deutliche Delignifizierung und ein Zellulose- und Hemizelluloseabbau stattgefunden hat, die zur Freilegung von radialen Strukturen in der S₂-Schicht führen (Abb. 14). Lichtmikroskopisch sind die Abstände zwischen den radial verlaufenden Strukturen aufgrund der begrenzten Auflösungskraft nur annäherungsweise zu ermitteln. Sie betragen ca. 0,5-1 µm.

Dieses Phänomen ist nicht nur bei diesem Pilz-Wirt-Verhältnis zu beobachten, sondern auch bei einer Reihe anderer hier untersuchter Kombinationen. Aus diesem Grund wird hier auf das nachfolgende Pilz-Wirt-Verhältnis verwiesen, an dem die genaue Ontogenese dieser Strukturen aufgezeigt wird.

Das Pilz-Wirt-Verhältnis von *F. velutipes* an Linde wurde auch an natürlich infiziertem Wirtsmaterial untersucht. Dabei lag erst ein sehr geringes Holzzersetzungsstadium vor, das überwiegend nur Zellwandverfärbungen erkennen ließ. Aufgrund dieses geringen Zersetzungsstadiums ist ein weiterreichender Vergleich zwischen künstlich und natürlich infiziertem Material nicht möglich. Auffällig war, daß *F. velutipes* an großen Baumverletzungen mit starken Überwallungen und allgemein geminderter Baumvitalität beobachtet werden konnte.

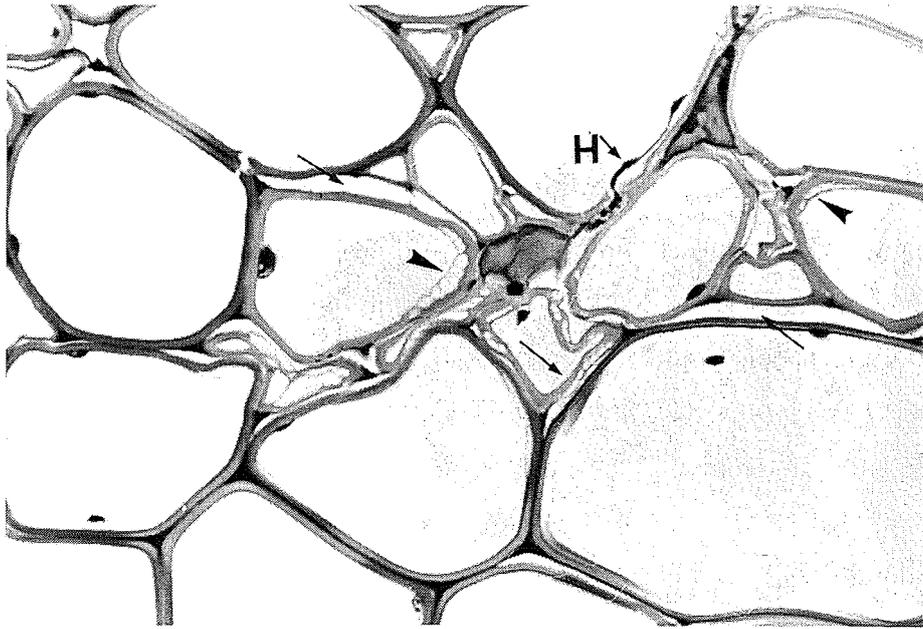


Abb. 13: *Flammulina velutipes* an Lindenstammholz. Pfeil: Der Abbau der Mittellamelle führt zu deutlichen Verformungen ganzer Zellkomplexe. Pfeilkopf: Entstehung radial orientierter Strukturen in der S₂-Schicht. H: Eine Hyphe, die vom Zellumen in die Mittellamelle hineinwächst (Querschnitt; x 1.000).

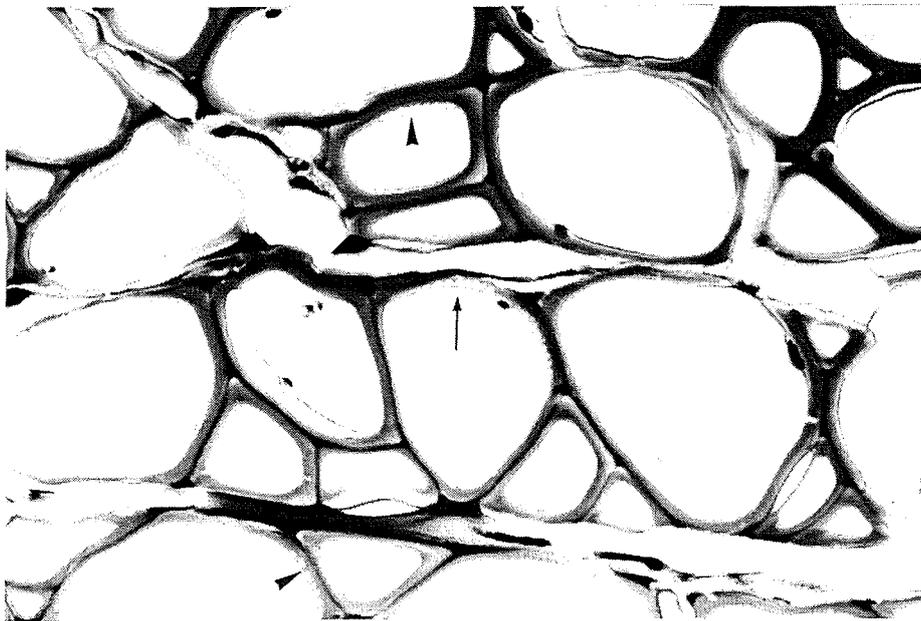


Abb. 14: Freilegung von radialen Strukturen in der S₂-Schicht von Fasern. Pfeil: Eine Hyphe liegt im Lumen auf der S₃-Schicht, dabei hebt sie sich optisch deutlich von dieser ab. Pfeilkopf: Während die S₃-Schicht erhalten bleibt, zeigen sich deutliche Strukturveränderungen in der S₂-Schicht (Querschnitt; x 1.000).

3.2.2 Holzzersetzungsmuster von *G.applanatum* an Linde und Buche

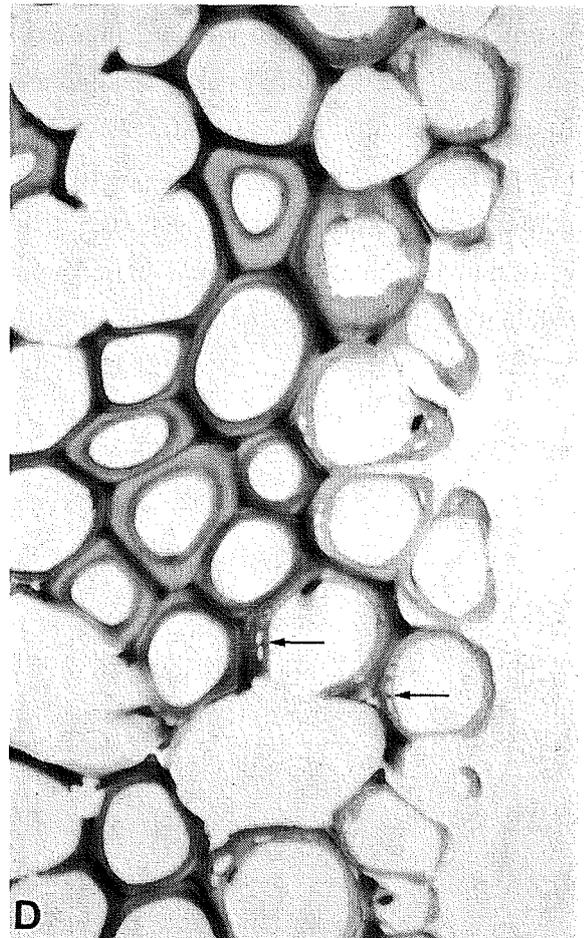
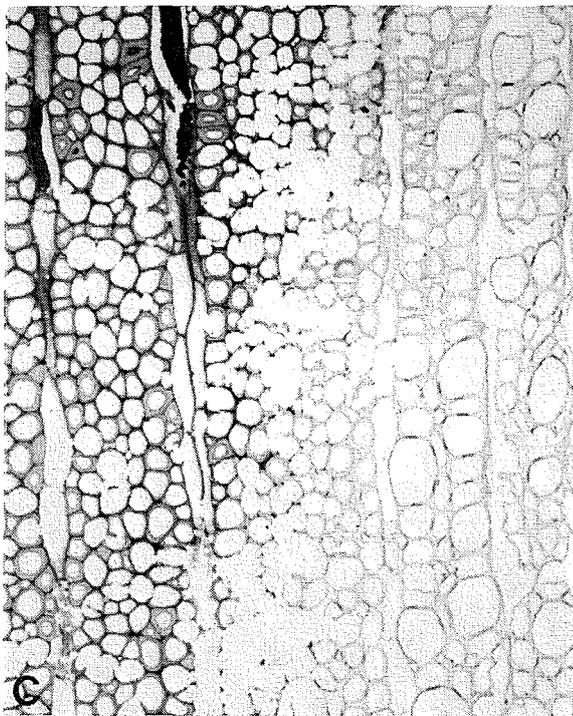
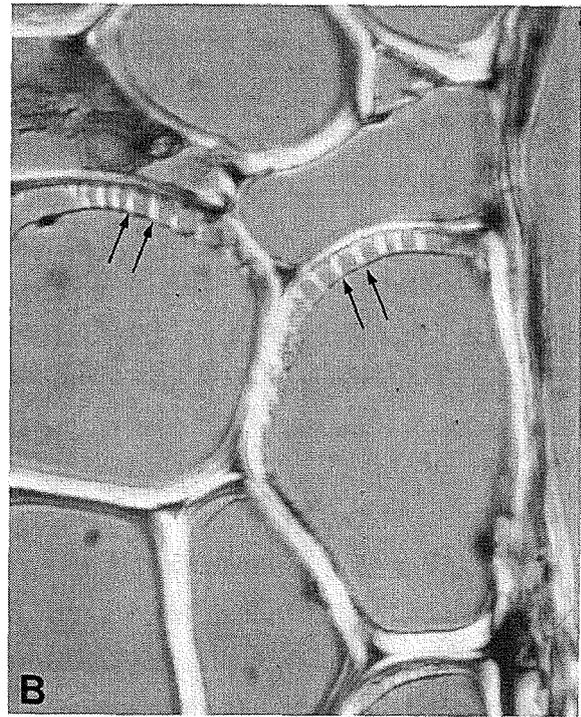
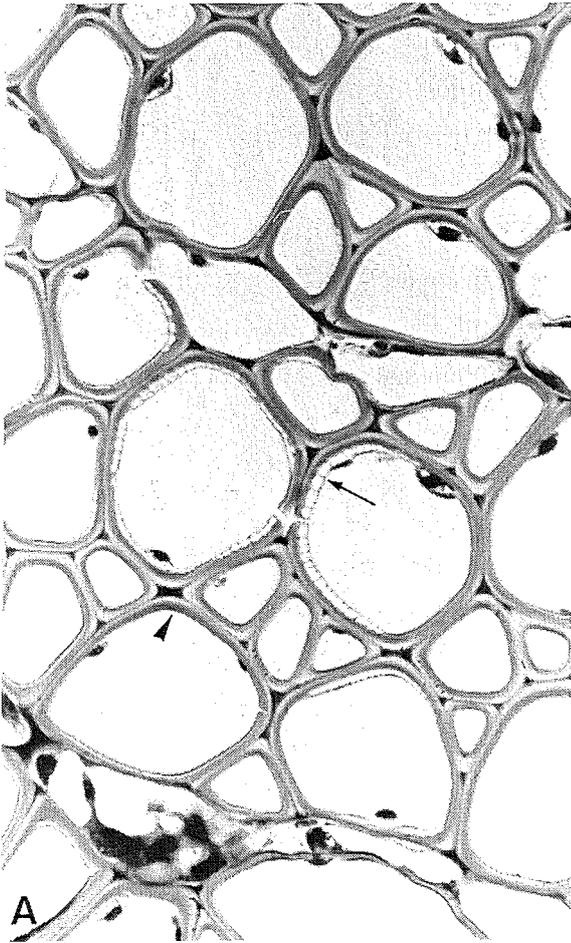
Linde

Das Holzzersetzungsmuster von *G.applanatum* weist zum einen typische Strukturen einer Weißfäule auf, zum anderen aber auch Strukturen, die im Zusammenhang mit Weißfäuleerregern als neuartig angesehen werden können. Es zeigt sich deutlich, daß im Frühstadium bevorzugt das Frühholz und in ihm das apotracheal-reticulat angeordnete Längsparenchym abgebaut wird. Ferner werden die Holzstrahlen stärker besiedelt und zersetzt. Auch in den Gefäßen sind zahlreiche Hyphen zu beobachten, sie bauen aber, wie schon bei *F. velutipes* beschrieben, die Gefäßzellwände nicht ab. Im Spätstadium der Holzzersetzung sind diese Erscheinungen auch im Spätholz nachweisbar. Dabei läßt sich beobachten, daß in den Parenchymzellen eine typische Weißfäule stattfindet, die Zellen werden durch den simultanen Zellwandabbau progressiv vom Lumen in Richtung der Mittellamelle dünner. In den Fasern zeigen sich dagegen unterschiedliche Strukturveränderungen. In bestimmten Zonen des betrachteten Querschnittes findet, wie in den Parenchymzellen, eine simultane Fäule statt. Darüber hinaus entstehen aber auch Hohlräume in der Sekundärwand (S_2). Diese lassen sich wie folgt charakterisieren:

- (1.) Ihrer Entstehung geht eine selektive Delignifizierung voran, die sich durch eine Verfärbung der Zellwand hervorhebt (Abb. 15A).
- (2.) Innerhalb der Hohlräume kann kein Hyphenwachstum beobachtet werden.
- (3.) Einzelne Hohlräume werden durch radiale, senkrecht zur Mittellamelle verlaufende, Strukturen voneinander getrennt (Abb. 15A).

Die radialen Strukturen erstrecken sich im Lindenholz von der äußeren Sekundärwand (S_1) bis zur inneren (S_3), und ähnlich der S_3 weisen sie eine erhöhte Abbauresistenz gegenüber holzzersetzenden Pilzen auf. Bei Betrachtung unter Polarisationslicht zeigen die radialen Strukturen und die S_3 -Schicht eine deutliche Doppelbrechung (Abb. 15B). Die Verfärbung der Sekundärwand zeigt sich nicht nur in der Normfärbung, sondern auch in der Anfärbung mit Safranin und Astrablau. Bei letzterer werden Zellwandbestandteile nur dann von rot zu blau verfärbt, wenn eine vollständige Delignifizierung stattgefunden hat.

Abbildung 15: A: *G. applanatum* an Lindenstammholz. Pfeilkopf: Zellwandverfärbungen, die durch die selektive Delignifizierung der Zellwand verursacht werden. Pfeil: Entstehung radial orientierter Strukturen in der S_2 -Schicht. B: Nahaufnahme von A. Pfeile: Die Betrachtung unter Polarisationslicht zeigt eine deutliche Doppelbrechung der radialen Strukturen. C: *G. frondosa* an natürlich infiziertem Eichenstammholz. Die blau angefärbten Zellkomplexe sind weitreichend delignifiziert (rechte Bildhälfte). D: Nahaufnahme von C. Pfeil: Deutlich sichtbar ist auch die Blaufärbung der radialen Strukturen. (A,C,D x 1.000 und B x 200).



Unabhängig von der hier geschilderten Beobachtung an Linde, tritt dies bei *G. frondosa* auch sehr deutlich an Probenmaterial einer natürlich infizierten Eiche hervor. Dieses Pilz-Wirt-Verhältnis wird im übernächsten Abschnitt (3.2.3) beschrieben, allein zu Vergleichszwecken soll diesen Ergebnissen hier vorgegriffen werden. Bei diesem Beispiel werden ganze Zellkomplexe blau angefärbt (Abb. 15C), die vollständig delignifiziert wurden und auch makroskopisch in Form von weißen Linsen im ansonsten intakten Holz hervortreten (Abb. 17D). Betrachtet man einzelne Zellen, so sind in diesen die radialen Strukturen ebenfalls blau angefärbt bzw. eine Blaufärbung vom Lumen aus ist erkennbar (Abb. 15D).

Buche

Im Gegensatz zum Lindenholz scheint der Holzabbau bahnenartig zwischen den vielreihigen Holzstrahlen stattzufinden. In diesen Zonen sind weitreichende Holzersetzen zu beobachten, bei denen auch die Gefäßzellwände langsam abgebaut werden. Die vielreihigen Holzstrahlen scheinen dagegen länger erhalten zu bleiben, so daß sie die abgebauten Zonen seitlich begrenzen. Am längsten bleiben in diesen Zonen die **IZF**-Bereiche erhalten. Die Parenchymzellen werden wie an Linde auch simultan abgebaut, während die Librifasern ebenso radiale Strukturen in der Sekundärwand besitzen, die in ihrer Entstehung mit denen an Linde vergleichbar sind. Es hat den Anschein, daß diese Strukturen erst im Zuge einer starken Delignifizierung der Zellwand hervortreten, da die Zellen in der Normfärbung schon deutlich geminderte Kontraste besitzen. Zum einen entstehen diese Strukturen aus Richtung der Mittellamelle, häufiger jedoch vom Lumen aus. Trotz des Gefäßzellwandabbaus kann an solchen nicht die Hervorhebung dieser Strukturen beobachtet werden.

3.2.3 Holzzersetzungsmuster von *Grifola frondosa* an Eiche und Linde

Eiche

Ähnlich wie bei *G.applanatum* an Buche werden im Frühstadium der Holzzersetzung bevorzugt die Zellbereiche um die Gefäße herum abgebaut, bei Eiche also der Fasertracheiden-Tracheiden-Komplex (Abb. 16).

Die vielreihigen Holzstrahlen weisen dagegen selbst im Spätstadium der Holzzersetzung keine deutlichen Strukturveränderungen auf, obwohl sie von Hyphen durchwachsen werden. Auffällig ist außerdem, daß die Parenchymzellen, die netzartig im Grundgewebe angeordnet sind, auch in unmittelbarer Nähe zu den Fasertracheiden und Tracheiden weitgehend unverändert erscheinen.

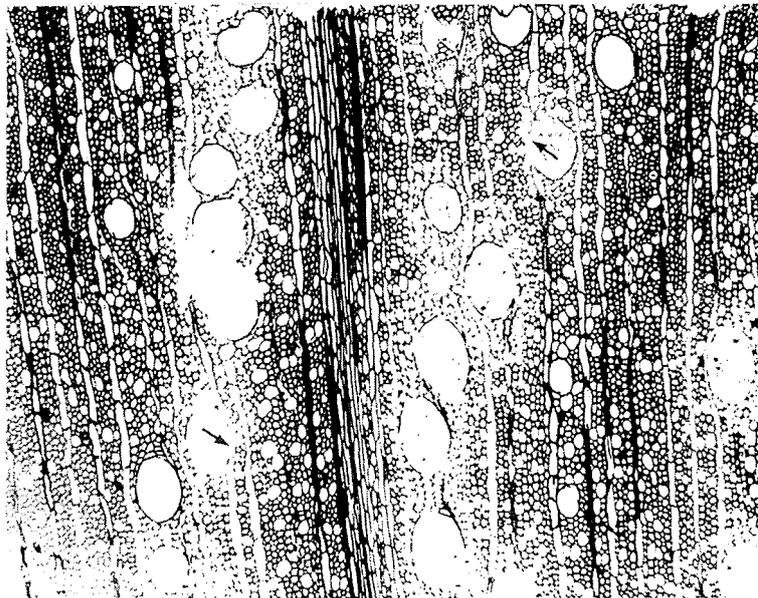


Abb. 16: Im Querschnitt von Eichenwurzelholz zeigt sich ein deutlicher Abbau des Fasertracheiden-Tracheiden-Komplexes. Pfeil: Es kommt darüber hinaus schon vereinzelt zur Auflösung der Gefäßzellwände (x 100).

Bei dem genauen Studium der Holzzersetzungserscheinungen in den einzelnen Zellen zeigt sich v.a. eine simultane Fäule in den Fasertracheiden und Tracheiden, während die Libriformfasern einer deutlichen Delignifizierung unterworfen sind, die einem Abbau der Hemizellulose und Zellulose vorausgeht.

Auch in den Fasertracheiden kommt es vereinzelt zur selektiven Delignifizierung, diese findet vom Lumen in Richtung der Mittellamelle statt. Dagegen erscheint in den Libriformfasern der selektive Ligninabbau aus Richtung der Mittellamelle zu erfolgen. Durch die selektive Delignifizierung mit anschließendem Abbau von Hemizellulose und Zellulose kommt es zur

Hervorhebung von radial verlaufenden Strukturen in der S₂-Schicht dieser beiden Zellarten. Die Abstände zwischen den radialen Strukturen sind aufgrund der begrenzten Auflösungskraft des Lichtmikroskops nicht genau meßbar, sie scheinen in den Librifasern aber geringfügig größer als in den Fasertracheiden.

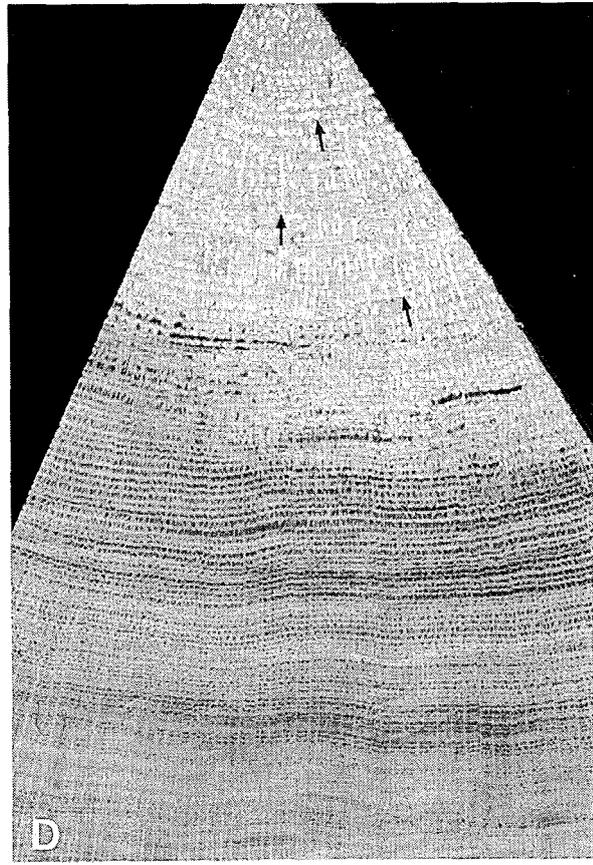
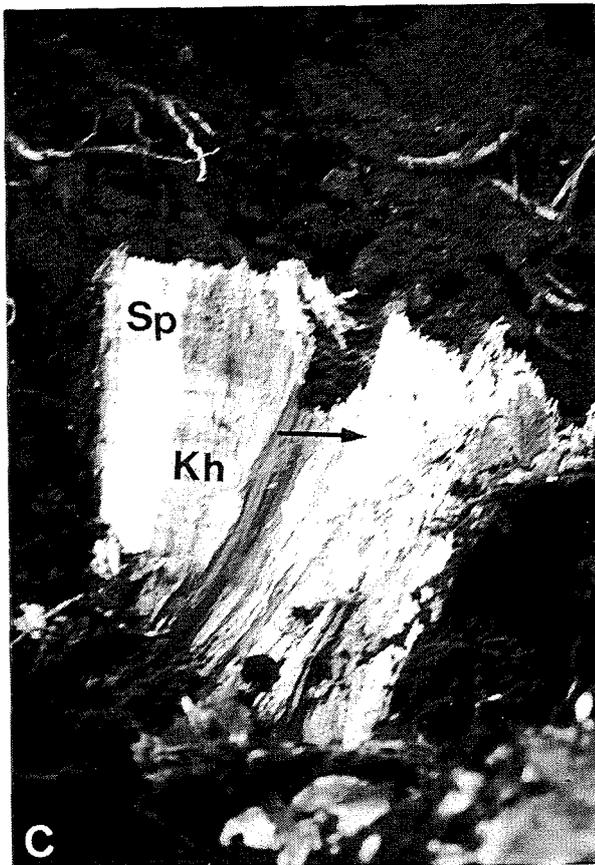
Das vorliegende Pilz-Wirt-Verhältnis konnte darüber hinaus in einer umfangreichen Feldstudie intensiv untersucht werden. Mit Hilfe einer auf einen Forstschlepper montierten Seilwinde wurde eine Stieleiche umgezogen und der Blick in den Wurzelteller und das Stamminnere freigelegt.

Es zeigte sich, daß *G. frondosa* (Abb. 17A) über eine Starkwurzel in das Stammzentrum eingedrungen war und von dort bis in eine Höhe von zwei Metern das Kernholz befallen hatte (Abb. 17B).

Nach eingehender Untersuchung des unteren Stammteils konnten keine Hinweise auf Verletzungen gefunden werden, so daß die Fäule ihren alleinigen Ursprung im Wurzelsystem gehabt haben muß. Auffällig war außerdem, daß der Pilzfruchtkörper nur auf der Stammseite auftrat, von der aus auch die Fäule über das Wurzelsystem aufstieg. An den Wurzeln der gegenüberliegenden Seite konnte dagegen noch kein Befall nachgewiesen werden.

Die Holzzersetzung beschränkte sich im Wurzelsystem auf eine ca. 20 cm breite Wurzel, von der sie sich im zentralen Teil stammwärts ausbreitete (Abb. 17C). Sie wurde seitlich durch Kernholz mit einer Restbreite von ca. 5 cm begrenzt. Verfolgte man die aufsteigende Fäule weiter, so traf man auf eine starke Holzzersetzung im Zentrum des Wurzelstockes, wobei das verbliebene Holz nur noch eine weiße, leicht zusammendrückbare Konsistenz aufwies. Im Stamm weiter aufsteigend war ein immer geringeres radiales Ausmaß der Fäule zu beobachten, die stärkste Holzzersetzung befand sich stets im Stammzentrum. Bei der makroskopischen Betrachtung der Fäule zeigten sich deutlich hervortretende weiße Aushöhlungen, in denen die Begleitstoffe wie z.B. Lignin schon abgebaut, Zellulose aber noch erhalten war (sog. Weißlochfäule; Abb. 17D). Außerdem konnte angrenzend zu stark zersetzten Holzbereichen immer wieder eine orange Zone beobachtet werden.

Abb. 17: A: Fruchtkörper von *Grifola frondosa*. B: Pfeil: *Grifola frondosa* dringt über zentrale Bereiche einer Starkwurzel ins Stammzentrum ein. C: Nahaufnahme der infizierten Starkwurzel. Splintholz (Sp), Kernholz (Kh) und bereits stark zersetztes Kernholz (Pfeil) zeigen die im Zentrum der Wurzel stattfindende Fäuleausbreitung. D: Zentrale Bereiche des Stammholzes zeigen eine Weißlochfäule, die in ihrem Ausmaß vom Zentrum zum Stammäußeren abnimmt. Typisch ist die Entstehung von nahezu schneeweißen Zonen (Pfeil), in denen Lignin abgebaut wurde, Zellulose jedoch nahezu unverändert geblieben ist.



Auch der allgemeine Vitalitätszustand der Stieleiche war im Vergleich zum angrenzenden Bestand als gut zu bezeichnen und wies noch nicht derart starke Kronenverlichtungen auf, wie eine Vielzahl gleichaltriger Individuen. Diese Beobachtung wird dadurch erklärt, daß im vorliegenden Fall die Holzzersetzung immer in zentralen Wurzel- oder Stammregionen voranschritt, also im Kernholz, das aus toten Zellen besteht und damit ausschließlich der Festigung dient. Eine physiologische Baumschwächung durch *G. frondosa* zum Untersuchungszeitpunkt ist als unwahrscheinlich anzusehen.

Beim Studium der Holzzersetzungsercheinungen waren die Ergebnisse vergleichbar mit dem künstlich infiziertem Material. Auch hier waren radiale Strukturen in der deutlich delignifizierten Zellwand von Librifasern zu beobachten. Ergänzend zeigte sich, daß auch verthyllte Gefäße zeitweilig stark mit Hyphen besiedelt waren.

Linde

Das Holzzersetzungsmuster von *G. frondosa* an Linde ähnelt sehr stark dem von *G. applanatum* und *F. velutipes* an Linde. Im Gegensatz zu *F. velutipes* ist jedoch der Mittellamellenabbau nicht in dieser Stärke zu beobachten. Übereinstimmend ist dagegen der verzögerte Holzstrahlabbau, welcher früher und deutlicher bei *G. applanatum* festzustellen ist. Ansonsten sind die Erscheinungen absolut vergleichbar mit den vorher genannten und werden deshalb nicht erneut beschrieben.

3.2.4 Holzzersetzungsmuster von *Armillaria ostoyae* an Fichte und Buche

Fichte

Bei der Holzzersetzung durch *A. ostoyae* läßt sich rein makroskopisch das zersetzte Holz deutlich vom gesunden unterscheiden. Typisch ist eine lokal begrenzt auftretende Fäule, die insbesondere axial ausgerichtet ist und erst mit zunehmender Holzzersetzung in radialer Richtung zunimmt (Abb. 18). Das zersetzte Holz ist gelb- bis ockerfarben und von mürber, faseriger Konsistenz. Lichtmikroskopisch läßt sich häufig in den Grenzbereichen zwischen gesunder und angegriffener Holzsubstanz eine sogenannte pseudosklerotische Schicht erkennen (Abb. 19), die zuweilen stärker besiedelte Bereiche von den weniger stark besiedelten trennt. Die pseudosklerotische Schicht setzt sich aus einer Reihe blasenartig aufgetriebener Hyphen von bräunlicher Farbe zusammen, die unter Polarisationslicht auch rötlich-bräunlich erscheint. Deutlich zu erkennen ist auch, wie über Tüpfelverbindungen hinweg, angrenzende Zellen ausgefüllt werden (Abb. 20).

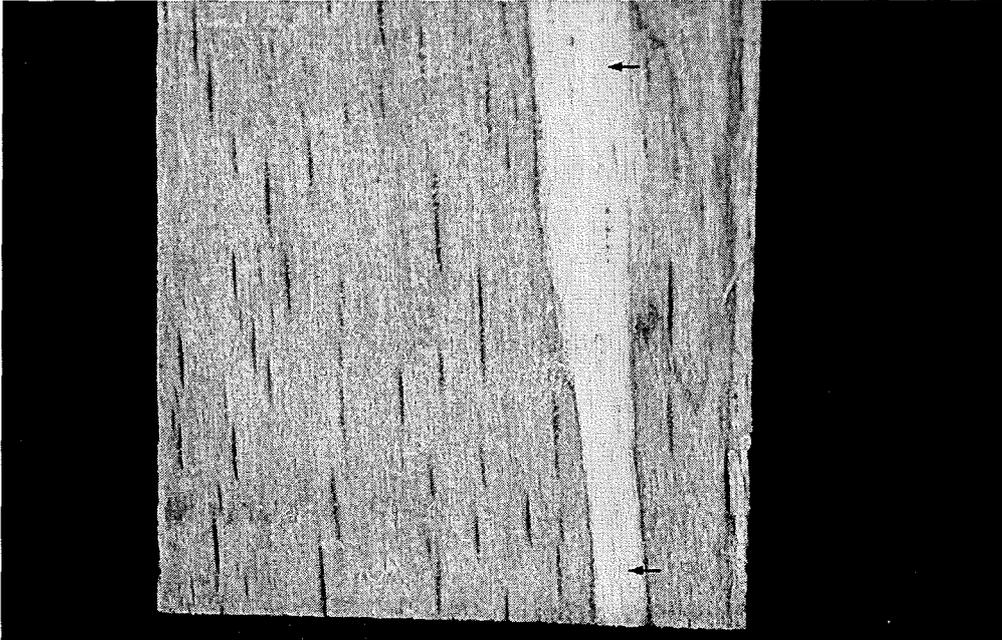


Abb. 18: Pfeil: Lokal begrenzte Holzersetzung von *A. ostoyae* an Buche, die zur Aufhellung und Zerkleinerung des Holzes führt. Deutlich ist die vorzugsweise Ausbreitung der Fäule in longitudinaler Richtung zu beobachten. Darüber hinaus ist die radiale Ausbreitung am größten in der Nähe des aufgetragenen Inokulums.

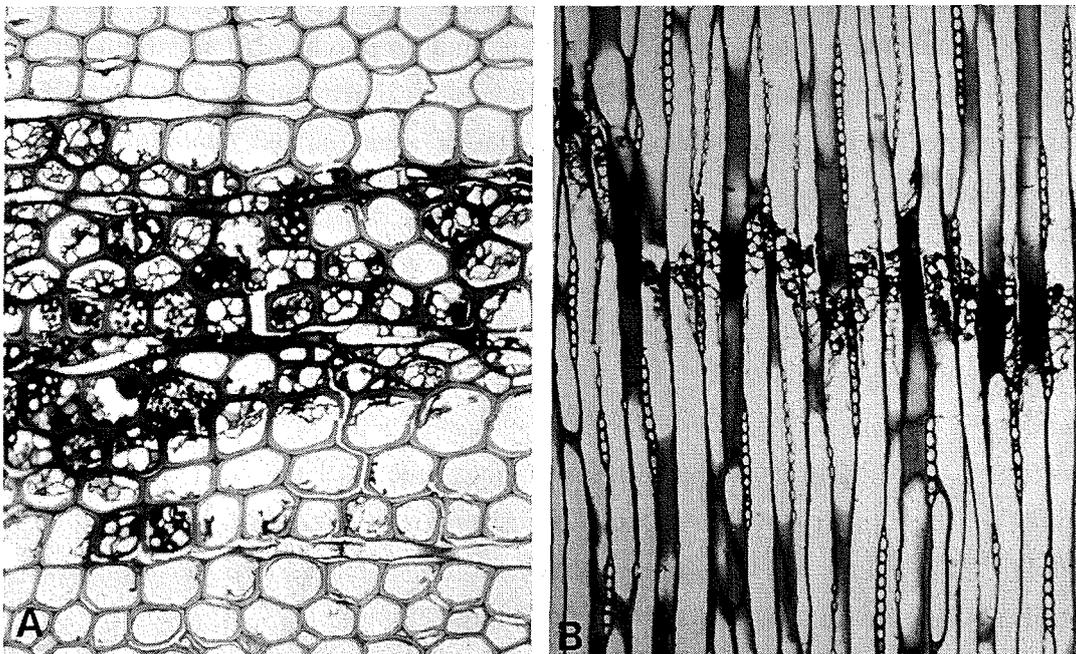


Abb. 19: Eine von *A. ostoyae* an Fichtenstammholz gebildete pseudosklerotische Schicht, die sich aus einer Reihe blasiger und aneinanderliegender pilzlicher Zellgewebe von bräunlicher Farbe zusammensetzt. **A:** Ansicht im Querschnitt. **B:** Ansicht im Tangentialschnitt (x 200).

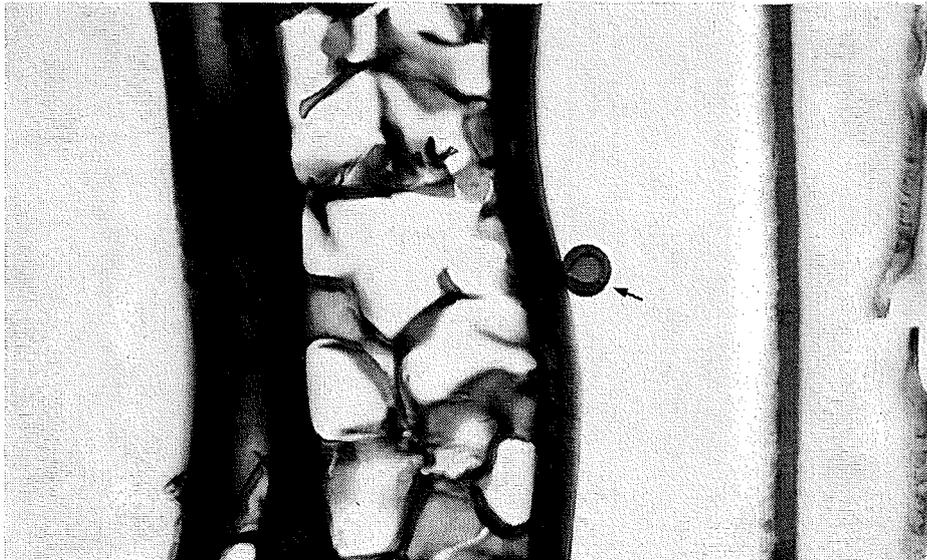


Abb. 20: Nahaufnahme einer Zelle, die in eine pseudosklerotische Schicht fällt (*A. ostoyae*; Fichtenstammholz). Pfeil: Deutlich zu erkennen ist die Bildung von Strukturen durch Hyphen, die über Tüpfelverbindungen in Nachbarzellen wachsen.

Im Frühstadium der Holzersetzung werden bevorzugt die einreihigen Holzstrahlen des Frühholzes abgebaut sowie die Tracheiden in Form einer selektiven Delignifizierung. Diese findet vom Lumen in Richtung der Mittellamelle statt. Es kommt anfänglich nur zu einer Zellwandverfärbung, die im weiteren Verlauf zu den bereits beschriebenen radialen Strukturen in den Tracheiden führt. Diese Strukturen sind in ihren Abständen im Frühholz enger angeordnet als im Spätholz. Außerdem findet mit zunehmendem Grad der Holzersetzung auch ein selektiver Ligninabbau in der Mittellamelle statt, so daß, ähnlich wie bei *F. velutipes*, die einzelnen Zellen aus ihrem Verbund gelöst werden. Neben dieser Form der Holzersetzung findet auch eine simultane Fäule in den Tracheiden statt, bei der wiederum die S₃-Schicht aufgelöst und die Zellwand lokal verfärbt wird. Die Hyphen durchqueren dabei zum Teil direkt die Sekundärwand oder verzweigen sich innerhalb dieser und zersetzen dabei weitreichende Teile.

Besonders auffällig in der radialen Betrachtungsebene erscheint der Holzstrahlabbau, der sich vom Früh- bis ins Spätholz erstreckt. Dabei werden bevorzugt der Torus und das Margo der Tüpfel (Tüpfel und Tüpfelkammer) abgebaut. Dabei hat es den Anschein, daß zuerst der Torus abgebaut wird und anschließend die Tüpfelkammer.

Berücksichtigt man in diesem Zusammenhang die Lignin- und Zelluloseanalysen, so ist v.a. ein Zelluloseabbau zu erwähnen. Lichtmikroskopisch findet deutlich sichtbar aber auch ein Ligninabbau statt.

Buche

Die Verbreitung der Hyphen erfolgt insbesondere über die apotracheal-diffus und diffus-gehäuft angeordneten Parenchymzellen. Diese werden dabei simultan abgebaut und ähneln damit den Zersetzungsmustern von *P. squarrosa* an Buche.

Außerdem lassen sich auch zahlreiche Hyphen in den Gefäßen, Librifasern und Holzstrahlen beobachten. Letztere sind dabei einem deutlichem Abbau unterworfen.

Wie schon bereits bei anderen Pilz-Wirt-Verhältnissen beschrieben, kommt es zur Ausbildung von pseudosklerotischen Schichten im Holz. Zeitweilig besitzen diese eine große Ausbreitung über eine Vielzahl von Zellreihen (ca. 10-15), dann wiederum verschmälern sie sich und nehmen nur noch ca. fünf Zellreihen ein. Die pseudosklerotischen Schichten bilden sich über sämtliche Zellarten hinweg, so daß auch Gefäße von ihnen mit blasenartigen Strukturen durchzogen sind.

Mit zunehmenden Zersetzungsgrad kristallisiert sich ein bevorzugter Abbau der Holzstrahlen und der Mittellamelle heraus. Insbesondere werden die Fasern und Parenchymzellen angrenzend zu den Holzstrahlen abgebaut. In den Fasern zeigen sich leichte Verfärbungen der an das Lumen angrenzenden Sekundärwand, wobei jedoch meistens nicht die gesamte Zellwand betroffen ist. Häufig sind es nur lokale Verfärbungen, parallel zu im Lumen liegenden Hyphen, die von dort in die Zellwand vordringen. Dabei sind Spalten zu beobachten, die sich in der Zellwand verzweigen, Teile dieser durchziehen und an ihren Enden eine rötliche Verfärbung aufweisen. Ihre Entstehung ist nicht eindeutig zu erkennen. Es hat den Anschein, daß die Spalten ihren Ursprung in feinen, sehr dünnen rötlichen, die Zellwand durchziehenden Linien haben, die sich mit zunehmender Holzzersetzung vergrößern. Zuletzt sind sie nur noch an der Spitze verfärbt. Dies kann als Hinweis darauf gewertet werden, daß in der verfärbten Zone der Zellwandabbau noch voranschreitet. Vergleicht man die Größe dieser Zellwandverfärbung, so entspricht die feine rötliche Linie in ihrer Breite einer radialen Struktur, während die daraus entstehende Spalte in ihrer Dimension einem Hohlraum in der Sekundärwand entspricht, der durch die radialen Strukturen seitlich begrenzt wird. Das Auftreten von Spalten in der Zellwand ist jedoch viel unregelmäßiger als bei den ausgeprägten radialen Strukturen. Diese waren nicht zu beobachten.

3.2.5 Holzersetzungsmuster von *Pholiota squarrosa* an Fichte und Buche

Fichte

Im Frühstadium der Holzersetzung konzentrieren sich die Abbauerscheinungen auf das Frühholz. Ähnlich wie bei *F. velutipes* an Linde und *A. ostoyae* an Fichte wird die Mittellamelle bevorzugt abgebaut, wobei die Zellzwickel selbst im Spätstadium der Holzersetzung noch erhalten bleiben. Außerdem werden die Zellwände der Tracheiden vom Lumen aus delignifiziert. Die Holzstrahlen sind in diesem Zersetzungsstadium schon durch Hyphen besiedelt, jedoch noch keinen erkennbaren strukturellen Veränderungen unterworfen. Die Hyphen verbreiten sich in erster Linie über Tüpfelverbindungen, können darüber hinaus aber auch die Zellwände einfach durchwachsen.

Im Spätstadium der Holzersetzung setzt sich diese auch im Spätholz fort, es kommt wie schon bei den anderen Pilz-Wirtverhältnissen beschrieben ebenfalls zur Hohlrumbaue mit anschließender Freilegung von radialen Strukturen in der Zellwand. Auch die Holzstrahlen werden nun über den Zustand einer reinen Besiedlung hinaus abgebaut.

Lichtmikroskopisch überwiegt der Ligninabbau, dieses Ergebnis wird ebenso durch die Lignin- und Zelluloseanalyse gestützt.

Buche

Im Gegensatz zur Fichte verursacht *Pholiota squarrosa* an Buche einen deutlicheren Zelluloseabbau, der sich auch analytisch bestimmen ließ (Kap. 3.1.5). So ist im Frühstadium der Holzersetzung insbesondere der Abbau der apotracheal-diffus und diffus-geläuft angeordneten Parenchymzellen durch eine simultane Fäule zu beobachten, welche von Zelle zu Zelle über die Tüpfelkontakte voranschreitet.

Mit zunehmender Holzersetzung führen die Zellwanddurchbrechungen zweier benachbarter Parenchymzellen in diesen Bereichen zur vollständigen Auflösung der Zellwand. In diesen Bereichen weitet sich die Holzersetzung auch auf die Fasertracheiden aus, wobei diese einer selektiven Delignifizierung unterworfen sind, die radiale Strukturen in der Zellwand freilegt. Darüber hinaus kann im Wurzelholz auch beobachtet werden, daß einzelne Gefäßzellwände abgebaut werden.

3.2.6 Holzzersetzungsmuster von *Armillaria gallica* an Fichte und Ahorn

Fichte

Bei der Holzzersetzung von *A. gallica* an Fichte wird vorzugsweise die Mittellamelle abgebaut. Im Lumen der Tracheiden sind auch Hyphen vorhanden, jedoch konnten keine deutlichen Anzeichen für eine simultane Fäule beobachtet werden. Außerdem kam es auch nicht zur Hervorhebung von radialen Strukturen in den Zellwänden, weder im stärker zersetzten Wurzel- als auch im Stammholz. Dagegen konnte immer wieder beobachtet werden, daß sich die Hyphen, die Zellwände durchwachsen, dabei in der Sekundärwand verzweigen.

Im Frühholz waren außerdem feine Risse und Spalten erkennbar, die sich vom Lumen über die Mittellamelle hinaus bis in das Lumen der angrenzenden Zelle erstreckten.

Ahorn

Wie die anderen eingesetzten Hallimascharten, verursacht auch *A. gallica* pseudosklerotische Schichten im Holzkörper, die sich lichtmikroskopisch nicht von denen der anderen Arten unterscheiden.

Bei der lichtmikroskopischen Betrachtung zeigt sich, wie bei *F. velutipes*, an Ahorn ein stark bevorzugter Abbau der Librifasern in den IZH-Bereichen, der zu einer charakteristischen Musterung des betrachteten Querschnitts führt (Abb. 22C) und nachfolgend näher erläutert wird. Auch hier kommt es zur Hervorhebung von radialen Strukturen in der Zellwand, wobei im Spätstadium der Holzzersetzung die Sekundärwand vollkommen abgebaut ist, so daß nur noch ein Gerüst aus Mittellamelle und Zellwickeln übrigbleibt. In den IZF-Bereichen zeigen sich deutliche Verfärbungen der Fasern vom Lumen in Richtung der Mittellamelle, wenn es in den IZH-Bereichen schon zum nahezu vollständigen Abbau der dortigen Zellen gekommen ist.

Im Spätstadium der Holzzersetzung ist eine deutliche Besiedlung der Holzstrahlen zu erkennen, die besonders im Wurzelholz stark ausgeprägt ist. Trotz dieser bleiben die Holzstrahlen holzanatomisch lange intakt. Ihre Zersetzung, so zeigt der Radialschnitt, erfolgt bevorzugt entlang der Mittellamelle zweier benachbarter Holzstrahlzellen.

Die Verbreitung der Hyphen im Holz findet vorzugsweise über die Tüpfelverbindungen statt, zum anderen werden Zellwände mittels einer dünnen Perforationshyphen durchbohrt bzw. durchwachsen.

3.2.7 Holzzersetzungsmuster von *Inonotus dryadeus* an Eiche und Buche

Eiche

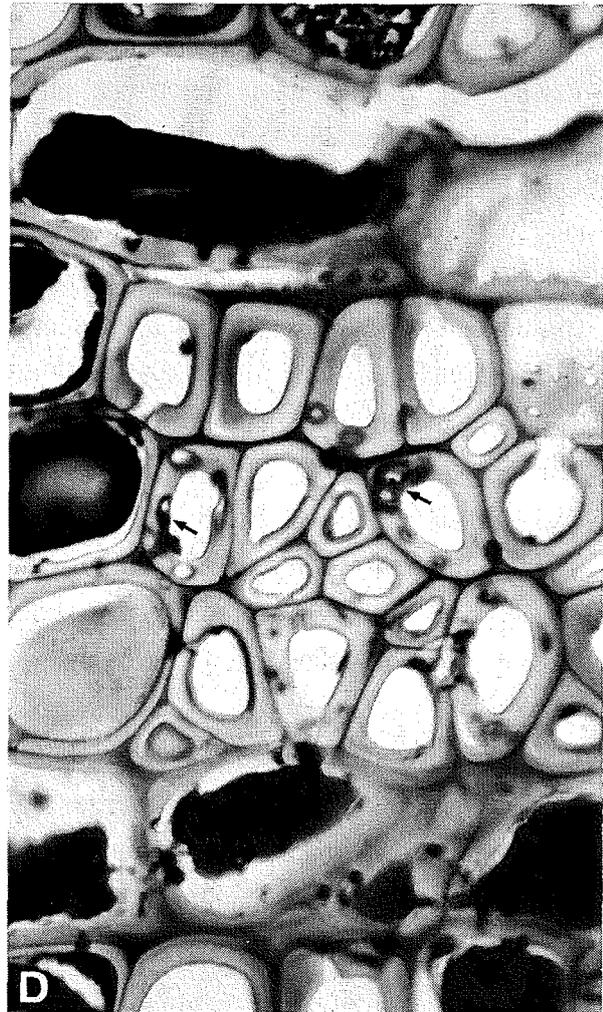
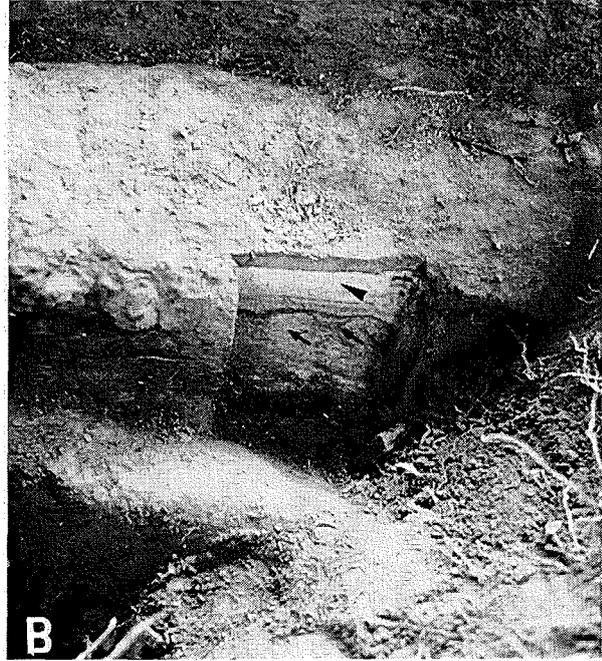
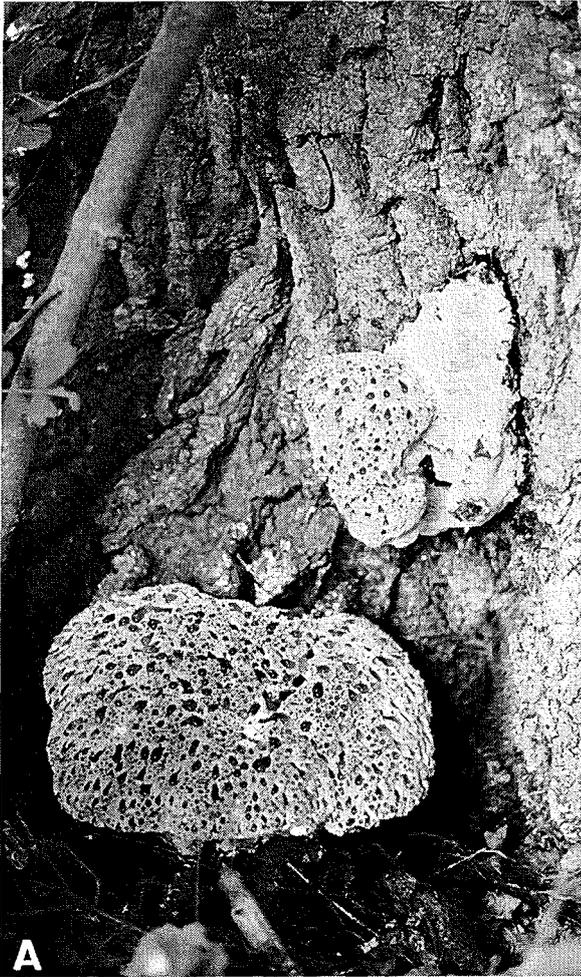
Grundsätzlich ist ein bevorzugter Abbau des Fasertracheiden-Tracheiden-Komplexes zu beobachten, ein bereits an *G. frondosa* an Eiche beschriebenes Phänomen (Abb. 16). Dabei sind die Fasertracheiden und Tracheiden einer simultanen Fäule unterworfen.

Darüber hinaus wird die Mittellamelle zersetzt, so daß im Spätstadium nur noch ein äußerst schmaler Rest von ihr übrigbleibt, wohingegen die Zellwickel kaum abgebaut werden. In den Libriformfasern zeigt sich dagegen ein anderes Bild.

In einigen Zellkomplexen zeigen sich Anzeichen einer Moderfäule, in Form von Hohlräumen in der Sekundärwand, in denen vereinzelt Hyphenstrukturen zu beobachten sind, eine Beobachtung, die auch im Tangentialschnitt getroffen werden konnte. Besitzen die Hohlräume einen Kontakt zum Zellumen, dann ist auch die S₃-Schicht in diesen Bereichen zersetzt. Ansonsten sind die Hohlräume in der Sekundärwand ein wenig abweichend von einer kreisrunden Form, jedoch zeigen sich nicht derart ovale Formen wie bei *F. velutipes* an Ahorn. Bezüglich der Zellwandverfärbungen ist anzumerken, daß diese schwach um die Hohlräume herum ausgeprägt sind, wobei sie nicht nur lokal um diese herum auftreten, sondern einen größeren Zellwandbereich ergreifen. In der überwiegenden Zahl der Libriformfasern zeigt sich jedoch ein simultaner Abbau, und es kommt nicht zur Hervorhebung von radialen Strukturen.

Dieses Pilz-Wirt-Verhältnis konnte auch in einer Feldstudie untersucht werden. Es zeigte sich, daß die Pilzfruchtkörper (Abb. 21A) die obere Grenze für die aus den Wurzeln kommende Holzzersetzung darstellten. In der vorliegenden Studie waren dies 20 cm über dem Erdboden. In den Wurzeln war dagegen die Fäule sehr weit fortgeschritten, wobei die Wurzeln, die angrenzend zu den Pilzfruchtkörpern lagen, am stärksten zersetzt waren. Dagegen zeigten Wurzeln und Stamm auf der gegenüberliegenden Baumseite kaum Anzeichen eines Pilzbefalls und auch Fruchtkörper waren in diesen Bereichen erstmalig zu beobachten. In den Wurzeln zeigte sich, daß die Fäule immer von der Unterseite dieser nach oben aufstieg (Abb. 21B).

Abbildung 21: Holzzersetzung von *I. dryadeus* an Eiche. A: Pilzfruchtkörper von *I. dryadeus* an Eiche. B: Die Holzzersetzung breitet sich von der unteren Wurzelseite einer Starkwurzel nach oben aus (Pfeil), wobei ca. 8 cm gesunde Holzsubstanz erhalten sind (Pfeilkopf). C: Nahaufnahme der Holzzersetzung. Deutlich zu erkennen ist eine bräunlich-schwärzliche Zone (Pfeil), die gesundes Holz von zersetztem trennt. Diese Zone wird mit zunehmender Holzzersetzung in ihrer Dimension kleiner, gut zu erkennen an den Resten in der bereits abgebauten Holzstruktur (Pfeilkopf). D: Die lichtmikroskopische Aufnahme des Eichenholzquerschnitts läßt eine Moderfäule (Pfeil) in der Sekundärwand der Fasern innerhalb einer Reaktionszone erkennen (x 1.000).



In verschiedenen Wurzeln, die in unterschiedlichen Bodentiefen vorkamen, blieb jeweils auf einer Breite von 8-10 cm die Wurzeloberseite gesund. Darüber hinaus konnte beobachtet werden, daß die eigentliche Holzersetzung durch eine schwärzliche Zone zum gesunden Holz hin abgegrenzt war (Abb. 21C). Diese Zone, schnitt man die Wurzeln scheibenartig auf, veränderte sich in ihrer Dimension in der Art, daß sie mit zunehmender Holzersetzung auch abgebaut wurde, was sich an kleinen Resten, umgeben von bereits deutlich zersetzten Holz, sehr gut nachvollziehen ließ. Beim lichtmikroskopischen Studium dieser Bereiche, konnte eindeutig eine Moderfäule beobachtet werden, sowohl in den Fasern als auch in den Holzstrahlzellen. Dabei ist die Zellwand um die Hohlräume in der Sekundärwand herum verfärbt und einzelne Hyphen sind in ihnen deutlich sichtbar (Abb. 21D).

Buche

Die Holzersetzung von *I. dryadeus* an Buche ist ausgesprochen vielgestaltig. Zu beobachten sind Hyphenstrukturen sowohl in den Gefäßen als auch in den anderen Zellelementen. Die Verbreitung der Hyphen findet v.a. über Tüpfelverbindungen statt, aber auch einfache Durchwachsungen der Zellwand sind zu beobachten.

Das Wachstum der Hyphen findet zum einen in der Mittellamelle und teilweise in den Zellwänden statt, die dabei abgebaut werden. Parallel läßt sich aber auch ein Hyphenwachstum in der Sekundärwand angrenzend zur Mittellamelle in Umfangsrichtung der Zelle beobachten. Außerdem sind im Frühstadium der Zersetzung in zahlreichen Fasern Zellwandverfärbungen der Sekundärwand angrenzend zum Lumen zu beobachten.

Mit zunehmendem Zersetzungsgrad erscheint die Sekundärwand angrenzend zum Lumen ausgefranst. Es hat den Anschein, daß in diesen Bereichen nach und nach radiale Strukturen hervorgehoben werden. Diese können sowohl innerhalb des Jahrringes als auch unmittelbar an der Jahrringgrenze beobachtet werden, wobei die Zellen sich hier in IZF-Bereichen befinden. Die vielreihigen Holzstrahlen lassen dagegen kaum Strukturveränderungen erkennen.

Interessanterweise konnte an zwei Fasern darüber hinaus auch eine moderfäuleartige Strukturveränderung beobachtet werden. Ganz deutlich zeigt sich bei diesen ein Wachstum der Hyphen innerhalb der Sekundärwand, wobei es zur Verfärbung der angrenzenden Zellwand kam. Dieses Phänomen konnte jedoch in anderen Bereichen nicht wieder beobachtet werden.

3.2.8 Holzzersetzungsmuster von *Armillaria mellea* an Fichte, Eiche und Ahorn

Fichte

Im Gegensatz zu *P. squarrosa* konnte nur an Fichtenwurzelholz ein Holzabbau diagnostiziert werden. Dieser gestaltete sich darüber hinaus auch noch andersartig als bei *P. squarrosa*. Bevorzugt besiedelt und abgebaut wurden die einreihigen Holzstrahlen der Fichte sowohl im Früh- als auch Spätholz, eine Beobachtung, die auch auf *A. ostoyae* an Fichte zutraf. Von diesen aus verbreitete sich die Holzzersetzung anfänglich auf die angrenzenden Frühholztracheiden, im späteren Verlauf der Zersetzung wurde ebenfalls das Spätholz abgebaut. Im Gegensatz zu *A. ostoyae* und *P. squarrosa* war kein deutlicher Abbau der Mittellamelle zu beobachten, ansonsten ähnelte die Holzzersetzung von *A. mellea* der von *A. ostoyae* sowohl mikroskopisch als auch makroskopisch.

Eiche

Die Holzzersetzungerscheinungen von *A. mellea* an Eiche ähneln der von *G. frondosa* an Eiche. Auch hier kommt es zu einem bevorzugtem Abbau des Fasertracheiden-Tracheiden-Komplexes. Im Gegensatz dazu werden aber auch die netzartig im Grundgewebe gelegenen Parenchymzellen ebenfalls bevorzugt abgebaut. Die genannten Zelltypen weisen dabei alle eine simultane Fäule auf. Dagegen zeigt sich durch den pilzlichen Abbau eine selektive Delignifizierung der Librifasern, bei der radiale Strukturen freigelegt werden. Ebenso kommt es zum Abbau der Mittellamelle.

Die Holzstrahlen werden wie bei *G. frondosa* an Eiche intensiv besiedelt, ihr Abbau erfolgt jedoch erst verzögert.

Holzzersetzungsmuster von *Armillaria mellea* an natürlich infiziertem Ahorn

Über die Laboruntersuchungen hinaus wurde auch eine Studie an einem natürlich infizierten *Acer pseudoplatanus* L. aus dem Schloßpark Umkirch (Freiburg) durchgeführt. Der Bergahorn war frisch gefällt mit einem Durchmesser von ca. 90 cm in einem Meter Höhe und wies eine umfassende Holzzersetzung sowohl im Wurzel- und Stockbereich als auch bis in die Krone auf. Dabei war die Umgebung des Stammes über und über mit Pilzfruchtkörpern übersät, ebenso große Teile des Parks. Die Holzzersetzung erstreckte sich über den gesamten Stammquerschnitt, wobei die Holzsubstanz von zahlreichen pseudosklerotischen Schichten durchzogen war, die Zonen verschiedener Färbung voneinander trennten (Abb. 22A).

In einem ersten Schritt wurden zahlreiche Holzproben gesammelt, im Labor oberflächlich sterilisiert und die herauswachsenden Pilze in Reinkultur gebracht. Sowohl aus den Wurzeln

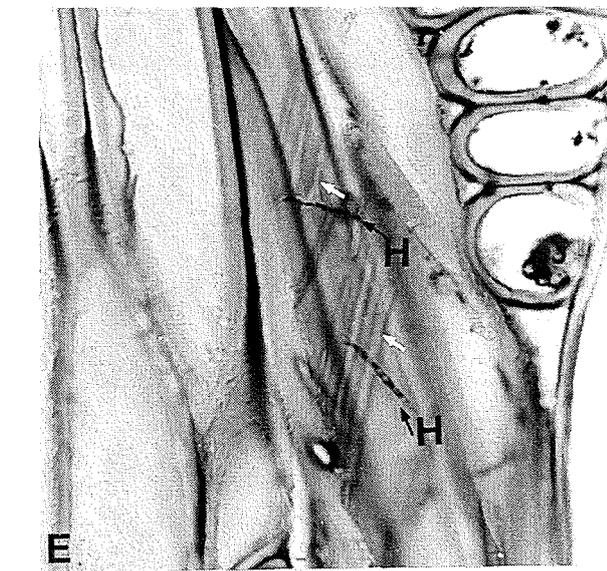
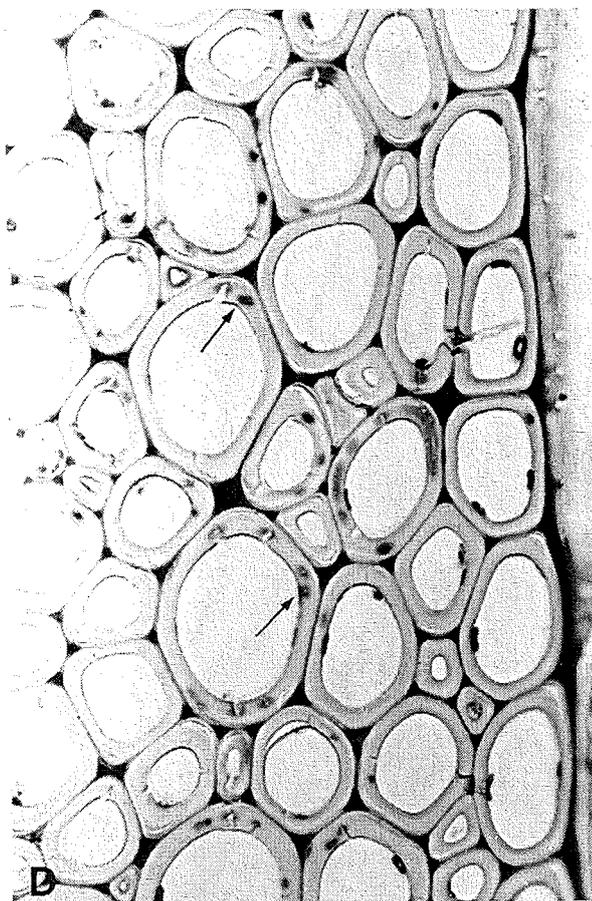
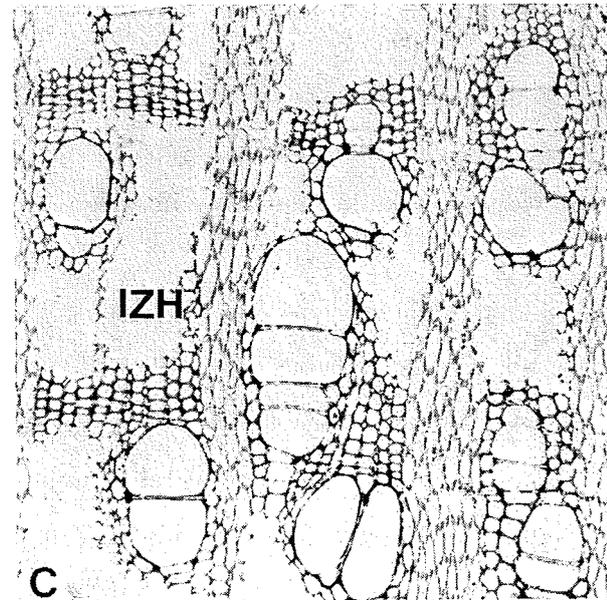
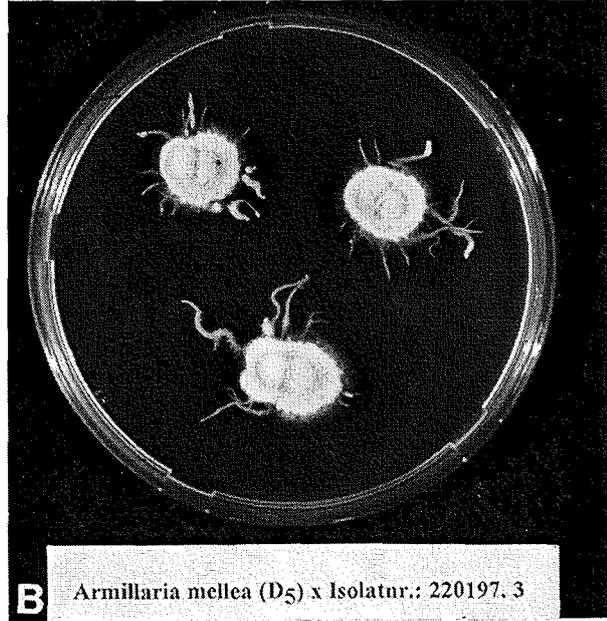
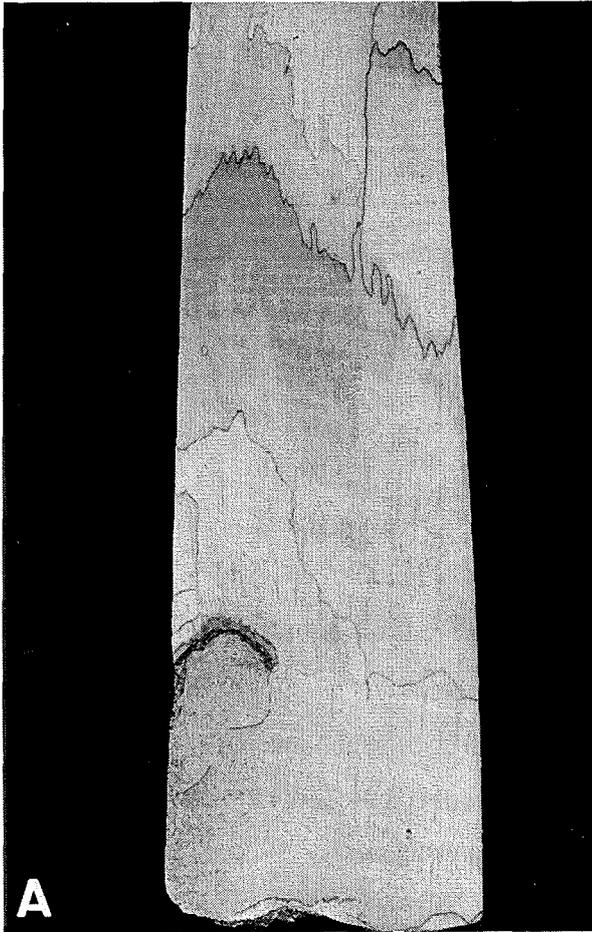
als auch dem Stamm konnte stets *Armillaria mellea* herausisoliert werden, wobei die Artbestimmung mit Hilfe von Kompatibilitätstests und ergänzend anhand der gesammelten Pilzfruchtkörper erfolgte (Abb. 22B).

Lichtmikroskopisch waren zwei besonders auffällige Erscheinungen zu beobachten: zum einen ein bevorzugter Abbau der Zellkomplexe, die interzellularhaltig (IZH) sind. Dies führt mit zunehmender Holzersetzung zu einem flächendeckenden Muster im betrachteten Querschnitt (Abb. 22C). Eine Erscheinung, die sich ebenso bei *F. velutipes* und *A. gallica* an künstlich infiziertem Ahornholz beobachten läßt. Deutlich zu erkennen ist, daß die Gefäße und Holzstrahlen, die an IZH-Bereiche angrenzen, länger erhalten bleiben. Zum anderen wiesen die Librifasern in den IZH-Bereichen eine Moderfäule auf, die sich im Spätstadium der Holzersetzung auch auf die Librifasern der IZF-Bereiche erstreckte. Im Gegensatz zu der Moderfäule von *Flammulina velutipes* an Ahorn kam es zu einer Zellwandverfärbung um die Hohlräume herum (Abb. 22D), eine typische Erscheinung für Basidiomyceten.

Betrachtete man die Holzersetzung im Tangentialschnitt, ließ sich das Wachstum der Hyphen innerhalb der S₂-Schicht beobachten, den Zellulosemikrofibrillen folgend. Dabei waren deutlich Hyphen innerhalb der schlauchartigen Kavernen (Abb. 22E) auszumachen.

Da das Pilz-Wirt-Verhältnis von *A. mellea* ursprünglich nicht an Ahorn im Labor untersucht werden sollte, wurde dies nachträglich durchgeführt. In künstlich infizierten Holzproben konnten sowohl Übereinstimmungen als auch Unterschiede beobachtet werden. Vollkommen gleich war der bevorzugte Abbau der IZH-Bereiche und die damit einhergehende Musterbildung des Querschnitts. Anders war dagegen die Holzersetzungerscheinung in den Librifasern. Es zeigte sich in dem künstlich infizierten Material, daß es zur Hervorhebung radialer Strukturen durch den pilzlichen Abbau kam, jedoch nicht zu einer Moderfäule, bei der über die Entstehung von Hohlräumen in der Sekundärwand hinaus auch ein Hyphenwachstum innerhalb dieser stattgefunden hatte.

Abb. 22: Bildertafel über *A. mellea* an natürlich infiziertem Ahornholz. **A:** Makroskopische Holzersetzungerscheinung. **B:** Beispiel eines Kompatibilitätstestes zur Bestimmung von Hallimaschkulturen auf Artebene. **C:** Im Querschnitt ist deutlich der bevorzugte Abbau der IZH-Bereiche zu erkennen. **D:** Im Querschnitt ist eine Moderfäule zu erkennen. **Pfeil:** Um die Hohlräume in der S₂-Schicht herum, kommt es zu Zellwandverfärbungen. **E:** Tangentialschnitt von Ahornwurzelholz. Durch das Hyphenwachstum kommt es zur Entstehung schlauchartiger Kavernen (Pfeil; weiß) in der Sekundärwand. **H:** Hyphe. (C-D x 1.000).



Im Spätstadium waren die Sekundärwände der Librifasern vollständig abgebaut, wobei die Mittellamelle verspätet und die Zellwände sehr stark verzögert abgebaut wurden.

Es bleibt damit an dieser Stelle ungeklärt, ob das natürlich infizierte Baumaterial eventuell nicht allein durch *Armillaria mellea* besiedelt war und die Holzzerstörungserscheinungen von einem anderen Pilz herrührten oder ob andere Faktoren gewirkt haben.

3.2.9 Fluoreszenzfärbung anhand ausgewählter Beispiele

In dem vorangegangenen Ergebnisteil waren insbesondere drei Holzzerstörungserscheinungen von besonderem Interesse; die durch *F. velutipes* und *A. mellea* an Ahorn verursachten Moderfäulen in den Librifasern sowie die Hervorhebung von radialen Strukturen in der S₂-Schicht von Fasern und Tracheiden am Beispiel von *G. frondosa* an Stieleiche. Die Anwendung der Fluoreszenzfärbung sollte Aufschluß darüber geben, welche histologischen Veränderungen die jeweilige Holzzerstörung in der angrenzenden Zellwand nach sich zieht, um weiterreichende Kenntnisse über den Aufbau dieser zu erlangen.

Betrachtet man zunächst die Moderfäuleerscheinungen, lassen sich sowohl Gemeinsamkeiten als auch Unterschiede beobachten. *F. velutipes* und *A. mellea* wachsen innerhalb der S₂-Schicht, erkennbar anhand der Hyphen. Jedoch kommt es bei *A. mellea* durch die Fluoreszenzfärbung deutlich sichtbar zu einer Verfärbung der angrenzenden Zellwand (Abb. 23A). Dabei ist das Zentrum des Hohlraums von rötlicher Farbe, um dieses herum ist die Zellwand gelb gefärbt und damit farblich mit der Mittellamelle übereinstimmend. Die intakte Sekundärwand ist dagegen von grünlicher Farbe. Darüber hinaus sind auch die Hyphen im Lumen der Zelle zu erkennen, sie erscheinen hellrot.

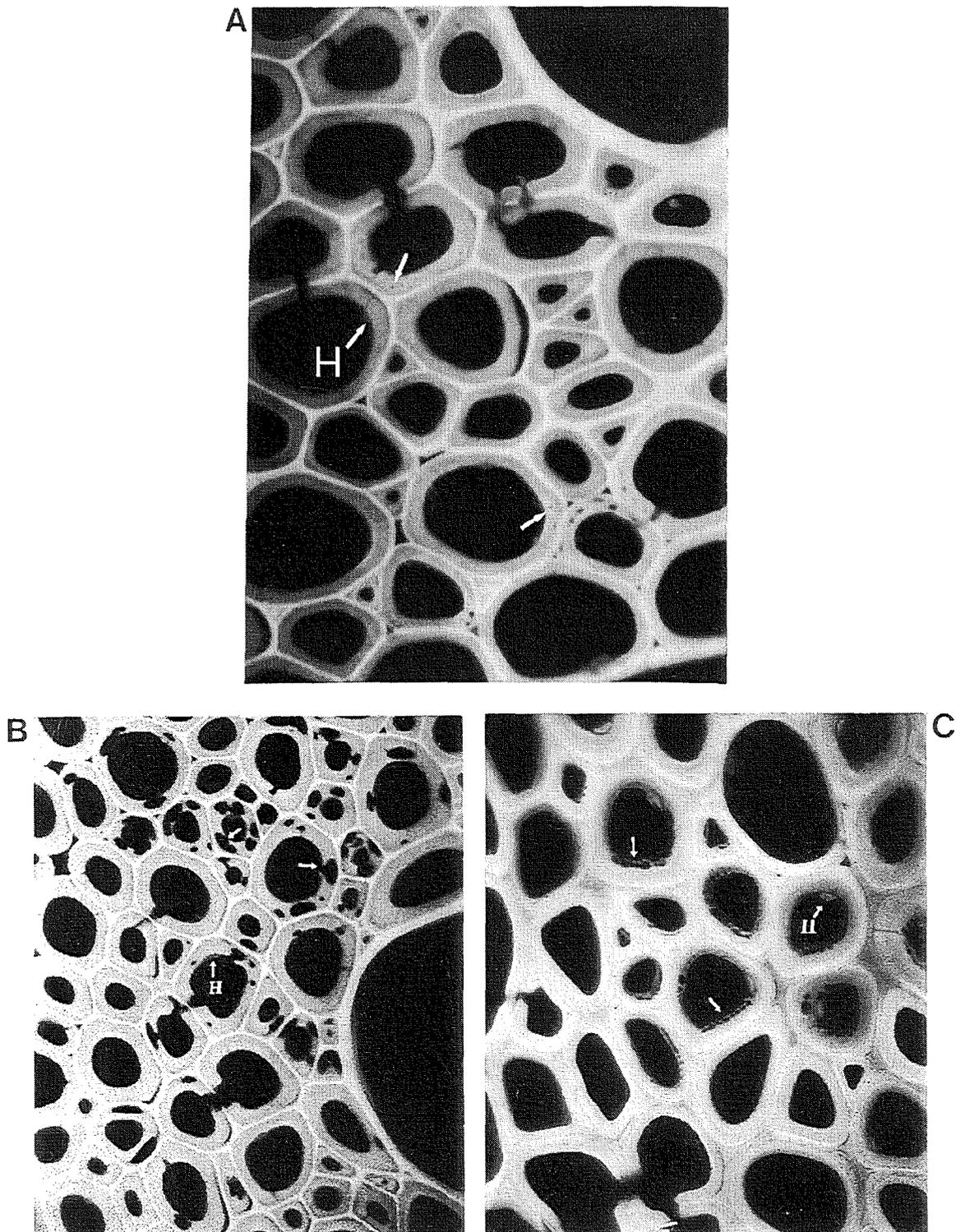


Abb. 23: **A:** Im Querschnitt von Ahornstammholz natürlich infiziert mit *A. mellea* zeigen sich deutliche Verfärbungen um die Hohlräume in der S_2 -Schicht (weißer Pfeil). **B:** Querschnitt von Ahornwurzelholz künstlich infiziert mit *F. velutipes*. Keine deutlichen Farbveränderungen um die Hohlräume herum zu erkennen (Pfeil). **C:** *Grifola frondosa* an Eichenholz ruft Hohlräume in der Sekundärwand hervor, die durch radial verlaufende Strukturen voneinander getrennt sind (Pfeil). Farbveränderungen kommen nicht in konzentrierter Form vor, sondern weitreichender in der Sekundärwand in Form einer rötlich-bräunlichen Verfärbung. **H:** Hyphe. (x 1.000).

Diese Farbveränderungen sind ein wichtiger Hinweis darauf, daß es neben dem eigentlichen Zellwandabbau in Form der Hohlrumbildung auch angrenzend dazu zu chemischen Veränderungen in der Zellwandzusammensetzung kommt. Durch die Zusammenschau der Farbveränderungen und unter Berücksichtigung des jeweiligen enzymatischen Potentials der betrachteten Pilze sollten Rückschlüsse auf den Chemismus der Zellwand getroffen werden.

Betrachtet man vergleichend dazu die Holzersetzungerscheinung von *F. velutipes* an Ahorn, so fehlen die Farbveränderungen nahezu vollkommen in der Sekundärwand (Abb. 23B). Diese bleibt, wie für eine intakte Zellwand typisch, grünlich. Kommt es zu leichten Farbveränderungen, so sind diese nicht nur auf die Hohlräume konzentriert, sondern betreffen größere Bereiche einer Zellwand. Dabei entstehen nie so deutliche Farbkontraste wie bei *A. mellea*. Auch die Hohlräume innerhalb der Zellwand sind überwiegend von anderer Gestalt, nämlich oval.

Bezieht man darüber hinaus die Holzersetzungerscheinungen von *G. frondosa* an Eiche mit ein, so fällt zunächst auf, daß das Verhältnis des Hohlraums zur verbleibenden Zellwand (radialen Strukturen) deutlich zu Gunsten des ersteren verschoben ist. Mit anderen Worten: zwischen einzelnen Hohlräumen der S₂-Schicht verbleiben nur äußerst schmale Reste der Zellwand (Abb. 23C). Auch hier wird deutlich, daß weite Bereiche der Sekundärwand v.a. aus Richtung der Mittellamelle farblich leicht ins rötlich-bräunliche verändert sind. Die Hyphen sind jedoch nie innerhalb der Zellwand zu beobachten.

3.2.10 FE-REM Studien

Mit Hilfe der Lichtmikroskopie konnten mit Ausnahme von *F. velutipes* an Ahorn, *A. gallica* an Fichte, *A. ostoyae* an Buche und *I. dryadeus* an Eiche immer wieder radiale Strukturen in Fasern und Tracheiden beobachtet werden. Zum weiteren Studium dieser wurden an Lindenproben, die mit *G. applanatum* inkubiert waren, FE-REM Studien durchgeführt.

Grundsätzlich ist ein Vergleich von lichtmikroskopisch betrachteten Zellwänden mit solchen aus dem FE-REM aufgrund der äußerst verschiedenen Auflösungskräfte sehr schwierig, denn in der Lichtmikroskopie konnte mit einer maximalen Auflösungsleistung von 1.000 gearbeitet werden, während diese bei den FE-REM Studien bis zu 15 mal so hoch waren. Damit könnten Strukturen im FE-REM erscheinen, die unter dem Lichtmikroskop gar nicht mehr zu sehen wären. Nicht zuletzt wurde aus diesem Grund ein weiteres Pilz-Wirt-Verhältnis, *F. velutipes* an Ahorn, untersucht. Bei letzterem war, wie bereits beschrieben, eine Moderfäule zu beobachten, während bei ersterem eine besondere Form der Weißfäule zu erkennen war. Diese

beiden lichtmikroskopisch deutlich zu unterscheidenden Holzzersezungen sollten zur genaueren Interpretation durch das FE-REM betrachtet werden.

FE-REM Studien an Linde inkubiert mit *Ganoderma applanatum*

In der Querschnittsbetrachtung mit einer Vergrößerung von $\times 5.000$ lassen sich deutlich die einzelnen Zellwandschichten unterscheiden (Abb. 24). Zum Lumen hin ist eine intakt erscheinende S_3 -Schicht zu erkennen, an sie angrenzend eine S_2 -Schicht, die deutliche Strukturveränderungen aufweist und daran anschließend die Mittelschicht, die direkt an intakte Zellen angrenzt.

Deutlich zu erkennen ist, daß sich die hier gezeigte Holzzersetzung auf nur einen Teil der Zellwand beschränkt und dies in unterschiedlicher Intensität. So erscheint die Sekundärwand im oberen Teil des Bildes (links) geringfügig verändert, während die Zersetzung, verfolgt man diese Zellwand weiter, im unteren Teil des Bildes am stärksten ausgeprägt ist. Außerdem läßt sich erkennen, daß die Zellwandreste in der Sekundärwand eine deutliche radiale Ausrichtung besitzen, daß heißt, in ihr bleiben Strukturen erhalten, die vorzugsweise quer zu den bereits genannten Zellwandschichten verlaufen. Schon bei dieser Vergrößerung läßt sich vermuten, daß die Zellwandreste in der Sekundärwand eine rauhe, unregelmäßige Oberfläche besitzen, aus vielen Einzelementen zusammengesetzt.



Abb. 24: Querschnittsbetrachtung von Lindenstammholz, infiziert mit *G. applanatum*. Weißer Pfeil: Große Teile der S_2 -Schicht sind abgebaut, übrig bleiben longitudinal ausgerichtete in radialer Richtung zusammenhängende Zellulosemikrofibrillen. Weißer Pfeilkopf: Die S_3 -Schicht bleibt erhalten sowie die angrenzende Mittelschicht. Schwarzer Pfeil: Nahezu unveränderte Zellwand. Schwarzer Pfeilkopf: Im Frühstadium der Zersetzung sind auch tangential verlaufende Strukturen zu erkennen.

Bei Betrachtung dieser Erscheinung mit Hilfe einer weiteren Vergrößerung (Abb. 25) lassen sich in der Sekundärwand einzelne Zellulosefibrillen ausmachen, die zusammengesetzt eine radiale Struktur bilden. Die Zellulosefibrillen erscheinen longitudinal ausgerichtet und am Ende abgerundet, wie einzelne Säulen.

Zur S₃-Schicht hin gibt es häufig eine Bündelung der Fibrillen, so daß die radialen Strukturen in diesen Zonen verdickt erscheinen, dann wie in einem Dreieck spitz zulaufen, bis sie teilweise nur noch aus einzelnen Fibrillen die Sekundärwand überspannen bis zur Mittelschicht. Ihre Anordnung erscheint dabei recht regelmäßig. Darüber hinaus lassen sich zum Teil auch in Umfangsrichtung verlaufende Strukturen erkennen, die jedoch einem dünnen Faden ähneln.



Abb. 25: Doppelt so starke Vergrößerung wie die Abb. 24. Weißer Pfeil: Gut zu erkennen sind einzelne in longitudinaler Richtung verlaufende Zellulosefibrillen, die in radialer Richtung eine erhöhte Bindungskraft besitzen. Weißer Pfeilkopf: Dazwischen sind Hohlräume entstanden.

FE-REM Studien an Ahorn inkubiert mit *Flammulina velutipes*

In der Querschnittsbetrachtung von Ahornstammholz mit einer Vergrößerung von x 8.000 lassen sich im Gegensatz zu *G. applanatum* an Linde auch in tangentialer Richtung verlaufende Hohlräume in der S₂-Schicht erkennen. Dabei bleibt zwischen diesen in tangentialer Richtung verlaufend ein Teil der Zellwand bestehen (Abb. 26; Pfeil). Ferner sind

auch in radialer Richtung verlaufende Strukturen mit einer glatten Oberfläche erkennbar (Abb. 26; Pfeilkopf). Darüber hinaus ist häufig ein teilweiser Abbau der S₃-Schicht zu beobachten. Vergleicht man diese Zellwandveränderungen mit denen der Lichtmikroskopie, so sind sie übereinstimmend, denn oft ist auch dort eine teilweise Auflösung der S₃-Schicht zu beobachten sowie eine eher tangential ausgerichtete Hohlraumbildung in der S₂-Schicht.

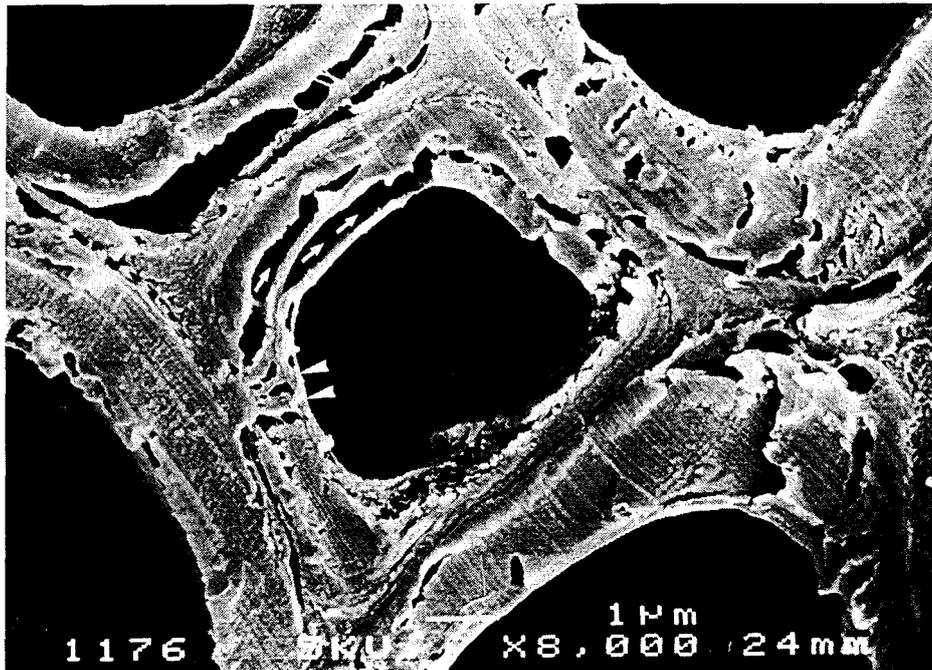


Abb. 26: Querschnittsbetrachtung von Ahornstammholz, infiziert mit *F. velutipes*. Weißer Pfeil: Hohlräume, die deutlich in tangentialer Richtung verlaufen und damit länglich oval in der Sekundärwand erscheinen und voneinander durch tangential verlaufende Zellwandreste begrenzt werden. Pfeilkopf: Radial orientierte Komplexe innerhalb der Zellwand (x 8.000).

Neben diesen tangentialen Hohlräumen, lassen sich aber auch immer wieder mehr radial orientierte Komplexe innerhalb der Zellwand beobachten (Abb. 27). Dabei ist besonders auffällig, daß größere Zellwandkomplexe in radialer Richtung erhalten bleiben als bei *G. applanatum*. Hier erscheint die Packungsdichte der Zellwandbestandteile größer bzw. verklebter, so daß keine einzelnen Fibrillen zu erkennen sind. Mit Ausnahme im Randbereich dieser Strukturen, hier scheinen sich einzelne Zellulosefibrillen hervorzuheben. Auch die Breite dieser radial verlaufenden Zellwandkomplexe ist weitaus größer als bei *G. applanatum* und entspräche bei diesen eher der räumlichen Ausbreitung der Hohlräume.

Weiterhin sehr gut erkennbar sind zahlreiche in Umfangsrichtung der Zelle verlaufende Strukturen, auch sie mit einer glatten Oberfläche.

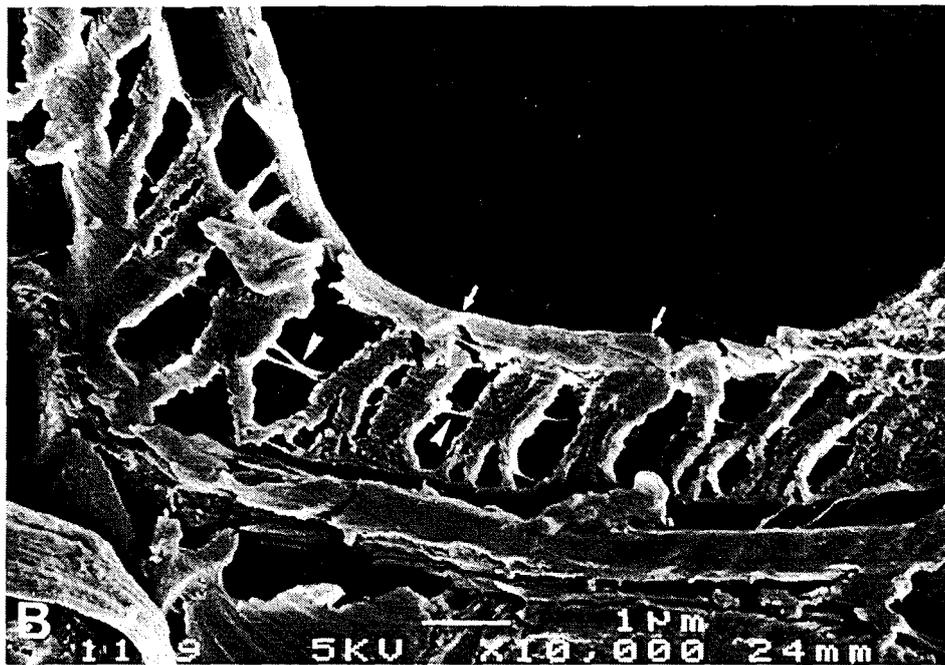
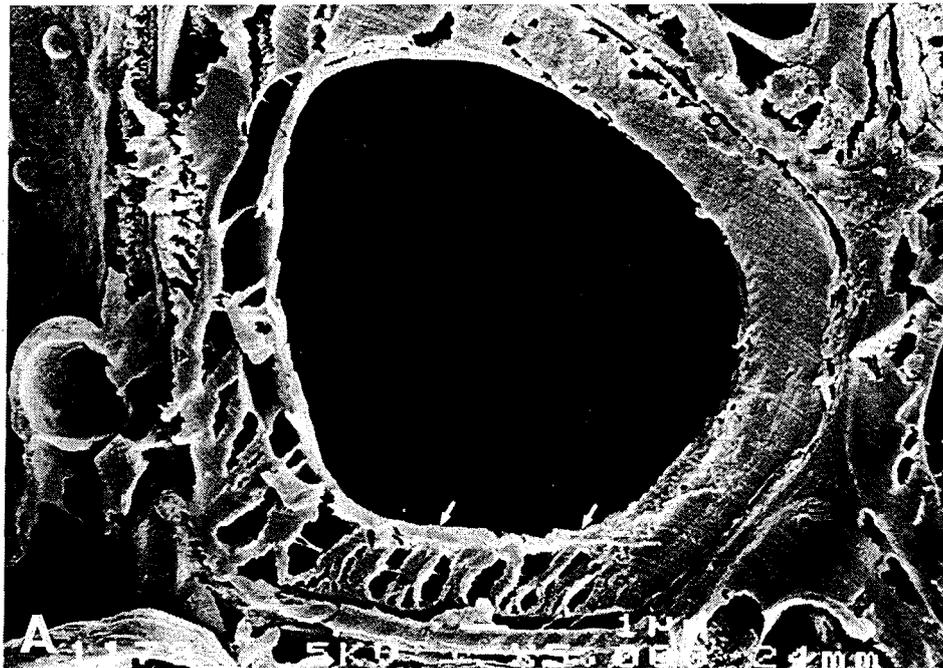


Abb. 27: Querschnittsbetrachtung von Ahornstammholz, infiziert mit *F. velutipes*. Weißer Pfeil: Größere in radialer Richtung verlaufende Komplexe innerhalb der Zellwand. Pfeilkopf: Deutlich erkennbar sind Zellwandreste, die in Umfangsrichtung der Zelle verlaufen. (A x 5.000; B x 10.000).

4. Diskussion

4.1 Diskussion der quantitativen Ergebnisse

Gewichtsverlustmessungen dienen in zahlreichen Studien als Maß für die Holzzersetzung. Dabei ist zu berücksichtigen, daß Unterschiede im Gewichtsverlust auf verschiedenste Ursachen zurückzuführen sind. Zu nennen wäre insbesondere der Wirt, der durch seine spezifische Holzanatomie, seine Rohdichte und je nach Organ unterschiedliche Gewebestruktur (Äste, Stamm, Wurzel ect.) einen immensen Einfluß auf pilzliche Abbauleistungen hat. Darüber hinaus führen aber auch die Erreger selbst, geprägt durch ihre enzymatische Ausstattung und den Einfluß von Umweltfaktoren, zu deutlich verschiedenen Abbauleistungen, unabhängig vom eingesetzten Wirt.

In dieser Arbeit stellt sich zunächst die Frage, welche Faktoren die Abbauleistungen der eingesetzten Pilze wesentlich beeinflussen. Dabei interessierten als repräsentative Parameter quantitative Unterschiede zwischen den Holzzersetzungsraten im Stamm- und Wurzelholz. Inwiefern diese durch das eingesetzte Baumorgan und den pilzlichen Erreger bedingt sind, welchen Einfluß die zunehmende Inkubationszeit besitzt und wie sich die Abbauleistungen eines Pilzes an zwei verschiedenen Wirten verhalten, wurde mit Hilfe von statistischen Tests beurteilt. Ergänzt werden diese Ergebnisse durch chemische Holzanalysen in Form der Stickstoff-, Lignin- und Zellulosebestimmung.

Beim Studium von pilzlichen Abbauleistungen sollte berücksichtigt werden, daß man bei der vergleichenden Gewichtsverlustmessung den wirklichen Masseverlust unterschätzt, denn die Myzelmasse wird bei solchen Studien im Holz mitgewogen (JONES & WORRALL, 1995). Besonders bei geringen Gewichtsverlusten kann dies zu erheblichen Fehlern führen. Beim Vergleich von Wurzel- und Stammholz innerhalb eines Pilz-Wirt-Verhältnisses, konnte nicht abschließend geklärt werden, wie sich dieser Fehler verhält.

Nachfolgend werden nach Baumarten gegliedert die Ursachen für unterschiedliche Abbauraten an Stamm- und Wurzelholz in folgender Reihenfolge diskutiert: zunächst wird in grundsätzlichen Überlegungen über Wurzel- und Stammholz dargestellt und geprüft, ob möglicher Weise die organbedingten anatomischen Unterschiede signifikante Abweichungen bei den Abbauraten nach sich ziehen. Anschließend werden andere Einflußgrößen wie Nährstoffangebot und Hemmwirkungen des Wirtes auf den besiedelnden Pilz behandelt.

Insbesondere wird dabei der Einfluß der Stickstoffkonzentration berücksichtigt. Eine nach Baumarten gegliederte Diskussion auf Basis dieser Erkenntnisse soll die Abhandlung schließen.

Bevor grundsätzliche Überlegungen über die Vorgänge an Wurzelholz angestellt werden, sollte berücksichtigt werden, daß dieser Begriff sehr weitreichend definiert werden kann, von den Feinst- bis zu den Starkwurzeln. Demzufolge ist eine allgemeine Aussage über Holzqualität und den Gehalt an Nährelementen schwierig. Nach WIELER (1891) wird Holz mit zunehmender Entfernung vom oberirdischen Stamm weitulmiger, gefäßreicher und dünnwandiger. RUSCH (1973) differenzierte diese Aussage, indem er zeigte, daß Unterschiede zwischen zerstreut- und ringporigen Hölzern existieren. So konnte er beobachten, daß sich bei der ringporigen Eiche die Gefäßweite in den Wurzeln verringert, während sie bei der zerstreutporigen Buche steigt, eine Beobachtung, die auch in der vorliegenden Studie bestätigt wurde. Diese quantitativen Unterschiede bezüglich des Holzaufbaus können grundsätzlich deutliche Dichteunterschiede zwischen Wurzel- und Stammholz bedingen, die sich ihrerseits auf pilzliche Abbauleistungen auswirken. In den vorliegenden Studien wurde mit Starkwurzeln gearbeitet, die stammnah verliefen und nach BOSSHARD (1984) Festigungsfunktionen übernehmen. Die Dichte der Wurzelholzklötzchen erwies sich an Fichte, Linde und Buche sogar etwas höher als beim dazugehörigen Stammholz. Vergleicht man diese Beobachtungen mit denen von HARTIG (1885) an Kiefer, ist sie keinesfalls als außergewöhnlich anzusehen, denn auch Hartigs Daten zeigen, daß sich die Dichte von Wurzel- und Stammholz aus bestimmten Baumregionen nicht wesentlich unterscheidet. Da sich die mutmaßliche Bedeutung der Dichte im Vorfeld der Untersuchungen abzeichnete, wurde sie als Kovariate in der Varianzanalyse berücksichtigt. Es ließ sich feststellen, daß in den vorliegenden Studien Dichteunterschiede als Einflußgröße für unterschiedliche Abbauraten bei Wurzel- und Stammholz ausscheiden.

Demzufolge müssen andere Faktoren eine Rolle spielen. Besonders naheliegend ist dabei zum einen das Nährstoffangebot des Wirtes, zum anderen aber auch seine Abwehrstoffe. In der Literatur gibt es immer wieder Hinweise auf den Zusammenhang zwischen der Ernährungsdisposition von Bäumen und den Befall durch Pilze. So zeigten ALCUBILLA et al. (1971; 1987), daß eine Überdüngung mit Stickstoff zu veränderten Konzentrationen an stickstoffreichen Verbindungen im Wurzelholz führt und diese mit einer signifikant schwächeren Abwehrreaktion gegenüber *Heterobasidion annosum* gekoppelt sind. Ferner sind

mehrere Autoren der Meinung, daß höhere Stickstoffgehalte im Holz zu höheren Abbauraten durch Pilze führen bzw. eine erhöhte Disposition für Fäulen bedingen (HUNGATE, 1940; KOLLMANN, 1951; PLATT et al. 1965; MERRILL & COWLING, 1966; GARRETT, 1970), denn Holzsubstanz gilt als stickstoffarm und Stickstoff als essentiell für lebende Organismen (COWLING & MERRILL, 1966).

Dabei wird für Holzsubstanz häufig ein Richtwert von 0,03-0,10 % angegeben, der nach Ansicht von MARTIUS (1992) zu niedrig gewählt ist, wie Angaben in verschiedenen Einzelveröffentlichungen zeigen. Bei den vorliegenden Studien lag der Durchschnittswert über alle Baumarten beim Stammholz bei 0,121 % und für das Wurzelholz bei 0,205 %. Diese Daten liegen in der Größenordnung der Ergebnisse anderer Autoren (COWLING & MERRILL, 1966; NICKEL, 1960; KELLER & NUSSBAUMER, 1993).

Beim Studium von Abbauraten in Abhängigkeit von der Stickstoffkonzentration wurde Stickstoff häufig auf Probeklötzchen künstlich appliziert. Die Verfügbarkeit für Pilze ist daher grundsätzlich anders einzuschätzen als bei in Zellwänden gebundenem Stickstoff. Denkbar wäre, daß pilzresistente Kerninhaltsstoffe den Zugang zu Stickstoffverbindungen erschweren. So stellten HÖLL et al. (1975) fest, daß der Anteil an löslichen Stickstoffverbindungen in älteren Geweben deutlich sinkt. DIETRICH (1964) sieht einen möglichen Hintergrund darin, daß es bei der Entstehung von Reifholz zu Auflagerungen von Inhaltsstoffen auf die Zellwände kommt, so daß ein Teil des Stickstoffes eingeschlossen wird. Auch DILL et al. (1984) weisen darauf hin, daß ca. 50% der Gesamtstickstoffmenge in der Ligninfraktion gebunden ist.

Betrachtet man in diesem Zusammenhang einmal die Abbauleistungen an **Eiche**, so wird deutlich, daß bei allen untersuchten Pilz-Wirt-Verhältnissen das Wurzelholz immer hochsignifikant stärker als das Stammholz abgebaut wurde. Bezüglich der Stickstoffkonzentration zeigte sich bei Eiche im Vergleich zu den anderen Baumarten der deutlichste Unterschied zwischen Stamm- und Wurzelholz, denn ersteres besaß nur ca. ein Drittel der Stickstoffkonzentration des Wurzelholzes. Jedoch ist es wahrscheinlich, daß darüber hinaus auch pilzwidrige Substanzen einen signifikanten Einfluß nehmen. Insbesondere ist über Eichenkernholz bekannt, daß Tannine eingelagert werden, die zu hoher Dauerhaftigkeit des Holzes führen (FINDLAY, 1938; RAYNER & BODDY, 1988). LYR (1960) und LYR und GRILLWALD (1962) führen in diesem Zusammenhang aus, daß die für Weißfäuleerreger typischen Enzyme Laccase und Peroxidase gegenüber giftigen Stoffen wie

Tanninen recht unempfindlich sind. Die Tannine werden jedoch durch die Komplexbildung mit gerbstoffhaltigen Substanzen vor einer Inaktivierung durch oxidierende Enzyme geschützt.

Diese Schutzwirkung mindert sich nach Ansicht der Autoren erst im Laufe der Zeit durch Alterungsprozesse, in denen diese Komplexe autooxidativ oder durch Pilze oxidiert werden. Zwar bilden auch Eichenwurzeln Kernholz, das direkt vom Stamm in sie übergeht (BÖTTCHER & LIESE, 1975), jedoch scheint es geringere Resistenzwirkung gegenüber Pilzen und damit eine andere qualitative Zusammensetzung zu besitzen. Darüber hinaus wäre denkbar, daß im Wurzelholz ein höherer Anteil an Parenchymzellen vorliegt, der den pilzlichen Abbau fördert. RUSCH (1973) zeigte in seiner Arbeit, daß in den Wurzeln höhere Parenchymanteile als im Stammholz vorliegen. Diesbezüglich ist anzumerken, daß in der vorliegenden Arbeit kein erkennbarer Unterschied im Parenchymgehalt beobachtet werden konnte, möglicherweise weil die hier untersuchten Baumarten weitaus älter waren als Ruschs Untersuchungsbäume und die Wurzeln damit größere Ähnlichkeiten mit dem Stammholz aufwiesen. Im Fall von *G. frondosa* an Eiche konnte trotz hoher Abbauraten des Wurzelholzes kein deutlicher oder bevorzugter Parenchymzellenabbau bzw. Besiedlung beobachtet werden. Damit schließt sich ein höherer Parenchymanteil im Wurzelholz als Ursache für höhere Abbauraten im Stammholz aus.

Folgt man den Ausführungen von HOPFFGARTEN (1933), so besitzt Stickstoff einen wachstumsfördernden Einfluß auf Pilze, übt diesen aber nur innerhalb bestimmter Grenzen aus. Als entscheidenden Parameter hebt der Autor insbesondere das Porenvolumen hervor. In der vorliegenden Studie erscheint das Porenvolumen der eingesetzten Klötzchen allerdings als unwesentlich aus zwei Gründen. Zum einen differierte diese Größe nicht allzu stark zwischen den einzelnen Holzproben, denn das Holz eines Organs unterschied sich nicht wesentlich in seiner Dichte. Zum andern waren die Klötzchen durch die Versuchsbedingungen gleichermaßen von Sauerstoff umgeben, so daß keine Unterschiede in der Versorgung zu vermuten waren.

Es erscheint damit wahrscheinlicher, daß der begrenzende Faktor in der Zugänglichkeit von stickstoffhaltigen Verbindungen oder anderen pilzlichen Nährstoffen liegt, wie z.B. von Kohlenhydraten. WAGENFÜHR (1989) konnte z.B. im Eichen- und Fichtenkernholz keine Stärke nachweisen. Analysen an Buchenreifholz (DIETRICH, 1964) lieferten ebenfalls keine positiven Ergebnisse. In den vorliegenden Studien wurden keine über die Zellulose

hinausreichenden Kohlenhydratanalysen durchgeführt, so daß eine Aussage über Konzentrationen nicht möglich ist.

Besonders interessante Ergebnisse bezüglich der Stickstoffkonzentrationen lieferte die **Eiche**. Ihr Wurzelholz weist die höchste Konzentration auf, auch das Stammholz besitzt im Vergleich zu den anderen Baumarten eine hohe Stickstoffkonzentration (Tabelle 5). Zwar wird Eichenstammholz nur geringfügig durch die Pilze *A. mellea*, *I. dryadeus* und *G. frondosa* abgebaut, doch führen die beiden letzteren an Wurzelholz zu hohen Abbauraten. Die Beobachtung an Eichenwurzelholz läßt zwei Schlußfolgerungen zu. Zum einen gibt es Pilzarten, wie z.B. *A. mellea*, die trotz eines offensichtlich sehr guten Nährstoffangebots nicht zu schnellen Substanzverlusten ihrer Wirte führen und damit bei hohen Stickstoffkonzentrationen nicht zwangsläufig immense Abbauraten nach sich ziehen. Es scheint, daß für *Armillaria mellea* langsame Abbauraten typisch sind, denn auch CAMPBELL (1931) konnte an Buche nach 16 Monaten nur einen Gewichtsverlust von 8,6 % feststellen, den er auf einen nahezu alleinigen Abbau der Zellulose zurückführt. Andererseits gibt es Pilzarten, wie z.B. *I. dryadeus* und *G. frondosa*, die bei einem sehr guten Stickstoffangebot, das nicht durch pilzwidrige Substanzen vor dem Abbau geschützt ist, sehr hohe Abbauleistungen erzielen können.

Betrachtet man über die künstlichen Infektionsversuche hinaus die Besiedlungsstrategien dieser drei Pilze an natürlichen Wirten, so ist für *G. frondosa* und *I. dryadeus* an Eiche bekannt, daß ersterer neben dem Wurzelsystem auch das Stammkernholz (CARTWRIGHT, 1940; GREIG & GULLIVER, 1976; ENGELS, unveröffentlicht) befällt, während letzterer nur unterirdisch in den Wurzeln anzutreffen ist (LONG, 1913) bzw. nach JAHN (1990; ENGELS, unveröffentlicht) nur im unteren Stammteil vorkommt. Die in der vorliegenden Studie ermittelten Gewichtsverluste an künstlich infiziertem Eichenstammholz lassen diesbezüglich keine klaren Schlußfolgerungen zu. Zwar baut *G. frondosa* das Eichenstammholz stärker als *I. dryadeus* und *A. mellea* ab, jedoch nicht in einem solchem Maße, daß sich eine Begründung dafür ableiten ließe, warum offensichtlich in der Natur eine Pilzart wie *G. frondosa* neben weitreichenden Wurzelersetzungen auch ins Stammholz vordringt, während *I. dryadeus* in den Wurzeln verweilt. Denkbar wäre, daß sich *G. frondosa* mit zunehmender Alterung des Kernholzes weitreichende Stammholzanteile erschließen kann, eine Fähigkeit, die *I. dryadeus* möglicherweise nicht besitzt. Darüber hinaus wäre auch denkbar, daß *G. frondosa* in Assoziation mit einer anderen Pilzart, wie z.B. *Fistulina hepatica* (Schaett.: Fr.) vorkommt, die ihrerseits den Weg für *G. frondosa* bereitet. So vermutet GARRETT (1970), daß *Phaeolus*

schweinitzii (Fr.) Pat. über Wurzeln in seinen Wirt eindringt, die vorab durch *Armillaria mellea* befallen wurden. Bezüglich *G. frondosa* konnten SCHWARZE und ENGELS (unveröffentlicht), häufiger ein gemeinsames Auftreten mit *F. hepatica* beobachten.

Daraus wird deutlich, daß die Zusammenhänge zwischen der Besiedlungsstrategie eines Pilzes und den Eigenschaften seines Wirtes ausgesprochen komplex sind und künstlich angelegte Infektionsversuche nur bedingt Schlußfolgerungen zulassen.

Beim **Buchenholz** konnte bis auf *I. dryadeus* ebenso ein signifikant stärkerer Abbau des Wurzelholzes im Vergleich zum Stammholz beobachtet werden, verursacht durch die Pilze *G. applanatum*, *A. ostoyae* und *P. squarrosa*.

Prüft man dieses Ergebnis hinsichtlich der Stickstoffkonzentrationen in den einzelnen Baumorganen, fällt auf, daß sich Wurzel- und Stammholz nicht wesentlich unterscheiden. So liegt der Anteil des Stammholzstickstoffs bei 83,7 % des Wurzelholzstickstoffs. Es erscheint unwahrscheinlich, daß dieser geringe Unterschied signifikant voneinander abweichende Abbauleistungen nach sich zieht. Diese sind vielmehr auf unterschiedliche Konzentrationen von Kohlenhydraten bzw. auf pilzwidrige Substanzen zurückzuführen.

Die Abbauleistungen von *I. dryadeus* sind an Buche sehr gering (unter 10 %) und unterscheiden sich nicht signifikant zwischen Wurzel- und Stammholz. Im Zusammenhang damit muß erwähnt werden, daß der Tropfende Schillerporling in der europäischen Literatur mit einem sehr begrenzten Wirtsspektrum an alten und auf ungünstigem Substrat stockenden Eichen beschrieben wird (SINCLAIR et al. 1987). Dies ist als Hinweis darauf zu werten, daß das Wirtsspektrum den entscheidenden Einfluß auf pilzliche Abbauleistungen ausübt, unabhängig vom jeweiligen Nährstoffangebot.

Schließlich führt *G. applanatum* zu hohen Abbauraten in einer begrenzten Inkubationszeit. Diese verursacht er sowohl an Stamm- als auch an Wurzelholz, allerdings auf unterschiedlichem Niveau und hebt sich damit deutlich von den anderen Pilzen an Buchenholz ab. Vergleicht man die Abbauraten mit denen der Literatur, zeigt sich, daß ADASKAVEG et al. (1990) bei Versuchen mit der Gattung *Ganoderma* ähnlich hohe Abbauleistungen an Eichenholz beobachteten.

Beim **Fichtenholz** konnten in der vorliegenden Studie nie Abbauraten über 10 % beobachtet werden. Dies könnte zum einen auf die eingesetzten Pilze zurückgeführt werden bzw. auch im Substrat begründet sein. An Fichte wurde überwiegend mit der Gattung *Armillaria* gearbeitet, die, wie schon *A. mellea* an Eiche zeigte, insgesamt eine eher langsame Holzersetzung

bedingt. Nur *A. ostoyae* an Buche und *A. gallica* an Ahorn erzeugen Abbauraten zwischen 10-20 %. Alle hier untersuchten Arten der Gattung *Armillaria* führten zu signifikant stärkeren Abbauraten beim Fichtenwurzelholz. Problematisch erscheint bei der Diskussion dieser Daten, daß keine Abbauleistungen an Stammholz durch *A. mellea* in allen Inkubationszeiten und bei *A. gallica* und *A. ostoyae* in der ersten Inkubationszeit zu ermitteln waren. Bei den beiden letzteren betrug diese auch nach 12 und 18 Wochen nur ca. 2 %. Bezüglich des Wurzelholzes konnten dagegen deutlichere Abbauraten ermittelt bzw. auch Strukturveränderungen im Holz beobachtet werden. Betrachtet man in diesem Zusammenhang einmal die Stickstoffkonzentration des Fichtenstammholzes, so ist sie mit Abstand die geringste (Tabelle 5). Der Unterschied zwischen Stamm- und Wurzelholz liegt dabei bei ca. 2:3 und erweist sich günstiger als beim stärker zersetzten Ahornholz. Berücksichtigt man aber außerdem, daß darüber hinaus auch keine Stärke in Fichtenreifholz nachgewiesen werden konnte (WAGENFÜHR, 1989), erscheint es plausibel, daß die Ernährungsbasis des Stammholzes für die inokulierten Pilze, die Holzsubstanz zudem nur langsam abbauen, derart gemindert war, daß kaum eine Besiedlung stattfand. Folgt man in diesem Zusammenhang Beobachtungen von SHIGO und TIPPETT (1981) an natürlich infizierten Baumarten (*Picea rubens* (Sarg.) und *Abies balsamea* (L.) Miller), so zeigte sich auch dort, daß *A. mellea* zentrale Wurzelbereiche und den Stamm nur dann besiedelte, wenn diese nicht verkernert waren. Die betreffenden Bereiche wurden durch die Autoren anhand der Verfärbung festgelegt. *Picea abies* weist dagegen keine farblichen Unterschiede zwischen Kern- und Splintholz auf (GROSSER, 1977), dürfte nach den Studien von BÖTTCHER und LIESE (1975) jedoch auch Kernholz in bestimmten Wurzeln bilden. Wie für das Eichenholz ausgeführt scheint diese Art von Kernholz jedoch geringere Hemmwirkungen auf Pilze auszuüben und eine günstigere Ernährungsbasis zu liefern.

Pholiota squarrosa zeigte dagegen keine statistisch ermittelbaren Unterschiede beim Abbau von Fichtenwurzel- und Stammholz. Dieses Verhalten läßt sich nur durch eine höhere Toleranz gegenüber verkernenden Stoffen erklären.

Auch an **Ahorn** ist das Ergebnis nicht einheitlich. Während *F. velutipes* keine signifikant verschiedenen Abbauleistungen an Wurzel- und Stammholz verursacht, sind diese bei *A. gallica* festzustellen.

Bei *F. velutipes* scheint dieses Ergebnis auf die verursachte Moderfäule zurückführbar zu sein. Durch das Wachstum der Pilze innerhalb der Sekundärwand, den Zellulosefibrillen folgend, erscheint es durchaus plausibel, daß es keine Unterschiede in den Abbauleistungen von

Wurzel- und Stammholz gibt, da sich der Pilz durch sein Wachstum entlang der Zellulosefibrillen unterschiedlichen Bedingungen im Substrat entziehen kann.

Im Gegensatz zu den anderen erläuterten Baumarten zeigte sich an **Linde**, daß es in der Mehrzahl der Untersuchungen nicht zu quantitativen Unterschieden in der Abbauleistung von Wurzel- und Stammholz kommt (*F. velutipes* und *G. frondosa*). Nur bei *G. applanatum* ist ein signifikanter Unterschied festzustellen.

Die Stickstoffanalysen des Lindenholzes wiesen sowohl für Wurzel- als auch Stammholz hohe Konzentrationen auf, wobei insbesondere das Stammholz mindestens doppelt so hohe Stickstoffgehalte wie das der anderen Baumarten besitzt. Dies läßt vermuten, daß im Stammholz eine äußerst günstige Ernährungssituation für alle untersuchten Pilze existiert. Der signifikante Unterschied im Abbauverhalten durch *G. applanatum* könnte in der physiologischen Fähigkeit dieses Pilzes begründet sein, schnell und weitreichend Holzersetzung zu verursachen, während die anderen Pilzarten möglicher Weise selbst ein etwas günstigeres Substrat wie das Wurzelholz nicht weiter ausschöpfen konnten.

Aufgrund der vielfältigen Ergebnisse kann hier nicht abschließend geklärt werden, wie signifikant der Stickstoffgehalt auf das Abbauverhalten von Pilzen wirkt. Es existieren aber einige Beobachtungen, die darauf hinweisen, daß Stickstoff im Rahmen von vielen anderen Faktoren einen Einfluß auf den Grad der Holzersetzung besitzt. Denkbar sind Erklärungsansätze wie leichter erschließbare Eintrittspforten und eine Holzstruktur, die weiträumiger und leichter abbaubar erwächst. Ferner könnten sich die Chancen erhöhen, daß ein geringeres Inokulumpotential der Pilze für eine erfolgreiche Etablierung im Substrat ausreicht oder daß Bäume schneller Alterungsprozessen unterworfen werden.

Insbesondere scheinen diese Studien darauf hinzuweisen, daß bei hohen Stickstoffkonzentrationen, sofern sie nicht durch pilzwidrige Substanzen geschützt werden und es sich um das natürliche Wirtsspektrum handelt, bei der überwiegenden Anzahl von Pilzen sehr hohe Abbauleistungen erzielt werden. In diesem Fall scheint die spezifische Abbaugeschwindigkeit einzelner Pilze als allein begrenzender Faktor zu wirken.

Insbesondere im Stadtbereich kann es nach Untersuchungen von BALDER (1994) zu sehr starken Stickstoffanreicherungen im Unterboden durch Hundeurin kommen. Eine Situation, die aufgrund der Ergebnisse eher als wachstumsfördernd als -hemmend für wurzelbürtige Pilze angesehen werden muß.

Über diese Untersuchungen hinaus wurde außerdem geprüft, welchen Einfluß die **Inkubationszeit** auf die Abbauleistungen ausübt. Mit Ausnahme von *I. dryadeus* an Buche ließ sich bei allen untersuchten Pilz-Wirt-Verhältnissen zeigen, daß mit zunehmender Inkubationszeit signifikant mehr Holzsubstanz abgebaut wird. Das bedeutet, daß das Arbeiten mit mehreren Inkubationszeiten nicht mehr Informationen liefert. Aus Sicht von Holzersetzungstudien erscheint es dagegen jedoch sinnvoll, mit zwei verschiedenen Zeiten zu arbeiten, um sowohl Früh- als auch Spätstadien der Holzersetzung zu erfassen. Darüber hinaus führt ein Mehraufwand nicht zu weiterreichenden Ergebnissen.

Veränderungen in der Substanzmenge und -zusammensetzung eines Holzkörpers führen erwartungsgemäß zu Auswirkungen auf andere Faktoren. Diese kann insbesondere die Feuchtigkeitskonzentration sein, die als wichtiger Einflußfaktor für pilzliche Abbauleistungen gilt. Nachfolgend werden deshalb zum einen Rahmenbedingungen erläutert, bei denen Holzsetzungen zu beobachten waren, zum anderen mögliche Rückkopplungseffekte diskutiert.

Bei der Sichtung der Literatur in Bezug auf die Bedeutung der **Feuchtigkeitsgehalte** in Abhängigkeit vom Gewichtsverlust läßt sich grundsätzlich feststellen, daß für pilzliches Wachstum zwar eine Untergrenze der Feuchtigkeitskonzentration angegeben wird, jedoch keine Obergrenze. AMMER (1963) definiert die untere Grenze für pilzliches Wachstum mit ca. 30 %. Bezüglich der Obergrenze existieren in der Literatur keine konkreten Angaben, weshalb immer wieder stark differierende Feuchtigkeitsangaben in Zusammenhang mit pilzlichen Abbauprozessen festzustellen sind. AMMER (1964) weist in diesem Zusammenhang auf einen ökologischen Spielraum hin, der sich nach BÖTTCHER und LIESE (1975) in Bereichen bis maximal 200 % bewegt. Jüngere Studien von SCHUMACHER und GROSSER (1995) zeigten auch bei berechneten Fichtenpoltern bei einer Holzfeuchtigkeit von ca. 250 % einen Befall. Diese Beobachtung deckt sich mit den Ergebnissen von METZLER (1994), der einen Hallimaschbefall an wassergesättigtem Holz nachweisen konnte, wobei der Hallimasch offensichtlich radiale Kanäle bildet, um mit der Außenluft in Kontakt zu stehen. Auch Studien von SCHMIDT et al. (1996) machen deutlich, daß Holzsetzungen von *Physisporinus vitreus* noch bei bis zu 320 % Feuchtigkeit diagnostiziert werden können.

In den vorliegenden Studien konnten oft ähnlich hohe bzw. auch darüber liegende Feuchtigkeiten ermittelt werden, bis zu ca. 450 % an Lindenholz. Vergleicht man diese mit

den Werten der untersuchten Baumarten der anderen Autoren, erscheinen sie aufgrund der ausgeprägten Weitlumigkeit der Linde durchaus plausibel. Wichtig scheint in diesem Zusammenhang nur zu sein, daß Pilze die Möglichkeit besitzen sollten, sich mit Sauerstoff zu versorgen bzw. in Kontakt zu treten.

Es zeigte sich für alle Pilz-Wirt-Verhältnisse mit **hohen Gewichtsverlusten**, daß ein signifikanter Zusammenhang zwischen steigendem Gewichtsverlust und steigenden Feuchtigkeitskonzentrationen im Holz existiert (Kap. 3.1.3), mit Ausnahme von *F. velutipes* an Linde. Damit bewirken die Pilze über die zunehmende Holzzersetzung eine höhere Sorption von Wasser im Holz. Im Vergleich zu diesen Ergebnissen konnten AMMER (1963) und SCHWARZE (1995) an braunfaulem Holz zeigen, daß es mit zunehmender Zersetzung seine Wasseraufnahmefähigkeit verliert. Da bei braunfaulem Holz kein Lignin abgebaut bzw. nur leicht modifiziert wird, müßte die steigende Aufnahme von Wasser bei den Weißfäuleerregern in engem Zusammenhang mit einem deutlichen Ligninabbau stehen bzw. mit einer gesteigerten Sorptionsfähigkeit von Zellulose.

Für Wurzelholz ließ sich nachweislich ein Ligninabbau für alle in die Gruppe mit hohen Gewichtsverlusten fallenden Pilze ermitteln (Tabelle 4, 5). Auch *F. velutipes* weist an Linde neben einem Zelluloseabbau auch einen Ligninabbau auf, jedoch kommt es zu keinem signifikanten Zusammenhang von Gewichtsverlust und Feuchtigkeit. Berücksichtigt man in diesem Zusammenhang, daß *F. velutipes* jedoch deutlich stärker Zellulose abbaut als Lignin (Kap. 3.1.5), würde diese Holzzersetzung mehr einer Braunfäule ähneln. Konsequenterweise dürfte dann auch kein signifikantes Ansteigen der Feuchtigkeit mit zunehmenden Gewichtsverlust ermittelbar sein. Seine geringere Neigung zum Ligninabbau deckt sich auch mit Angaben der Literatur, denn allgemein wird das lignolytische Potential von *F. velutipes* als sehr gering eingeschätzt (LYR & ZIEGLER, 1959).

Inonotus dryadeus weist an Eichenstammholz einen signifikanten Zusammenhang auf zwischen steigendem Gewichtsverlust und steigender Feuchtigkeitskonzentration, wobei die Abbauleistungen in die Gruppe < 10% einzuordnen sind. Das bedeutet, daß auch bei geringen Abbauraten durchaus Zusammenhänge mit Feuchtigkeitsveränderungen bestehen können. Jedoch scheinen die vorliegenden Studien zu zeigen, daß geringe Abbauleistungen gewöhnlich nicht mit Veränderungen der Holzfeuchtigkeit einhergehen, was durchaus plausibel ist. Schließlich handelt es sich manchmal nur um Gewichtsunterschiede von ein bis zwei Prozent. In diesem Zusammenhang sollte außerdem berücksichtigt werden, daß durch

die Holzautoklavierung ein nicht definierbarer Einfluß auf die Feuchtigkeitsverhältnisse ausgeübt wurde, der insbesondere bei den geringeren Abbauraten zu größeren Fehlern führt.

Bei drei Pilz-Wirt-Kombinationen konnte ein signifikanter Zusammenhang von steigender Abbaurate und steigender Holzfeuchtigkeit innerhalb nur eines Organs festgestellt werden: für *A. gallica* an Ahornwurzelholz, *P. squarrosa* an Buchenwurzelholz und *F. velutipes* an Ahornstammholz. Betrachtet man in diesem Zusammenhang einmal die Lignin- und Zelluloseanalysen, so zeigt sich für das Wurzelholz, daß bei den Beispielen im wesentlichen nur ein Zelluloseabbau ermittelbar war, wohingegen, folgt man den obigen Ausführungen, ein deutlicher Ligninabbau zu erwarten gewesen wäre.

Bei den beteiligten Pilzen *A. gallica* und *P. squarrosa* wäre denkbar, daß die Analysen den Ligninabbau im Wurzelholz unterschätzen. So wurde möglicherweise im Gegensatz zum Stammholz mehr Lignin abgebaut mit der Folge, daß eine Beziehung zwischen steigendem Gewichtsverlust und Feuchtigkeit noch zu beobachten war. Im Stammholz war der Ligninabbau aufgrund schwerer Zugänglichkeit derart gemindert, daß es zu keiner steigenden Wasseradsorption im Holzkörper kam.

4.2 Diskussion der Ergebnisse der Lichtmikroskopie und Feldemissionen-Rasterelektronenmikroskopie sowie der Beobachtungen ausgewählter Feldstudien

Wie im vorangegangenen Kapitel aufgezeigt, können beim Abbau von Wurzel- und Stammholz Effekte quantitativer Natur beobachtet werden. Inwiefern es auch zu qualitativen Effekten kommt, soll nachfolgend auf Basis lichtmikroskopischer Studien erörtert werden.

In der Vergangenheit konnte unabhängig von der Holzanatomie ein vorrangiger Abbau bestimmter Zellwandschichten durch Pilze beobachtet werden (HARTIG, 1878; LIESE, 1970; BLANCHETTE, 1984b). Auf Grundlage des beobachtbaren Abbauverhaltens von Pilzen in Verbindung mit chemischen Analysen erfolgte eine Einteilung der Pilze in die Gruppen der Weiß-, Braun- und Moderfäuleerreger. Inwiefern die hier untersuchten Pilze von dieser klassischen Einteilung in die genannten Fäulegruppen abweichen, soll nachfolgend diskutiert werden. Dabei wird zunächst auf die Holzzersetzungsmuster eingegangen, bei denen es zur Bildung von Hohlräumen und zur Hervorhebung von radialen Strukturen in der Zellwand kommt. Da die Hohlräume in ihrer Ontogenese deutlich von einer Moderfäule abweichen und darüber hinaus auch für Weißfäuleerreger bislang nicht beschrieben wurden, sollen sie näher erörtert werden. Weiterhin wird über moderfäuleartige Holzzersetzungsmuster diskutiert, die durch das Wachstum von Hyphen in der Sekundärwand hervorgerufen werden. Insbesondere wird dabei auf die Fähigkeit von Basidiomyceten, Moderfäulen zu verursachen, eingegangen. Daran schließt sich eine nach Baumarten gegliederte Diskussion besonders auffälliger Holzzersetzungserscheinungen an sowie deren Prüfung hinsichtlich ihrer Übereinstimmung mit den gewonnenen Analysedaten. Im darauf folgenden Abschnitt werden die im Labor gewonnenen Ergebnisse dieser Arbeit mit empirisch ermittelten Erkenntnissen aus Feldstudien verglichen und hinsichtlich der Besiedlung des untersuchten wurzelbürtigen Pilzes diskutiert.

Abschließend wird geprüft, welche Rückschlüsse die beobachteten Holzzersetzungsmuster auf den Zellwandaufbau zulassen.

Holzzersetzungsmuster, die zur Hervorhebung von radialen Strukturen in der Zellwand führen

Die Holzzersetzungen von *F. velutipes* an Linde, *G. applanatum* an Linde und Buche, *G. frondosa* an Eiche und Linde, *A. ostoyae* an Fichte, *P. squarrosa* an Fichte und Buche, *A. mellea* an Fichte, Ahorn und Eiche und *A. gallica* an Ahorn führen zur Hervorhebung von radialen Strukturen in der Sekundärwand (S_2) von Libriformfasern und Fasertracheiden. Dabei werden die einzelnen radialen Strukturen seitlich durch Hohlräume begrenzt. Auch bei der Moderfäule (SCHACHT, 1863; SAVORY, 1954) kommt es zur Entstehung von Hohlräumen in der Sekundärwand, diese unterscheiden sich lichtmikroskopisch jedoch deutlich voneinander. Um die neuen Beobachtungen in den aktuellen Kenntnisstand einordnen zu können, wird hier zunächst auf die bekannten Einzelheiten von Weiß- und Moderfäuleerregern eingegangen.

Eine *Moderfäule* entsteht durch das Wachstum der Hyphen innerhalb der Sekundärwand, verbunden mit der Bildung von Kavernen (HALE & EATON, 1985a,b; ERIKSSON et al. 1990). Innerhalb der Zellwand lassen sich dabei typische Verzweigungsmuster der Hyphen in Form der T-Verzweigung und L-Abzweigung (T-branching; L-bending) beobachten (BAILEY & VESTAL, 1937; CARTWRIGHT & FINDLAY, 1958; COURTOIS, 1963).

In der vorliegenden Studie konnte die Bildung von Hohlräumen in der Sekundärwand nicht auf ein Wachstum der Pilzhypen innerhalb dieser zurückgeführt werden, da die Hyphen im Lumen oder in der Mittelschicht wuchsen und von dort die Sekundärwand abbauten. Außerdem war nie eine T-Verzweigung oder L-Abzweigung zu beobachten. Statt dessen wurde die Sekundärwand von im Lumen liegenden Hyphen weitestgehend delignifiziert.

Das Phänomen eines bevorzugten Ligninabbaus ist für die *Weißfäule* allgemein bekannt und in zahlreichen Veröffentlichungen beschrieben (MEIER, 1955; LIESE & SCHMID, 1966; LIESE, 1970; BLANCHETTE, 1980, 1984a,b; AUFSESS et al. 1968; SCHWARZE, 1995). Im Gegensatz zu diesen wurde hier jedoch die neue Beobachtung gemacht, daß die betroffenen Zellwandpartien zunächst delignifiziert und später gänzlich abgebaut wurden, so daß Hohlräume zurückblieben, wobei die S_3 -Schicht erhalten bleibt. Damit müssen vom Pilz Substanzen ausgeschieden werden, die zum einen die S_3 -Schicht überwinden und zum anderen über eine größere Entfernung einen Zellwandabbau ermöglichen. Betrachtet man in diesem Zusammenhang einmal die Durchlässigkeit der S_3 -Schicht für Moleküle, so wird deutlich, daß diese für Enzyme nur bedingt existiert, wobei es wirtsspezifische Unterschiede gibt (FLOURNOY et al. 1991). SCHMIDT (1994) gibt aufgrund von Literaturstudien

Größenordnungen für Poren von i.d.R. 0,5-4 nm an. Für wichtige Enzyme des Ligninabbaus wie Ligninperoxidasen sind sie deshalb zu klein, um durchdrungen werden zu können (BLANCHETTE et al. 1989). Auch für Zellulasen, die nach MURMANIS et al. (1987) eine Größe von ca. 8 nm besitzen, ist ein Durchdringen der Zellwand wahrscheinlich nicht möglich.

Gewöhnlich wird bei der Weißfäule ein Zellwandabbau durch extrazelluläre Enzyme in unmittelbarer Hyphennähe als charakteristisch bezeichnet (BLANCHETTE et al. 1987; RUEL et al. 1981), während es für Braunfäulen als typisch gilt, daß niedermolekulare und nichtenzymatische Stoffe den Zellwandabbau initiieren (GREEN et al. 1991; MURMANIS et al. 1978). Es gibt jedoch auch für Weißfäuleerreger Hinweise in der Literatur, daß es zur Produktion von Substanzen im Lumen liegender Hyphen kommt, die die S₃-Schicht überwinden. So konnten NILSSON und DANIEL (1983) an Studien mit *Schizophyllum commune* (Fr.: Fr.) im Lichtmikroskop beobachten, daß die S₃-Schicht auch im Spätstadium der Holzersetzung bestehen bleibt. In ihren T.E.M. Untersuchungen ließ sich darüber hinaus aber schon eine teilweise Zerstörung bzw. Erhöhung der Porosität der S₃-Schicht beobachten. Ihre wahrscheinlichste Hypothese zu diesem Phänomen ist, daß Enzyme die Zellwand nur lokal auflösen, bis sie auf Schwächezonen innerhalb der Zellwand treffen. MURMANIS et al. (1984) vermuten an Studien mit *G. applanatum*, daß ein vorenzymatisches System das Durchdringen der Zellwand ermöglicht. KEILICH et al. (1970) konkretisieren, daß möglicher Weise Hydrolasen eine wichtige Rolle zufällt, die Zugänglichkeit der Polysaccharide zu ermöglichen. Dies zeigt, daß es in der Literatur zahlreiche Ansichten gibt, wie die S₃-Schicht von Substanzen überwunden werden kann, und daß diese Möglichkeit prinzipiell, in welcher Form auch immer, den Weißfäuleerregern auch zur Verfügung steht.

Berücksichtigt man in diesem Kontext außerdem die gemessenen Feuchtigkeitskonzentrationen im zersetzten Holz, so waren diese gewöhnlich sehr hoch. Ein feuchtes Milieu erscheint durchaus plausibel, da die weitreichende Hohlrumbaue nicht durch darin liegende Hyphen, sondern durch weiter diffundierende Substanzen verursacht wird. Die Hyphen selbst liegen im Lumen auf der S₃-Schicht und bilden im Kontakt zu dieser häufig eine schleimige Hyphenoberfläche (MURMANIS et al. 1984).

Holzzersetzungsmuster, die moderfäuleartige Erscheinungen in der Sekundärwand hervorrufen

Neben dem oben genannten Holzzersetzungsmuster konnten noch weitere beobachtet werden, insbesondere an Ahorn durch *F. velutipes* und *A. mellea*. Auffällig war bei beiden Pilzen ein bevorzugter Abbau der IZH-Bereiche, der zu einer deutlichen Musterung des betrachteten Ahornquerschnitts führte. Ursächlich dafür könnte der geringere Lignifizierungsgrad dieser Bereiche sein. Sowohl *F. velutipes* an künstlich infiziertem Holz als auch *A. mellea* an natürlich infiziertem Holz verursachen dabei moderfäuleartige Erscheinungen, die sich jedoch voneinander unterscheiden.

Grundsätzlich werden beide Pilze als Weißfäuleerreger klassifiziert, wobei *F. velutipes* in Studien von NILSSON und DANIEL (1988) charakteristische Erscheinungen einer Moderfäule hervorruft. Diese Beobachtung deckt sich mit den Ergebnissen an Ahorn, jedoch nicht mit denen an Linde, wo kein Hyphenwachstum innerhalb der Zellwand stattfand, sondern nur eine weitreichende Hohlraumbildung.

Für *A. mellea* ist die Fähigkeit, eine Moderfäule zu verursachen, in diesem Jahrhundert nicht erwähnt worden. Ausschließlich HARTIG (1878) beschreibt diese Möglichkeit bereits. Obgleich in der vorliegenden Arbeit unter kontrollierten Bedingungen keine Moderfäule beobachtet werden konnte, sprechen einige Hinweise dafür, daß dieser Pilz am natürlich infiziertem Bergahorn das Holzzersetzungsmuster der Moderfäule allein verursacht hat. So konnte nur *A. mellea* aus dem Holz isoliert werden und dies stetig. Außerdem decken sich die Beobachtungen mit denen von Hartig. Darüber hinaus konnten auch für andere Basidiomyceten an natürlich und/oder künstlich infiziertem Holz moderfäuleartige Erscheinungen beobachtet werden. Dies zeigte SCHWARZE (1995) an Studien mit *Inonotus hispidus* (Fr.) Karst. an Platanenholz. Ergänzend ist auf die in der vorliegenden Arbeit mit *I. dryadeus* an natürlich und künstlich infiziertem Eichenholz erzielten Ergebnisse hinzuweisen. Damit wird deutlich, daß die Fähigkeit von Hyphen, in der Sekundärwand zu wachsen, nicht nur allein auf Ascomyceten und Deuteromyceten beschränkt ist.

Interessanter Weise kommt CAMPBELL (1931) bei Studien über *Armillaria mellea* anhand von Gewichtsverlustmessungen und chemischen Analysen zu dem Schluß, daß dieser Pilz auch charakteristische Eigenschaften einer Braunfäule besitzt. Er begründet dies durch den ausgesprochen schwachen Ligninabbau, der typisch für Braunfäuleerreger ist. Da die veränderte Holzsubstanz jedoch eine geringe Alkalilöslichkeit besitzt, ist er der Meinung, daß diese Holzzersetzung einer Weißfäule zuzurechnen ist. Denkt man bei dieser

Fäulecharakterisierung allerdings nicht nur an eine Ähnlichkeit zur Braunfäule, sondern auch an eine Moderfäule, so sind hier ebenso Gemeinsamkeiten zu erkennen. Parallelitäten bestehen zum einen in der Alkalilöslichkeit, hier ähneln sich Weiß- und Moderfäule (ARMSTRONG & SAVORY, 1959; SEIFERT, 1968). Zum anderen ist der geringe Ligninabbau zu nennen, der durch das Wachstum der Hyphen innerhalb der Sekundärwand entlang der Zellulosefibrillen erklärbar ist. Damit lassen sich Campbells Beobachtungen ebenso auf eine durch *A. mellea* verursachte Moderfäule hin deuten.

In der vorliegenden Studie zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen *F. velutipes* und *A. mellea* an Ahorn in ihrem Einfluß auf die an den Hohlraum angrenzende Zellwand. Bei ersterem bleibt dieser Bereich unverfärbt, während bei letzterem eine kreisrunde, hofförmige Zellwandverfärbung zu beobachten ist. In der Acridinorangefärbung erscheinen diese Bereiche anstatt grün deutlich rötlich-bräunlich und sollen nachfolgend bewertet werden.

FUKAZAWA et al. (1976) führten an Studien mit *Coriollus versicolor* eine solche Farbveränderung von gelb-grün zu rot nicht auf einen Ligninabbau zurück, da sie keinen solchen mit der U.V. Mikroskopie feststellen konnten. Sie vermuten deshalb, daß in diesen Bereichen ein Abbau von Polysacchariden oder ein Freiwerden von Lignin stattfindet. Auch die vorliegende Studie bleibt dieser Frage eine Antwort schuldig, wobei es aber als sehr wahrscheinlich angesehen wird, daß die Zellwandverfärbung auch im Zusammenhang mit Veränderungen im Lignifizierungsgrad stehen. So besitzt *F. velutipes* ein geringes lignolytisches Potential (LYR & ZIEGLER, 1959) und kann diese Farbänderung nicht hervorrufen, wohingegen für *A. mellea* kein eingeschränktes lignolytisches Potential beschrieben wird und solche Zellwandverfärbungen zu beobachten sind. Auch der Basidiomycet *Inonotus hispidus* an Esche führt zur Verfärbung der Zellwand angrenzend zur Hohlraumbildung (SCHWARZE, 1995), ebenso *I. dryadeus* an Eiche (Abb. 21) und *Fomes annosum* (Fr.) Cooke. an Fichte (AUFSESS, 1974). Für diese Pilze, die als Weißfäuleerreger klassifiziert sind, wird keine Einschränkung bezüglich ihres Ligninabbauvermögens beschrieben.

Unter Pilzen, die aus der Gruppe der Ascomyceten und Deuteromyceten stammen, scheint dagegen gewöhnlich keine farbliche Änderung der Zellwand angrenzend zu den gebildeten Hohlräumen einzutreten. So zeigen weder die Aufnahmen von SCHWARZE (1995) an mit *Ustulina deusta* infizierter Buche Zellwandverfärbungen, noch Schnitte von *Chaetomium globosum* an einem Rieselbrett aus einem Kühlturm (SCHMIDT, 1994). Auch AUFSESS

(1974) ist der Meinung, daß bei Moder- und Braunfäulen keine deutliche Hofbildung auftritt. In diesem Zusammenhang ist erwähnenswert, daß Aufsess die Fähigkeit, Moderfäulen zu verursachen, allein Pilzen aus den Gruppen der Ascomyceten und Deuteromyceten zuspricht, da zu dem damaligen Zeitpunkt noch nicht bekannt war, daß auch Basidiomyceten dazu befähigt sind, wie SCHWARZE (1995) erstmals auch an natürlich infiziertem Holz zeigen konnte.

So wird über Moderfäuleerreger (Ascomyceten und Deuteromyceten) berichtet, daß sie auf Lignin einen ähnlichen Einfluß wie Braunfäuleerreger ausüben (LEVI & PRESTON, 1965; ESLYN et al. 1975). Durch die Holzzersetzung wird Lignin demethyliert, dadurch nimmt der Methoxylgehalt ab und das Lignin wird säurelöslicher als jenes in gesundem Holz (LEVI & PRESTON, 1965). Es erscheint daher plausibel, daß es zu unterschiedlichen chemischen Veränderungen des Lignins in der Zellwand kommt, die sich in spezifischen Farben in der Zellwand niederschlagen. Es ist dagegen unwahrscheinlich, daß gar kein Ligninabbau stattfindet, denn das Ausmaß der Hohlräume in der Sekundärwand ist zu groß, als daß im fortgeschrittenen Stadium nur Zellulose und/oder Hemizellulose abgebaut würde. Auch für Moderfäuleerreger ist ein Ligninabbau nicht ausgeschlossen, dieser scheint aber stets mit einem entsprechenden Kohlenhydratabbau verbunden zu sein und im späten Zersetzungsstadium zu erfolgen (SAVORY & PINION, 1958).

Ähnlich wie auch CAMPBELL (1931) an *A. mellea* interpretieren LYR und ZIEGLER (1959) an Studien mit *F. velutipes* dessen geringe Ligninabbaufähigkeit dahingehend, daß der Pilz mit der Zeit stärker zu einer Braunfäule tendiert. Auch hier scheinen die vorliegenden Ergebnisse an Ahorn eher eine Tendenz dieses Pilzes zur Moderfäule als zu einer Braunfäule offenzulegen, was insbesondere durch die lichtmikroskopischen Studien belegt wird.

Damit erscheint ein Ligninabbau in den farblich hervorgehobenen Höfen angrenzend zur Hohlraumbildung grundsätzlich nicht fraglich, denn auch *G. frondosa* verursacht an dieser Stelle eine rötlichbräunliche Färbung. Wie bereits beschrieben, war hier ein deutlicher Ligninabbau zu diagnostizieren.

Greift man an dieser Stelle die ursprüngliche Fragestellung (Kapitel 1.2) auf, ob Moderfäulen durch erhöhte Feuchtigkeitskonzentrationen in den Wurzeln induziert werden, so lassen die vorliegenden Ergebnisse keinen solchen Zusammenhang erkennen, widersprechen diesem aber auch nicht. Wenn Moderfäulen beobachtet wurden, dann traten sie sowohl im Wurzel- als auch Stammholz auf.

Holzzersetzungsmuster an Buche

Die Holzzersetzungsmuster von *G. applanatum*, *A. ostoyae* und *P. squarrosa* an Buche weisen alle einen bevorzugten Abbau von Parenchymzellen auf. Auch MURMANIS et al. (1984) konnte an Western Hemlock beobachten, daß ein deutlicher Parenchymzellenabbau durch *G. applanatum* stattfand. Dies scheint nicht weiter verwunderlich, da in den Parenchymzellen insbesondere Nährstoffe vorliegen, wie z.B. Proteine. Der bevorzugte Abbau von Parenchymzellen scheint dabei nicht durch die Einlagerung von Kernholzstoffen beeinflusst zu werden, obwohl letztere sich hauptsächlich in diesen befinden (DIETRICH, 1964). Damit müßten die drei genannten Pilze eine besondere Toleranz gegenüber Kernholzstoffen besitzen.

Holzzersetzungsmuster an Eiche

Der bevorzugte Abbau des Fasertracheiden-Tracheiden-Komplexes an Eiche ist stetig zu beobachten. Für dieses Phänomen bieten sich zwei Lösungsansätze an: Zum einen könnte dieser Bereich in den Probeklötzchen und dem Kernholz von Eichen schneller ausgetrocknet sein und somit den im Lumen der Zellen liegenden Hyphen ihre enzymatische Tätigkeit erleichtern. Zwar zeigten die Feuchtigkeitsuntersuchungen von zersetztem Holz auch für die Eichenklötzchen hohe Konzentrationen, jedoch stehen diese in ursächlichem Zusammenhang mit dem pilzlichen Abbau, werden von diesem selbst initiiert. Dies scheint anders zu bewerten zu sein als eine Feuchtigkeitskonzentration, die vom ursprünglichen Substrat her hoch ist. Die Enzymausscheidung könnte gemindert sein. Außerdem wäre es denkbar, daß diese Holzbereiche, bedingt durch die enge räumliche Lage zum ehemaligen Wasserleitsystem, besonders nährstoffreich sind und einen bevorzugten Zellwandabbau nach sich ziehen. Interessanter Weise werden mit zunehmender Holzzersetzung auch Bereiche der Gefäßzellwand abgebaut, die ansonsten eine eher hohe Resistenz gegen den pilzlichen Abbau besitzen (BLANCHETTE et al. 1988). Dies ist offensichtlich auf die lokal bevorzugte intensive Holzzersetzung zurückzuführen, die dann auch auf schwerer abbaubare Bestandteile übergreift.

Vergleich der Analysedaten mit den beobachteten Holzzersetzungsmustern

Beim Vergleich der Analysedaten von Zellulose und Lignin sollte grundsätzlich bedacht werden, daß diese Untersuchungen nur an einem ausgewähltem Kollektiv, dem Wurzelholz, stattfanden, während die Beobachtungen der Holzzersetzungsmuster auf beiden Kollektiven beruhen. Darüber hinaus ist es sehr schwierig, von den Probeklötzchen solche Bestandteile zu gewinnen, die ein einheitliches Abbaustadium aufweisen, ohne Präparate aus solchen Bereichen zu entnehmen, die noch nicht der Holzzersetzung ausgesetzt waren. Dieses Problem ist besonders schwerwiegend bei geringen Abbauraten.

Äußerst stimmige Ergebnisse zwischen Holzzersetzungsmuster und Analysedaten ergaben sich bei *F. velutipes*. Während *F. velutipes* an Ahorn eine moderfäuleähnliche Holzzersetzung verursachte, war diese an Linde dem Typ einer Weißfäule zuzurechnen. Dies läßt sich auch anhand der Analysedaten nachvollziehen, die bei Ahorn nur einen Zelluloseabbau, an Linde aber einen Abbau beider Substanzen ergab.

Bezüglich der radialen Strukturen in der Sekundärwand gibt es keinen eindeutigen Niederschlag dieses Zersetzungsmusters in den Analysedaten. So weisen z.B. *A. mellea* und *A. ostoyae* an Fichte einen bevorzugten Zelluloseabbau auf, während sich bei *A. gallica* ein Ligninabbau ermitteln läßt. Betrachtet man in diesem Zusammenhang zuerst einmal das Holzzersetzungsmuster, so wäre zu erwarten gewesen, daß sich das Ergebnis der Analysedaten genau entgegengesetzt verhalten hätte, denn bei den ersten beiden war die Hervorhebung von radialen Strukturen zu beobachten, parallel zu einem selektiven Ligninabbau. Außerdem spricht auch das Wirtsspektrum dieser Hallimascharten gegen dieses Ergebnis. So konnten ROBENE-SOUSTRADE et al. (1992) aufzeigen, daß *A. ostoyae* signifikant mehr Manganperoxidase als *A. mellea* produziert, ein möglicherweise wichtiges Enzym zum Ligninabbau in Nadelhölzern. Außerdem besiedelt gerade *A. ostoyae*, im Vergleich zu den beiden verwandten Spezies, Nadelhölzer als bevorzugte Wirte (WAHLSTRÖM et al. 1991; SIEPMANN & LEIBIGER, 1989). Es erscheint daher nicht plausibel, weshalb ein Pilz wie *A. gallica* in einem insbesondere durch die Lignifizierung schwerer abbaubaren Substrat wie der Fichte gerade diese Substanz vorzugsweise angreifen sollte. Dagegen ließ sich aber im Lichtmikroskop deutlich ein Abbau der Mittellamelle beobachten, also der Bereiche, in denen eine hohe Ligninkonzentration in der Zellwand zu ermitteln ist (MEIER & WILKIE, 1959; JAYME & FENGEL, 1961). Das zeigt, daß sich solche Zellwandveränderungen stärker in den Analysedaten niederschlagen als die Hervorhebung von radialen Strukturen, da bei diesen nicht nur Lignin, sondern auch

kristalline Zellulose abgebaut wird. Dies zeigt sich auch in dem Holzzersetzungsmuster von *P. squarrosa* an Buche, bei dem ein simultaner Parenchymzellenabbau vorherrscht und damit die parallel stattfindende selektive Delignifizierung in anderen Zellen analytisch überwiegt, während an Fichte die Mittellamelle bevorzugt abgebaut wird, was sich analytisch ebenso bestätigt.

Bei der Holzzersetzung von *G. applanatum* an Buche stehen die Analysedaten in einem deutlichen Widerspruch zu der Fähigkeit dieses Pilzes, eine typische selektive Delignifizierung hervorzurufen (ADASKAVEG et al. 1990; BLANCHETTE, 1984b).

Wie bei der Beschreibung von Material und Methoden erörtert, kann die Betrachtung der Analysedaten der ADF-Lösungen wichtige Hinweise auf den bevorzugten bzw. geminderten Abbau von Substanzen, die nicht Lignin oder kristalline Zellulose sind, geben. Insbesondere an Buche und in abgeschwächter Form an Ahorn, zeigt sich mit zunehmendem Gewichtsverlust ein geringerer Anteil an ADF-Lösung. Die untersuchten Pilze haben also bei ihrer Holzzersetzung insbesondere Bestandteile, die nicht kristalline Zellulose und Lignin sind, im Holz unberührt gelassen. Auch an Eiche trifft diese Beobachtung für *G. frondosa* und *I. dryadeus* zu, während *A. mellea* diesbezüglich keine Hinweise liefert. Da *A. mellea* Holz sehr langsam, dabei jedoch sehr konzentriert abbaut (ZYCHA, 1970), könnte dies auch bedeuten, daß dieser Pilz pilzwidrige Substanzen ebenso vollständig abbaut, so daß es zu keinen bzw. kaum zu Unterschieden im Anteil der ADF-Lösung im Vergleich zur Kontrolle kommt. Dies ließ sich sowohl an Eiche als auch Fichte beobachten. Auch die Analysen an Linde stimmen mit denen von Buche, Ahorn und Eiche überein, mit Ausnahme der Kombination mit *G. frondosa*. Weshalb letzterer keinen Einfluß auf die ADF-Lösung nimmt, kann nicht plausibel erklärt werden.

Nur an Fichte zeigt sich ein deutlich anderes Bild. Hier ging der höchste Gewichtsverlust mit den höchsten ADF-Lösungsanteilen einher (*A. mellea*), während der geringste durch *A. gallica* verursachte Gewichtsverlust mit den geringsten ADF-Anteilen einherging. Da die ermittelten Gewichtsverluste jedoch sehr gering waren (1,66%) erscheint es nicht sinnvoll, daraus Schlußfolgerungen abzuleiten, da, wie eingangs beschrieben, in der Variabilität des Ausgangsmaterials eine große Fehlerquelle liegt.

Bewertet man den Informationsgehalt von Analysedaten hinsichtlich ihrer Aussagekraft auf das Holzzersetzungsmuster, lassen sich keine eindeutigen Voraussagen aus ihnen ableiten. Die Vielfalt des Zellwandabbaus wird also nicht durch die Analysedaten widerspiegelt.

Die vorliegenden Ergebnisse unterstreichen, daß die untersuchten Basidiomyceten eine große Vielfalt bezüglich ihres Abbauverhaltens besitzen, die vorrangig durch die heterogene Holzstruktur geprägt wird. Ebenso konnte gezeigt werden, daß Basidiomyceten zu einer Moderfäule fähig sein können. Beachtenswert erscheint jedoch, daß das Kriterium der Hohlraumbildung in der Sekundärwand *allein* nicht als charakteristisches Merkmal angesehen werden kann, um eine Moderfäule zu diagnostizieren (SCHWARZE & FINK, in Vorbereitung). Denn Hohlräume können auch ohne das Wachstum der Hyphen innerhalb der Sekundärwand bei Weißfäuleerregern entstehen, wie diese Studie aufgezeigt hat. Welche Mechanismen letztlich bewirken, daß Hyphen innerhalb der Sekundärwand wachsen oder „nur“ Substanzen in diese entlassen, bleibt offen. Folgt man den Ausführungen von SCHWARZE und FINK (1997), könnte ein Umschalten von Weiß- auf Moderfäule in Bereichen von Reaktionszonen im Holz erfolgen, indem sich die Pilze den widrigen Bedingungen im Lumen durch ihr Wachstum innerhalb der Sekundärwand entziehen.

Besiedlungsstrategien wurzelbürtiger Pilze

Zur Beantwortung der Frage nach den Infektions- und Ausbreitungswegen wurden *G. frondosa* und *I. dryadeus* an Eiche und *A. mellea* an Ahorn in Form von Feldstudien untersucht. Es zeigte sich, daß es sinnvoll ist, zwischen denjenigen Pilzen zu unterscheiden, die überwiegend in den Wurzeln und denen, die in Wurzeln und Wurzelstock vorkommen, wobei übereinstimmende Ergebnisse zwischen Literaturangaben und den Feldstudien erzielt werden konnten. In erstere Gruppe fällt *I. dryadeus*, während die anderen beiden der zweiten Gruppe zuzuordnen sind.

Das Aufsteigen von *I. dryadeus* im Stamm scheint demnach nicht über eine gewisse Höhe hinauszugehen. Nach FERGUS (1956) liegt diese bei 15 cm, während in der eigenen Studie diese bis in eine Höhe von 20 cm beobachtet werden konnte. Interessanterweise korrespondierte die Höhe der Fäule mit der Höhe der am Stamm auftretenden Pilzfruchtkörper. Weshalb es zu dieser Regelmäßigkeit an Eiche kommt, kann an dieser Stelle nicht geklärt werden, jedoch sollte dies bei der Überprüfung der Bruchsicherheit des Stammes berücksichtigt werden. Ein zu hohes Ansätzen von gängigen Diagnosegeräten (MATTHECK & BRELOER, 1994) würde ansonsten zu weitreichenden Fehlschlüssen bezüglich der Bruchsicherheit dieser Bäume führen. In Zukunft wäre es nützlich, auch Pilzarten wie

Meripilus giganteus, der nach Studien von BECKER-PLATEN (1995) an Buche ebenso in diese Gruppe einzuordnen ist, hinsichtlich dieser Beziehung zu untersuchen.

Im Gegensatz zu der durch *G. frondosa* infizierten Eiche, zeigte die durch *I. dryadeus* befallene schon erhebliche Vitalitätseinbußen in der Krone, die mit einer weitreichenden Zerstörung des Wurzelsystems einherging. Dies erklärt sich aus der Tatsache, daß *G. frondosa* sehr wohl in den Stamm aufsteigen kann und hier das Kernholz befällt. Allerdings kann der Baum dem im Stamm- und Wurzelbereich von unten eindringenden Pilz nur aktive Abwehrmechanismen entgegensetzen, sofern das Kambium betroffen ist (GARRETT, 1970; HOLDENRIEDER, 1994). Im Fall von *G. frondosa* wird durch das Wachstum des Pilzes in physiologisch inaktiven Bereichen also nicht mit deutlichen Vitalitätseinbußen zu rechnen sein. Insbesondere bei der Baumart Eiche, die einen geringen Splintholzanteil in Bezug zum Querschnitt besitzt, kann sich eine zentrale Fäule im Stamm sehr weit ausbreiten, bevor es zu einer baumeigenen Stabilisierung kommen kann (SCHWARZE & ENGELS, 1997a), was die Ermittlung der Restwandstärke notwendig macht. Denn Bäume mit Kernfäulen sind physiologisch vital und können lange leben, wenngleich sie strukturell geschwächt sind und z.B. bei Sturmeinwirkung umbrechen können (WAGNER & DAVIDSON, 1954). Am Anfang dieser Infektionen stehen meist künstliche Verletzungen in den Wurzeln, die zur Freilegung von Wurzelgewebe führen oder die natürliche Alterung bedingt das Absterben von Holzgewebe. Dabei eröffnen sich dann zahlreiche Eintrittspforten für wurzelbürtige Pilze. Es scheint, daß gerade Wurzeln, bei denen Kern- oder Reifholz freigelegt wurde, günstige Eintrittspforten für Pilze in zentrale Baumteile darstellen.

Im Gegensatz zu *G. frondosa* und *I. dryadeus* vermag *A. mellea* auch im Kambium der Bäume zu wachsen, wobei *A. mellea* aber häufiger als vermutet auch im Wurzel- oder Stockinneren vorkommt (ZYCHA, 1970). Kommt es jedoch zu einem Befall des Kambiums, ist mit deutlichen Vitalitätseinbußen zu rechnen.

Radiale Strukturen und ihre Bedeutung hinsichtlich des Zellwandaufbaus

Holzzersetzungserscheinungen sind dem Einfluß zahlreicher Faktoren unterworfen. Insbesondere führt das nur unvollständige Wissen über den Zellwandaufbau dazu, daß verschiedene Holzzersetzungserscheinungen und ihre Wirkungsweise auf die Zellwand nicht umfassend geklärt werden können (LEVI & PRESTON, 1965). So zeigt die ausführliche Literaturstudie von ZIMMERMANN und SELL (1997), daß es hinsichtlich des genauen Zellwandaufbaus zahlreiche verschiedene Meinungen gibt. BAILEY (1938) geht mit seiner Aussage sogar soweit, daß es fruchtlos sei, ein Zellwandmodell zu erstellen, weil schon innerhalb einer Baumart und eines Zelltyps Unterschiede auftreten.

Beachtenswert erscheint in der vorliegenden Studie, daß es bei zahlreichen Pilz-Wirt-Verhältnissen zur Hervorhebung von radialen Strukturen in der S₂-Schicht kam, ohne sichtbare Beeinträchtigung der S₃-Schicht. Die erhöhte Resistenz der S₃-Schicht ist allgemein bekannt (PEEK et al. 1972; MEIER, 1955; MEIER, 1957). Sie ist möglicher Weise auf die Restkristallisation vorhandener Kohlenhydrate und denaturierter Substanzen als Inkrusten zurückzuführen (MEIER, 1955). Weiterhin, so vermutet Meier über die chemische Natur der dortigen Fibrillen, daß diese auch einen höheren Anteil an Xylan besitzen oder einfach eine höhere Packungsdichte aufweisen; auf jeden Fall sollen sie in ihrer Resistenz der Primärwand gleichen.

Die im Festigungsgewebe beobachtbaren radialen Strukturen scheinen eine intensive Verbindung mit der S₃-Schicht und auch zur S₁-Schicht zu besitzen, die sowohl licht- als auch rasterelektronenmikroskopisch zu beobachten war. Weiterhin müssen sie Weißfäuleerregern gegenüber eine besondere Resistenz aufweisen, ansonsten wäre ihr Verbleiben innerhalb der Zellwand unmittelbar neben den angrenzenden Hohlräumen nicht erklärbar. Bezüglich ihrer chemischen Zusammensetzung lassen sich nur Vermutungen treffen. Die radialen Strukturen weisen eine Doppelbrechung auf, ein Hinweis auf kristalline Zellulose. Außerdem waren in den FE-REM Studien einzelne Zellulosefibrillen deutlich zu erkennen, die sich über die Sekundärwand erstreckten. Es scheint damit wahrscheinlich, daß die radialen Strukturen v.a. aus Hemizellulosen und/oder Zellulosen bestehen. Bezieht man dabei noch nicht veröffentlichte Beobachtungen von SCHWARZE in die Betrachtung ein (*Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst an Fichte; Braunfäuleerreger), so scheinen diese weitere Hinweise auf radiale Strukturen in Form von überwiegend Hemizellulosen zu liefern. Im Frühstadium der Holzzersetzung kommt es hier zu dünnen, radial verlaufenden, in der Normfärbung

rotgefärbten Strukturen. Für Braunfäuleerreger ist bekannt, daß sie im Initialstadium der Holzzersetzung v.a. Hemizellulosen abbauen (HIGHLEY, 1987). Damit könnten diese feinen lokalen Zellwandverfärbungen schon Anzeichen dafür sein, daß es zu einem Hemizelluloseabbau durch den Pilz kommt und daß diese in der Zellwand insbesondere in radialer Richtung orientiert sind und mit den Strukturen, die durch die Weißfäuleerreger freigelegt wurden, übereinstimmen. Dabei bleiben sie bei letzteren länger erhalten, während sie bei den Braunfäuleerregern vorzugsweise abgebaut werden.

Wie die vorliegende Studie zeigte, waren diese Strukturen sowohl in Laub- als auch Nadelholz gleichermaßen zu beobachten. Die Verteilung der verschiedenen Hemizellulosearten zwischen Laub- und Nadelhölzern schwankt jedoch. Bei Laubholz liegt der Xylananteil bei ca. 20-30 % im Vergleich zu Nadelbäumen mit 8-10 %, während der Mannangehalt bei ersterem ca. 1-2 % und letzterem 11 % beträgt (LYR & GRILLWALD, 1962). Dabei konnten STOCKMAN und HAEGGLUND (1955) beobachten, daß 2 % schwer hydrolysierbares Mannan bzw. Xylan und ca. 5-7 % leicht hydrolysierbares Xylan bzw. Mannan in Fichtenholz enthalten sind. Daraus schließt MEIER (1955), daß in der Zellwand kristalline Hemizellulose vorliegt. Überträgt man diese Ergebnisse auf die beobachteten radialen Strukturen, die durch eine Reihe von Weißfäuleerregern freigelegt wurden, erscheint es durchaus plausibel, daß entweder der Abbau nur durch eine besondere Form der Packungsdichte verhindert wird oder aber, daß Hemizellulosen wie Xylan (v.a. beim Laubholz) und Mannan (v.a. beim Nadelholz) einen frühzeitigen Abbau durch Weißfäuleerreger verhindern. Auch das Studium der Verteilung von Polysacchariden in der Sekundärwand an Fichte und Kiefer zeigte insbesondere höhere Gehalte an Glukuronarabinoxylan in der S₁ und S₃-Schicht (MEIER, 1961; MEIER & WILKIE, 1959). Wie im Ergebnisteil bereits beschrieben, schienen die radialen Strukturen eng mit der S₃-Schicht verknüpft zu sein und zwar in der Art, daß sie in den Grenzbereichen zu dieser verbreitert sind und sich dann verschmälern. Wenn sie wirklich v.a. aus Hemizellulosen aufgebaut sind, wäre dies übereinstimmend zu werten mit den Analysedaten von Meier und Wilkie.

Die Schlußfolgerung, daß es durch die Holzzersetzung zu einer weitreichenden Delignifizierung in der Sekundärwand kam, ließ sich z.B. aus der Safranin-Astrablau Färbung ableiten (SREBOTNIK & MESSNER, 1994). Bei dieser Methode werden jene Zellwandbestandteile blau angefärbt, die vollkommen entlignifiziert sind. Bei der oben beschriebenen besonderen Form der Weißfäule konnte im Spätstadium der Holzzersetzung die

Blaufärbung der radialen Strukturen und der S₃-Schicht beobachtet werden (SCHWARZE & ENGELS, 1997b). Insbesondere zeigte sich an Schnitten von *G. frondosa* an natürlich infiziertem Eichenholz, daß in den Zonen, die makroskopisch als weiße Linsen im ansonsten intakten Holz auftreten, aufgrund der starken Delignifizierung eine nahezu einheitliche Blaufärbung beobachtet werden konnte.

In den Hohlräumen selbst muß zusätzlich zum Ligninabbau auch ein Zellulose- und Hemizelluloseabbau stattgefunden haben. Denn in der *Normfärbung* von gesundem Holz hat die Sekundärwand eine gleichbleibende Färbung, das heißt innerhalb dieser können die jeweiligen Substanzen Lignin, Zellulose und Hemizellulose nicht als komplexe Blöcke angeordnet sein. Sie würden ansonsten ein Mosaik verschiedenster Farben in der Färbung hervorrufen.

Für die gesamte Zellwand stellt sich an dieser Stelle jedoch die Frage, wie die Hauptbestandteile in ihr angeordnet sind. Allgemein geht man von einem lamellaren Aufbau der S₂-Schicht aus (LIESE, 1970; FENGEL & WEGENER, 1989; KERR & GORING, 1975; RUEL et al. 1978) (Abb.: 28A), in der die Hauptbestandteile Zellulose, Hemizellulose und Lignin homogen angeordnet sind. Hinweise über das Vorhandensein von zusätzlichen radialen Strukturen finden sich selten (BAILEY, 1938; SELL & ZIMMERMANN, 1993a,b; LARSEN et al. 1995; ZIMMERMANN und SELL, 1997).

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie sprechen einem lamellaren Zellwandaufbau nicht entgegen, ergänzen diesen jedoch für Fasern und Tracheiden in Form von zusätzlichen radial verlaufenden Strukturen (Abb. 28B). Diese können nach der vorliegenden Studie zum einen prägend sein für die S₂-Schicht ganzer Zelltypen. Es scheint aber auch möglich zu sein, daß innerhalb einer Zelle ein Bereich tangential und ein anderer Bereich radial orientiert ist (Abb. 26). Dabei weisen diese Bereiche eine räumliche Trennung zueinander auf.

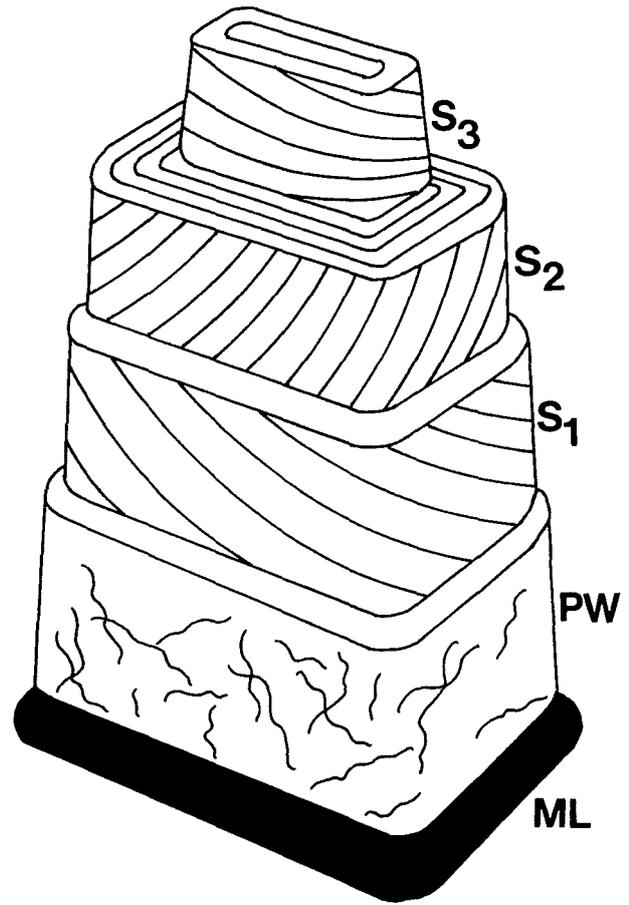
So waren in den FE-REM Studien neben den radialen Strukturen auch feine lamellare Strukturen zu erkennen. Am deutlichsten wurde dieser Aufbau bei Holzzersetzungerscheinungen von *F. velutipes* an Ahorn. Hier war neben einem radialen Eindringen in die Zellwand auch eine deutliche tangentiale Orientierung der Hohlräume in der S₂-Schicht zu beobachten bzw. zwischen einzelnen Hohlräumen waren auch lamellar strukturierte, nicht abgebaute Zellwandbestandteile erhalten. Interessanter Weise besaßen die tangential orientierten Hohlräume im Frühstadium der Holzzersetzung in der S₂-Schicht Verbindungen untereinander, die die Form dünner in Umfangsrichtung der Zelle verlaufender

Kanäle hatten. Mit anderen Worten schien ihre tangentielle Ausbreitung immer wieder auf radial verlaufende Bereiche in der Zellwand zu stoßen, die für *F. velutipes* schwerer abbaubar waren, so daß diese im Frühstadium nur in Form einer sehr lokal begrenzten Holzzersetzung überwunden werden konnten.

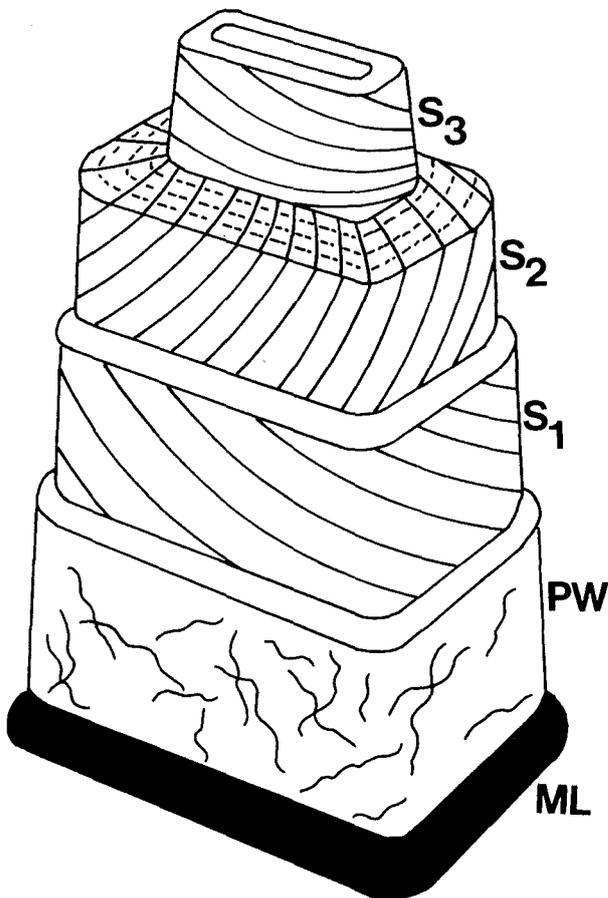
Wertet man die radialen Strukturen hinsichtlich ihrer Zweckmäßigkeit für die einzelne Zelle, so erfüllen sie vermutlich eine biomechanische Funktion, z.B. die Erhöhung der Beulsicherheit einer Zelle (MATTHECK, persönliche Mitteilung). Dies könnte auch der Grund dafür sein, daß Zellen, die der Festigung dienen, diese Strukturen aufweisen, während Zellen, die der Speicherung oder dem Transport von Nährstoffen dienen, eine überwiegend lamellare Strukturierung besitzen. Interessanter Weise schreibt COURTOIS (1963) über Moderfäuleerreger, daß sie am stärksten Tracheiden und Fasern angriffen und mit zunehmender Zellwanddicke die Kavernenbreite ansteige. Es ist daher zu vermuten, daß dieser Zelltyp den Moderfäuleerregern bessere Eintrittspforten in die S₂-Schicht bietet. Moderfäuleerreger bauen gewöhnlich verzögert Lignin ab (ESLYN et al. 1975). Sie könnten so z.B. über radial orientierte und an Hemizellulosen und Zellulosen reichen Strukturen leichter in die Zellwand eindringen. Auch die Beobachtung von Courtois, daß die Dicke der Zellwand einen Einfluß auf die Kavernenbreite hat, stimmt mit den Beobachtungen von SELL und ZIMMERMANN (mündliche Mitteilung) bzw. mit den Ergebnissen dieser Arbeit überein. Sie beobachteten, daß dünnere Zellwände eine geringere und deutlicher radiale Orientierung von Fibrillenagglomerationen aufweisen, als dickere Zellen. Dies könnte die Ursache dafür sein, daß Moderfäuleerreger seltener auf schwerer abbaubare, radial verlaufende Zellwandstrukturen treffen und folglich größere Kavernen bilden.

Abb: 28: A: Konventionelles Zellwandmodell, das von einem lamellaren Aufbau der S₂-Schicht ausgeht. B: Ergänzendes idealisiertes Zellwandmodell, das für Bereiche der S₂-Schicht von Fasern und Tracheiden einen radial geprägten Aufbau vorsieht. Die gestrichelten Linien in der S₂-Schicht weisen auf lamellare, nicht durchgängige Strukturen hin, die zwischen den radialen Strukturen verlaufen. Sie sind nicht identisch mit den in Abb. 28A eingezeichneten lamellaren Strukturen.

A



B



Abschließend kann festgehalten werden, daß die Ergebnisse darauf hinweisen, daß es sowohl einen lamellar geprägten als auch radial geprägten Zellwandaufbau gibt, der je nach Zelltyp unterschiedlich stark ausgeprägt ist und in räumlich voneinander getrennten Bereichen auftritt. Damit ist die Anordnung der Hauptbestandteile, Zellulose, Hemizellulose und Lignin, in der S₂-Schicht von heterogener Natur. Zwischen den radialen Strukturen ist außerdem auch eine lamellare Orientierung von Zellwandsubstanzen zu beobachten, die durch die radialen Strukturen unterbrochen werden (Abb. 28B). Welche chemische Beschaffenheit diese besitzen, kann an dieser Stelle nicht geklärt werden, sie sind jedoch nicht identisch mit dem lamellaren Aufbau der S₂-Schicht aus dem konventionellen Zellwandmodell (Abb. 28A).

5. Zusammenfassung

Vor dem Hintergrund verschiedener Arbeiten über die Vielfalt von Holzersetzungsmustern wurden weiterführende Studien über die Holzersetzungstrategien von sieben wurzelbürtigen und einem stammbürtigen Pilz durchgeführt. Dabei ergab sich die Frage, ob die als Weißfäuleerreger klassifizierten Pilze Holzersetzungerscheinungen verursachen, die deutlich von einer Weißfäule abweichen, und welche Rückschlüsse aus dem pilzlichen Abbau in Bezug auf den Zellwandaufbau gezogen werden können. Zur Bewertung dieser Prozesse im Holz standen verschiedene Analysemethoden zur Verfügung. Dabei handelte es sich zum einen um chemische Analysen über Lignin-, Zellulose- und Stickstoffkonzentrationen und zum anderen um Analysemethoden für strukturelle Veränderungen im Substrat in Form der Licht- und Feldemissionen-Rasterelektronenmikroskopie.

Die holzersetzenden Pilze verursachten im Wurzel- oder Stammholz keine unterschiedlichen Holzersetzungsmuster, zeigten jedoch deutliche Unterschiede in den Abbauraten. Dabei wurde Wurzelholz in den meisten Pilz-Wirt-Kombinationen stärker abgebaut als Stammholz. Eine mögliche Ursache könnte in den unterschiedlichen Konzentrationen an pilzwidrigen Stoffen und Nährstoffen im Holzsubstrat liegen. Welche Rolle dabei den Stickstoffkonzentrationen zufällt, konnte nicht abschließend geklärt werden, es hat jedoch den Anschein, daß hohe Konzentrationen den Holzabbau durch Pilze fördern.

Abbauprozesse holzersetzender Pilze an natürlich und künstlich infiziertem Material führten zur Bildung von Hohlräumen in der Sekundärwand (S₂) von Fasern und Tracheiden. Ungewöhnlich an dieser Hohlraumbildung waren v.a. drei Dinge: (1.) Ihrer Entstehung ging

eine selektive Delignifizierung voran, (2.) innerhalb der Hohlräume konnte kein Hyphenwachstum beobachtet werden, sowie (3.) einzelne Hohlräume wurden durch radiale, senkrecht zur Mittellamelle verlaufende Strukturen voneinander getrennt.

Damit unterschied sich dieses Holzersetzungsmuster durch seine Ontogenese deutlich von einer Moderfäule. Auch für Weißfäuleerreger wurde diese Art der Holzersetzung bislang nicht beschrieben.

Die radialen Strukturen erstreckten sich von der äußeren Sekundärwand (S_1) bis zur inneren (S_3) und ähnlich der S_3 wiesen sie eine erhöhte Abbauresistenz gegenüber holzzersetzenden Pilzen auf. Durch die Anwendung von Färbeverfahren und der Lichtmikroskopie konnte gezeigt werden, daß ein Hauptbestandteil dieser Strukturen Zellulose ist.

Diese Beobachtungen geben Anlaß dazu, das gängige Verständnis über den Zellwandaufbau von Fasern und Tracheiden zu überdenken. Wird in den meisten Arbeiten von einem lamellaren Aufbau der Sekundärwand ausgegangen, weisen die hier erzielten Ergebnisse in die Richtung der Aussagen einiger weniger Wissenschaftler, nach denen es auch eine deutlich radiale Orientierung von Zellwandbestandteilen in der Sekundärwand gibt. Dabei widersprechen die vorliegenden Ergebnisse einem lamellaren Zellwandaufbau nicht, sondern ergänzen diesen für die Zelltypen Fasern und Tracheiden, bei denen die Zellwandsubstanzen offensichtlich häufiger radial orientiert sind, als zum Beispiel in Parenchymzellen. Die Ursache dafür könnte in der unterschiedlichen biomechanischen Funktion der Zelltypen liegen.

Neben dieser Art der Hohlraumbildung in der Sekundärwand konnte auch an Ahornholz eine Hohlraumbildung durch *F. velutipes* (in vitro) und *A. mellea* (in vivo) sowie an Eiche durch *I. dryadeus* (in vitro, in vivo) beobachtet werden. Diese war jedoch zweifelsfrei auf ein Wachstum der Hyphen innerhalb der Sekundärwand zurückzuführen und entsprach somit einer Moderfäule. Dies unterstreicht, daß die Abgrenzung zwischen den klassischen Gruppen der Braun-, Weiß- und Moderfäulen keinesfalls eindeutig ist und als Weißfäuleerreger klassifizierte Pilze unter bestimmten Voraussetzungen eine Moderfäule verursachen können. Diese Vielgestaltigkeit von Holzersetzungen kann allein durch chemische Holzanalysen nicht aufgedeckt werden, da aus ihnen nicht eindeutig ableitbar ist, in welchen Zellwandbereichen der Substanzverlust lokalisiert ist. Nur in Kombination mit der Lichtmikroskopie kommt es insbesondere bei höheren Abbauraten zu stimmigen Ergebnissen.

Bei Betrachtung der Infektions- und Ausbreitungswege von wurzelbürtigen Pilzen zeigt sich deutlich, daß es sinnvoll ist, zwischen Pilzen zu unterscheiden, die überwiegend in den Wurzeln vorkommen, z.B. *I. dryadeus*, und Pilzen die in Wurzel und Wurzelstock vorkommen, z.B. *G. frondosa* und *A. mellea*. Dies hat einerseits einen weitreichenden Einfluß auf die Überprüfung der Bruchsicherheit von Bäumen und andererseits auch auf die Baumvitalität. Denn bei Pilzen, die in überwiegend zentralen Wurzel- und Stammbereichen wachsen, ist mit keinen oder nur sehr geringen Vitalitätseinbußen zu rechnen. Jedoch kann ihre Stand- und Bruchsicherheit eingeschränkt sein insbesondere bei Baumarten, die ein geringes Verhältnis von Splint- zu Kernholz besitzen.

6. Literaturverzeichnis

- ADASKAVEG, J.E. & GILBERTSON, R.L. (1986). In vitro decay studies of selective delignification and simultaneous decay by the white-rot fungi *Ganoderma lucidum* and *Ganoderma tsugae*. *Can. J. Bot.* **64**, 1611-1619.
- ADASKAVEG, J.E.; GILBERTSON, R.L. & BLANCHETTE, R.A. (1990). Comparative studies of delignification caused by *Ganoderma* Species. *Applied and Environmental Microbiology* **56**, 1932-1943.
- ALCUBILLA, M.; DIAZ-PALACIO, M.P.; KREUTZER, K.; LAATSCH, W.; REHFUESS, K.E. & WENZEL, G. (1971). Beziehungen zwischen Ernährungszustand der Fichte (*Picea abies* Karst.), ihrem Kernfäulebefall und der Pilzhemmwirkung ihres Bastes. *Eur. J. For. Path.* **1**, 100-114.
- ALCUBILLA, M.; AUFSESS, H. VON; CERNY, R.; HEIBL, R. & REHFUESS, K.E. (1987). Stickstoffdüngungsversuche in einer Fichtenwuchsstockung (*Picea abies* Karst.) auf devastierter Kalkmergel-Rendzina: II Verlauf künstlicher Inokulationen von Bast und Holz. *Forstw. Cbl.* **106**, 27-44.
- AMMER, U. (1963). Untersuchungen über die Sorption pilzbefallenen Holzes. *Holz als Roh- und Werkstoff* **12**, 465-470.
- AMMER, U. (1964). Über den Zusammenhang zwischen Holzfeuchtigkeit und Holzerstörung durch Pilze. *Holz als Roh- und Werkstoff* **22**, 47-51.
- ARMSTRONG, F.H. & SAVORY, J.G. (1959). The influence of fungal decay on the properties of timber. *Holzforschung* **13**, 84-89.
- AUFSESS, H.v. (1973). Einige Pilzschäden an alten Eichen. *Forstw. Cbl.* **92**, 153-169.
- AUFSESS, H.v. (1974). Mikroskopische Erscheinungsbilder beim Holzabbau durch *Fomes annosus* (Fr.) Cooke. *Eur. J. For. Path.* **4**, 193-203.
- AUFSESS, H. von; PECHMANN, H. von & GRAESSLE, E. (1968). Fluoreszenzmikroskopie an pilzbefallenem Holz. *Holz als Roh- und Werkstoff* **26**, 50-61.
- BAILEY, I.W. (1938). Cell wall structure of higher plants. *Industrial and Engineering chemistry* **30**, 40-47.
- BAILEY, J.W. & KERR, T. (1954). The visible structure of the secondary wall and its significance in physical and chemical investigations of tracheid cells and fibers. *Chron. Bot.* **15**, 72-90.
- BAILEY, I.W. & VESTAL, H.R. (1937). The significance of certain wood-destroying fungi in the study of enzymatic hydrolysis of cellulose. *J. Arnold Arbor.* **18**, 196-205.

- BALDER, H. (1994). Schäden durch Hunde-Urin im öffentlichen Grün. *Das Gartenamt* **9**, 621-624.
- BAVENDAMM, W. (1928). Über das Vorkommen und den Nachweis von Oxydasen bei holzzerstörenden Pilzen. *Z. Pflanzenkr. Pflanzenschutz* **38**, 257-276.
- BECKER-PLATEN, J. (1995). Untersuchungen zu den Auswirkungen von *Meripilus giganteus* (Pers.: Pers.) Karst. auf die anatomischen und biomechanischen Eigenschaften verschiedener Laubgehölze. Diplomarbeit, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 99S.
- BLANCHETTE, R. A. (1980). Wood decomposition by *Phellinus (Fomes) pini*: a scanning electronmicroscope study. *Can. J. Bot.* **58**, 1496-1503.
- BLANCHETTE, R.A. (1984a). Selective delignification of eastern hemlock by *Ganoderma tsugae*. *Phytopathology* **74**, 153-160.
- BLANCHETTE, R.A. (1984b). Screening wood decayed by white rot fungi for preferential lignin degradation. *Applied and Environmental Microbiology* **48**, 647-653.
- BLANCHETTE, R.A. (1991). Delignification by wood-decay fungi. *Annu. Rev. Phytopathol.* **29**, 381-398.
- BLANCHETTE, R.A. (1995). Degradation of the lignocellulose complex in wood. *Can. J. Bot.* **73**, 999-1010.
- BLANCHETTE, R.A.; OBST, L. & CARLSON, M.C. (1987). Lignin distribution in cell walls of birch wood decayed by white rot Basidiomycetes. *Phytopathology* **77**, 684-690.
- BLANCHETTE, R.A.; OBST, J.R.; HEDGES, J.I. & WELIKY, K. (1988). Resistance of hardwood vessels to degradation by white rot Basidiomycetes. *Can. J. Bot.* **66**, 1841-1847.
- BLANCHETTE, R.A.; ABAD, A.R.; FARRELL, R.L. & LEATHERS, T.D. (1989). Detection of lignin peroxidase and xylanase by immunocytochemical labeling in wood decayed by basidiomycetes. *Applied and Environmental Microbiology* **55**, 1457-1465.
- BÖTTCHER, P. & LIESE, W. (1975). Zur Verkernung des Wurzelholzes von Fichte und Lärche. *Forstw. Cbl.* **94**, 152-160.
- BOSSHARD, H. H. (1984). Zur Biologie, Physik und Chemie des Holzes. Birkhäuser Verlag. Band 2. 2. überarb. Aufl.. 312 S.
- BREITENBACH, J., & KRÄNZLIN, F. (1986). Pilze der Schweiz, Band 2 Nichtblätterpilze. Verlag Mykologia, Schweiz. 416 S.
- BUTIN, H. (1989). Krankheiten der Wald- und Parkbäume. Diagnose-Biologie-Bekämpfung Georg Thieme Verlag, 2 Aufl., Hannover, 216 S.

- CARTWRIGHT, K.ST.G. (1940). Note on a heart rot of oak trees caused by *Polyporus frondosus* Fr. *Forestry* **14**, 38-41.
- CARTWRIGHT, K.ST.G. & FINDLAY, W.P.K. (1958). Decay of timber and its prevention. 2nd edn. HMSO, London.
- CAMPBELL, W.G. (1931). The chemistry of white rots of wood. II. The effect on wood substance of *Armillaria mellea* (Vahl) Fr., *Polyporus hispidus* (Bull) Fr. and *Stereum hirsutum* Fr. *Biochem. J.* **25**, 2023-2097.
- CAMPBELL, W.G. (1932). The chemistry of white rots of wood. III. The Effect on Wood Substance of *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat., *Fomes fomentarius* (Linn) Fr., *Polyporus adustus* (Willd.)Fr., *Pleurotus osteratus* (Jacq.) Fr., *Armillaria mellea* (Vahl) Fr., *Trametes pini* (Brot.) Fr. and *Polystictus abietinus* (Dicks.) Fr.. *Biochem. J.* **26**, 1827-1838.
- CORBETT, N.H. (1965). Micro-morphological studies on the degradation of lignified cell walls by Ascomycetes and Fungi Imperfecti. *J. Inst. Wood Science* **14**, 18-29.
- CÔTÉ, W.A., JR. & DAY, A.C. (1995). Anatomy and ultrastructure of reaction wood. Editor: CÔTÉ, W.A., JR; in: Cellular Ultrastructure of Woody Plants 391-415; Syracuse University Press. Syracuse, NY, USA.
- COURTOIS, H. (1963). Mikromorphologische Befallssymptome beim Holzabbau durch Moderfäulepilze. *Holzforschung und Holzverwertung* **15**, 88-101.
- COWLING, E.B. (1964). Microorganisms and microbial enzyme systems as selective tools in wood anatomy. In: Côté, W.A., Jr. (Ed.): Cellular ultrastructure of woody plants. Syracuse, NY (Syracuse Univ. Press) 341-368.
- COWLING, E.B. & MERRILL, W. (1966). Nitrogen in wood and its role in wood deterioration. *Can. J. Bot.* **44**, 1539-1554.
- De La CHEVALLERIE, H. (1974). Studie zur Erhaltung der Stadtbäume. *Gartenamt* **23**, 70-83.
- De La CHEVALLERIE, H. (1976). Ökologie der Straßenbäume. *Dt. Bauzeitschrift* **24**, 883-886.
- DANIEL, G.; VOLC, J. & NILSSON, T. (1992). Soft-rot and multiple T-branching by the Basidiomycete *Oudemansiella mucida*. *Mycological Research* **96**, 49-54.
- DIETRICH, H.H. (1964). Chemisch-physiologische Untersuchungen über die Splint-Kern-Umwandlung der Rotbuche (*Fagus sylvatica* Linn.). Ein Beitrag zur Holzverkernung. *Mitteilungen der Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft*, Reinbeck bei Hamburg **58**, 1-141.
- DIETRICH, H.H. & ZSCHIRNT, K.I. (1972). Untersuchungen über den enzymatischen Abbau von Holocellulosen in vitro. *Holz als Roh- und Werkstoff* **30**, 66-74.

- DILL, I.; SALNIKOW, J. & KRAEPELIN, G. (1984): Hydroxyproline-rich protein material in wood and lignin of *Fagus sylvatica*. *Applied and Environmental Microbiology* **48**, 1259-1261.
- DILL, I. & KRAEPELIN, G. (1986). Palo Podrido: Model for extensive delignification of wood by *Ganoderma applanatum*. *Appl. Environ. Microbiol.* **50**, 568-572.
- EHRENBERGER, F. (1991). Quantitative organische Elementaranalysemethoden zur Bestimmung der Elemente im Makro-, Mikro- und Spurenbereich in organischer und anorganischer Matrix. Weinheim Verlag. New York Basel Cambridge. 863 S.
- ERIKSSON, K.E.L.; BLANCHETTE, R.A. & ANDER, P. (1990). Microbial and enzymatic degradation of wood and wood components. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York London Paris Tokyo Hong Kong. 407 S.
- ESLYN, W.E.; KIRK, T.K. & EFFLAND, M.J. (1975). Changes in the chemical composition of wood caused by six soft-rot fungi. *Phytopathology* **65**, 473-476.
- FENGEL, D. & WEGENER, G. (1989). Wood-chemistry, ultrastructure, reactions. De Gruyter-Verlag, Berlin, New York; 2.Aufl., 613 S.
- FENN, P. & KIRK, T.K. (1981). Relationship of nitrogen to the onset and suppression of ligninolytic activity and secondary metabolism in *Phanerochaete chrysosporium*. *Arch. Microbiol.* **130**, 59-65.
- FERGUS, C.L. (1956). Some observations about *Polyporus dryadeus* on oak. *Plant Disease reporter* **40**, 827-829.
- FINDLAY, W.P.K. (1938). The natural resistance to decay of some Empire timbers. *Em. Forestry J.* **17**, 249-259.
- FLOURNOY, D.S.; KIRK, T.K. & HIGHLEY, T.L. (1991). Wood decay by brown-rot fungi: changes in pore structure and cell wall volume. *Holzforschung* **45**, 383-388.
- FREER, S.N. & DETROY, R.W. (1982). Biological delignification of ¹⁴C-labeled lignocelluloses by basidiomycetes: degradation and solubilization of the lignin and cellulose components. *Mycologia* **74**, 943-951.
- FUKAZAWA, K.; IMAGAWA, H. & DOI, S. (1976). Histochemical observation of decayed cell wall using ultraviolet and fluorescence mikroskopy. Reprinted from the Research Bulletins of the College Experiment Forests, College of Agriculture, Hokkaido University. Vol. XXXIII No. 1, 101-114.
- GARRETT, S.D. (1970). Pathogenic root-infection fungi. Cambridge: Cambridge University Press. 294 S.
- GIBBS, J.N., & GREIG, B.J.W. (1990). Survey of parkland trees after the Great Storm of October 16, 1987. *Arboricultural Journal* **14**, 321-347.

- GREEN, F.; LARSEN, M.J.; WINANDY, J.E. & HIGHLEY, T. (1991). Role of oxalic acid in incipient brown-rot decay. *Holzforschung* **45**, 190-213.
- GREGORY, S.C.; RISHBETH, J. & SHAW III, C.G. (1991). Pathogenicity and virulence. In: SHAW, C.G. & KILE, G.A. (eds.): *Armillaria Root Disease*. USDA Washington D.C.; *Agriculture Handbook* **691**, 76-83.
- GREIG, B.J.W. & GULLIVER, C.C. (1976). Decays in oaks in the forest of Dean. *Forestry* **3**, 157-159.
- GROSSER, D. (1977). *Die Hölzer Mitteleuropas*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- HÄGGLUND, E. (1951). *Chemistry of wood*. New York, Academic Press.
- HAGLE, S.K. & SHAW III, C.G. (1991). Avoiding and reducing losses from *Armillaria* root disease. In: SHAW, C.G. & KILE, G.A. (eds.): *Armillaria Root Disease*. USDA Washington D.C.; *Agriculture Handbook* **691**, 157-172.
- HALE, M.D.C. & EATON, R.A. (1985a). Oscillatory growth of fungal hyphae in wood cell walls. *Trans. Br. Mycol. Soc.* **84**, 277-288.
- HALE, M.D.C. & EATON, R.A. (1985b). The ultrastructure of soft-rot fungi. II. Cavity forming hyphae in wood cell walls. *Mycologia* **77**, 594-605.
- HARTIG, R. (1878). *Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche in forstlicher, botanischer und chemischer Richtung*. Springer, Berlin Heidelberg New York, 151 S.
- HARTIG, R. (1885). *Das Holz der deutschen Nadelbäume*. Berlin, 86 S. Zitiert in Wieler (1891).
- HIGHLEY, T.L. (1987). Changes in chemical components of hardwood and softwood by brown-rot fungi. *Material und Organismen* **22**, 39-45.
- HOLDENRIEDER, O. (1994): Angriff und Abwehr im Baum: Die Entstehung von Kernfäulen. *Schweiz. Z. Forstwes.* **145**, 887-903.
- HÖLL, W.; TRÜB, E.; REHFUSS, K.E.; ALCUBILLA, M. (1975). Konzentrationsgradienten von Stickstoff, Zuckern und Adenosintri-phosphat in Stammscheiben von verschieden ernährten Fichten (*Picea abies* Karst.) aus einem Stickstoffdüngerversuch. *Forstw. Cbl.* **94**, 78-88.
- HÖTZEL, H.-J. (1996). Schuldhaftige Verletzungen der Verkehrssicherungspflicht bei Bäumen- mehr Rechtssicherheit durch die Anwendung des Visual Tree Assessment (VTA) als neuentwickelte Methode der Baumkontrolle. *Agrarrecht* **26**, 77-82.
- HOPFFGARTEN, E.-H. von (1933). Beiträge zur Kenntnis der Stockfäule (*Trametes radiciperda*). *Phytopathol. Z.* **6**, 1-48.

- HUNGATE, R.E. (1940). Nitrogen content of sound and decayed coniferous woods and its relation to loss in weight during decay. *Botan. Gaz.* **102**, 382-392.
- JAHN, H. (1990). Pilze an Bäumen. 2. Aufl. (1. Aufl. 1979): Hannover: Patzer Verlag, 272 S.
- JAYME, G. & FENGEL, D. (1961). Beitrag zur Kenntnis des Feinbaus der Fichtenholztracheiden. *Holzforschung* **15**, 97-102.
- JONES, H.L. & WORRALL, J.J. (1995). Fungal biomass in decayed wood. *Mycologia* **87**, 459-466.
- KAAL, E.E.J.; de JONG, E. & FIELD, J.A. (1993). Stimulation of lignolytic peroxidase activity by nitrogen nutrients in the white rot fungus *Bjerkandera sp.* strain BOS55. *Appl. Environ. Microbiol.* **59**, 4031-4036.
- KEILICH, G.; BAILEY, P. & LIESE, W. (1970). Enzymatic degradation of cellulose, cellulose derivatives and hemicelluloses in relation to the fungal decay of wood. *Wood Science and Technology* **4**, 273-283.
- KELLER, R. & NUSSBAUMER, T. (1993). Bestimmung des Stickstoffgehalts von Holz und Holzwerkstoffen mittels Oxidation und Chemilumineszenz-Detektion von Stickstoffmonoxid. *Holz als Roh- und Werkstoff* **51**, 21-26.
- KERR, T. & BAILEY, I.W. (1934). The cambium and its derivative tissues. X. Structure, optical properties and chemical composition of the so-called middle lamella. *Journ. Arnold Arboretum* **15**, 327-349.
- KERR, A.J. & GORING, S.A.I. (1975). The ultrastructural arrangement of the wood cell wall. *Cellulose Chem. Technol.* **9**, 563-573.
- KIRK, T.K.; SCHULTZ, E.; CONNORS, W.J.; LORENZ, L.F. & ZEIKUS, J.G. (1978). Influence of culture parameters on lignin metabolism by *Phanerochaete chrysosporium*. *Arch. Microbiol.* **117**, 277-285.
- KOLLMANN, F. (1951). Technologie des Holzes und der Holzwerkstoffe. Springer Verlag. Aufl., 1. Bd. 1050 S.
- KOLLMANN, F.F.R. & CÔTÉ, W.A. (1984). Principles of wood science and technology. Vol. I: Solid wood. Reprint der Ausgabe von 1968. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 703 S.
- KREISEL, H. (1961). Die phytopathogenen Großpilze Deutschlands. Fischer Verlag. Jena.
- LANGE, R.H. & BLÖDORN, J. (1981). Das Elektronenmikroskop TEM + REM, Leitfaden für Biologen und Mediziner. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York. 327 S.
- LARSEN, M.J.; WINANDY, J.E. & GREEN, F. (1995). A proposed model of the tracheid cell wall of southern yellow pine having an inherent radial structure in the S₂ layer. *Material and Organismen* **29**, 196-210.

- LEVI, M.P.; MERRILL, W. & COWLING, E.B. (1968). Role of nitrogen in wood deterioration. VI. Mycelial fractions and model nitrogen compounds as substrates for growth of *Polyporus versicolor* and other wood-destroying and wood-inhabiting fungi. *Phytopathology* **58**, 626-634.
- LEVI, M.P. & PRESTON, R.D. (1965). A chemical and microscopic examination of the action of the soft-rot fungus *Chaetomium globosum* on beechwood. *Holzforschung* **18**, 183-190.
- LIESE, W. (1957). Der Feinbau der verholzten Zellwand. Habilschrift, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 153 S.
- LIESE, W. (1970). Ultrastructural aspects of woody tissue disintegration. *Ann. Rev. Phytopathol.* **8**, 231-258.
- LIESE, W., & SCHMIDT, R. (1966). Untersuchungen über den Zellwandabbau von Nadelholz durch *Trametes pini*. *Holz als Roh- und Werkstoff* **24**, 454-460.
- LIESE, W. & PECHMANN, H. (1959). Untersuchungen über den Einfluß von Moderfäulepilzen auf die Holzfestigkeit. *Forstw. Cbl.* **78**, 271-279.
- LIETH, H. (1973). Primary production: Terrestrial ecosystem. *Hum. Eco.* **1**, 303-331.
- LONG, W.H. (1913). *Polyporus dryadeus*, a root parasite on the oak. *Journal of Agriculture Research* **1**, 239-248.
- LJUNGDAHL, L.G. & ERIKSSON, K.-E. (1985). Ecology of microbial cellulose degradation. In: Marshall KC (ed) *Adv. Microb. Ecol. Vol. 8 Plenum, New York*, 237-299.
- LYR, H. (1960). Die Wirkungsweise toxischer Kernholz-Inhaltsstoffe (Thujaplicine und Pinosylvine) auf den Stoffwechsel von Mikroorganismen. *Flora* **150**, 227-242.
- LYR, H. & GILLWALD, W. (1962). Holzerstörung durch Pilze. Internationales Symposium Eberswalde 1962. Akademie-Verlag-Berlin, 413 S. gesammelte Vorträge.
- LYR, H. & ZIEGLER, H., unter Mitarbeit von Hefe, Ch. (1959). Enzymausscheidung und Holzabbau durch *Phellinus igniarius* Quéél. und *Collybia velutipes* Curt.. *Phytopathologische Zeitschrift* **35**, 173-200.
- MARTIUS, C. (1992). Density, humidity, and nitrogen content of dominant wood species of floodplain forests (várzea) in Amazonia. *Holz als Roh- und Werkstoff* **50**, 300-303.
- MATTHECK, C. & BRELOER, H. (1994). Handbuch der Schadenskunde von Bäumen. 2. Aufl. Rombach Verlag, Freiburg. 249 S.
- MATTHECK, C. & KUBLER, H. (1995). Wood - The internal optimization of trees. Springer Verlag, Heidelberg, 129 S.

- MEIER, H. (1955). Über den Zellwandabbau durch Holzvermorschungspilze und die submikroskopische Struktur von Fichtentracheiden und Birkenholzfasern. *Holz als Roh- und Werkstoff* **13**, 323-338.
- MEIER, H. (1957). Discussion of the cell wall organisation of tracheids and fibres. *Holzforschung* **11**, 41-46.
- MEIER, H. (1961). The distribution of polysaccharides in wood fibers. *Journal of Polymer Science* **51**, 11-18.
- MEIER, H. (1964). General chemistry of cell walls and distribution of the chemical constituents across the walls. In: *The Formation of Wood in Forest Trees*, M.H. Zimmermann, Editor. Academic Press, New York 137-151 S.
- MEIER, H. & WILKIE, K.C.B. (1959). The distribution of polysaccharides in the cell-wall of tracheids of pine (*Pinus silvestris* L.). *Holzforschung* **13**, 177-182.
- MERRILL, W. & COWLING, E.B. (1966). Role of nitrogen in wood deterioration: amount and distribution of nitrogen in fungi. *Phytopathology* **56**, 1083-1090.
- MEYER, F.H.; BLAUERMEHL, G.; HENNEBO, D.; KOCH, W.; MIERS, M. & RUGE, U. (1978). *Bäume in der Stadt*. Stuttgart (Eugen Ulmer). 327 S.
- MERRILL, W. & COWLING, E.B. (1966). Role of nitrogen in wood deterioration: amount and distribution of nitrogen in fungi. *Phytopathology* **56**, 1083-1090.
- METZLER, B. (1994). Die Luftversorgung des Hallimasch in nassem Fichtenholz. *Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd.* **46**, 292-294.
- MORRISON, D.J. (1976). Vertical distribution of *Armillaria mellea* rhizomorphs in soil. *Trans. Br. mycol. Soc.* **66**, 393-399.
- MURMANIS, L.; HIGHLEY, T.L. & PALMER, J.G. (1984). An electron microscopy study of Western Hemlock degradation by the white-rot fungus *Ganoderma applanatum*. *Holzforschung* **38**, 11-18.
- MURMANIS, L.; HIGHLEY, T.L. & PALMER, J.G. (1987). Cytochemical localization of cellulases in decayed and nondecayed wood. *Wood Science and Technology* **21**, 101-109.
- NICKEL, S. (1960). Beitrag zur quantitativen Proteinstickstoff-Bestimmung in Holz. *Holzforschung* **14**, 150-152.
- NIERHAUS-WUNDERWALD, D. (1994). Biologie und vorbeugende Maßnahmen. *Wald und Holz* **75**, 8-14.
- NILSSON, T. (1973). Studies on wood degradation and cellulotic activity of microfungi. *Stud. For. Suecica*, 104.

- NILSSON, T. (1988). Defining fungal decay types - final proposal. The International Research Group on Wood Preservation Document No. IRG/WP/1355.
- NILSSON, T. & DANIEL, G. (1983). Formation of soft rot cavities in relation to concentric layers in wood fibre walls. Document No: IRG/WP/1185.
- NILSSON, T. & DANIEL, G. (1988). Micromorphology of the decay caused by *Chondrostereum purpureum* (Pers.: Fr.) Pouzar and *Flammulina velutipes* (Curt.; Fr.) Singer. The International Research Group on Wood Preservation. Document No. IRG/WP/1358.
- NORUSIS, M.J. (1988). SPSS Inc. SPSS/PC + V.2.0. Base Manual for the IBM PC/XT/AT and PS/2.
- OTJEN, L. & BLANCHETTE, R.A. (1986). Selective delignification of birch wood (*Betula papyrifera*) by *Hirschioporus pargamenus* in the field and laboratory. *Holzforschung* **40**, 183-189.
- PEACE, T.R. (1938). Butt rot of conifers in Great Britain. *Quarterly Journal of Forestry* **32**, 81-104.
- PECHMANN, H. von; AUFSESS, H. von & REHFUESS, K.E. (1973). The causes and extent of stem rot in Spruce stands on different sites. *Forstw. Ctbl.* **92**, 68-69.
- PECHMANN, H. von & SCHAILE, O. (1950). Über die Änderung der dynamischen Festigkeit und der chemischen Zusammensetzung des Holzes durch den Angriff holzerstörender Pilze. *Forstw. Ctbl.* **69**, 441-466.
- PEEK, R.-D.; LIESE, W. & PARAMESWARAN, N. (1972). Infektion und Abbau des Wurzelholzes von Fichten durch *Fomes annosus*. *Eur. J. For. Path.* **2**, 237-248.
- PHILLIPS, D.A. & BURDEKIN, D.A. (1982). *Diseases of Forest and Ornamental Trees*. Macmillan, London.
- PLATT, W.D., COWLING, E.B. & HODGES, C.S. (1965): Comparative resistance of coniferous root wood and stem wood to decay by isolates of *Fomes annosus*. *Phytopathology* **55**, 1347-1353.
- RAYNER, A.D.M. & BODDY, L. (1988). Fungal decomposition of wood: its biology and ecology. John Wiley & Sons Ltd. Chichester New York, Brisbane, Toronto, Singapore. 587 S.
- REID, I.D. (1982). Effects of nitrogen sources on cellulose and synthetic lignin degradation by *Phanerochaete chrysosporium*. *Appl. Environ. Microbiol.* **45**, 838-842.
- RISHBETH, J. (1978). Infection foci of *Armillaria mellea* in first-rotation hardwoods. *Ann. Bot.* **42**, 1131-1139.
- RISHBETH, J. (1982). Species of *Armillaria* in southern England. *Plant Pathology* **31**, 9-17.

- ROBENE-SOUSTRADE, I.; LUNG-ESACARMANT, B.; BONO, J.J. & TARIS, B. (1992). Identification and partial characterization of an extracellular manganese-dependant peroxidase in *Armillaria ostoyae* and *Armillaria mellea*. *Eur. J. For. Path.* **22**, 227-236.
- ROLL-HANSEN, F. (1985). The *Armillaria* species in Europe. *Eur. J. For. Path.* **15**, 22-31.
- ROST, F.W.D. (1992). Fluorescence microscopy. Vol. I. Cambridge University Press, Cambridge 253 S.
- ROWLAND, A.P. & ROBERTS, J.D. (1994). Lignin and cellulose fractionation in decomposition studies using acid-detergent fibre methods. *Commun. Soil & Plant Anal.* **25**, 269-277.
- RUEL, K.; BARNOUD, F. & GORING, D.A.I. (1978). Lamellation in the S2 layer of softwood tracheids as demonstrated by scanning transmission electron microscopy. *Wood Science and Technology* **12**, 287-291.
- RUEL, K. (1981). Micromorphological and ultrastructural aspects of spruce wood degradation by wild-type *Sporotrichum pulverulentum* and its cellulase-less mutant Cel 44. *Holzforschung* **35**, 157-171.
- RUSCH, J. (1973). Vergleichende anatomische Untersuchungen des Holzes von Wurzel und Stamm bei verschiedenen Laubbaumarten. Inaug. Diss. Freiburg. 108 S.
- SACHS, L. (1992). Angewandte Statistik. 7. Aufl. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. 849 S.
- SACHS, I.B.; CLARK, I.T. & PEW, J.C. (1963). Investigation of lignin distribution in the cell wall of certain woods. *Journal of Polymer Science* **2**, 203-212.
- SAVORY, J.G. (1954). Breakdown of timber by ascomycetes and fungi imperfecti. *Annals of Applied Biology* **41**, 336-347.
- SAVORY, J. & PINION, L.L. (1958). Chemical aspects of decay of beech wood by *Chaetomium globosum*. *Holzforschung* **12**, 99-103.
- SCHACHT, H. (1863). Über die Veränderungen durch Pilze in abgestorbenen Pflanzenzellen. *Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik* **3**, 442-483.
- SCHLECHTE, G. (1986). Holz bewohnende Pilze. Jahn & Ernst Verlag. Hamburg. 213 S.
- SCHMIDT, O. (1994). Holz- und Baumpilze. Biologie, Schäden, Schutz, Nutzen. Springer-Verlag, Berlin. 246 S..
- SCHMIDT, O.; LIESE, W. & MORETH, U. (1996). Decay of timber in a water cooling tower by the basidiomycete *Physisporinus vitreus*. *Material und Organismen* **30**, 161-177.
- SCHNURBEIN, U. von (1972). Bedeutung des Harzflusses für die Infektion von Wurzelwunden durch den Wurzelschwamm *Fomes annosus* (Fr.) Cooke. *Forstw. Cbl.* **91**, 364-376.

- SCHÖNHAR, S.; REHFUESS, K.E.; WERNER, H.; EVERS, F.-H. & ALCUBILLA, M. (1973). Heart rot caused by *Fomes annosus* and other fungi in S.W. German spruce stands. *Forstpflanzenzucht* **22**, 77 S.
- SCHÜTT, P. (1985). Control of root and butt rots: limits and prospects. *Eur. J. For. Path.* **15**, 357-363.
- SCHUMACHER, P. & GROSSER, D. (1995). Befall länger beregneten Fichtenstammholzes durch Hallimasch (*Armillaria ssp.*) und sonstiger Holzpilze. *Holz als Roh- und Werkstoff* **53**, 137-145.
- SCHWARZE, F.W.M.R. (1995). Entwicklung und biomechanische Auswirkungen von holzzersetzenden Pilzen in lebenden Bäumen und in vitro. Diss. Univ. Freiburg, Erndtebrück: SVK-Verlag. 163.S.
- SCHWARZE, F.W.M.R.; MATTHECK, C. & BRELOER, H. (1993). Der spröde Baumbruch-verursacht durch den Brandkrustenpilz. *Neue Landschaft* **38**, 737-747.
- SCHWARZE, F.W.M.R. & FINK, S. (1994). Ermittlung der Holzzersetzung am lebenden Baum. Möglichkeiten und Grenzen verschiedener Diagnosemethoden zur Erfassung von Holzzersetzungs Mustern. *Neue Landschaft* **39**, 182-193.
- SCHWARZE, F.W.M.R.; LONSDALE, D. & FINK, S. (1995a). Soft rot and multiple T-branching by the basidiomycete *Inonotus hispidus* in ash and London plane. *Mycological Research* **99**, 813-820.
- SCHWARZE, F.W.M.R.; LONSDALE, D. & MATTHECK, C. (1995b). Dectability of wood decay caused by the basidiomycete *Inonotus hispidus* in comparison with other tree-decay. *European Journal of Forest Pathology* **25**, 327-341.
- SCHWARZE, F.W.M.R. & FINK, S. (1997). Reaction zone penetration and delayed xylem ray degradation by the basidiomycetes *Inonotus hispidus* in London plane. *Mycological Research*.(im Druck).
- SCHWARZE, F.W.M.R., LONSDALE, D. & FINK, S. (1997). An overview of wood degradation patterns and their implications for tree hazard assessment. *Arboricultural Journal*, in press.
- SCHWARZE, F.W.M.R. & ENGELS, J. (1997a). Bohrtechniken bei der Ermittlung der Stand- und Bruchsicherheit pilzinfizierter Bäume. *Neue Landschaft* April, 261-272.
- SCHWARZE, F.W.M.R. & ENGELS, J. (1997b). Cavity formation and the exposure of peculiar structures in the secondary wall (S2) of tracheids and fibers by wood degrading Basidiomycetes. *Holzforschung* (im Druck).
- SEEHANN, G. (1979). Holzerstörende Pilze an Straßen- und Parkbäumen in Hamburg. *Mitt. Dtsch. Dendrolog. Ges.* **71**, 193-221.
- SEIFERT, K. (1968). Zur Systematik der Holzfäulen, ihre chemischen und physikalischen Kennzeichen. *Holz als Roh- und Werkstoff* **26**, 208-215.

- SELL, J. & ZIMMERMANN, T. (1993a). Das Gefüge der Zellwandschicht S2-Untersuchungen mit dem Feldemissions-Rasterelektronenmikroskop an Querbruchflächen von Fichten- und Tannenholz. *Forschungs- und Arbeitsbericht. EMPA-Abteilung Holz* Nr. 115/28, 27pp (English abstract).
- SELL, J. & ZIMMERMANN, T. (1993b). Radial fibril agglomerations of the S2 on transverse-fracture surfaces of tracheids of tension-loaded spruce and white fir. *Holz als Roh- und Werkstoff* **51**, 384.
- SHIGO, A.L. & TIPPETT, J. (1981). Compartmentalisation of decayed wood. Associated with *Armillaria mellea* in several tree species. United States Department of Agriculture. Forest Service. Research Paper NE-488, S. 20.
- SIEPMANN, R. & LEIBIGER, M. (1989). Über die Wirtsspezialisierung von *Armillaria*-Arten. *Eur. J. For. Path.* **19**, 334-342.
- SINCLAIR, W.A.; LYON, H.H. & JOHNSON, W.T. (1987). Diseases of trees and shrubs. Comstock Pub. Ass., Cornell University Press, Ithaca and London, S. 573.
- SITTE, P.; ZIEGLER, H.; EHRENDORFER, F. & BRESINSKY, A. (1991). Strasburger. Stuttgart-Jena-New York: Gustav Fischer Verlag. 33 Aufl., 1030 S.
- SREBOTNIK, E. & MESSNER, K. (1994). A simple method that uses differential staining and light microscopy to assess the selectivity of wood delignification by white rot fungi. *Applied and Environmental Microbiology* **60**, 1381-1386.
- STOCKMANN & HÄGGLUND, E. (1951). Chemistry of wood; New York, Academic Press. Zitiert in MEIER (1955).
- THOMPSON, N.S. (1983). Hemicellulose as a biomass resource, in: Wood and Agricultural Residues (E.J. Soltes, ed.). Academic Press, New York, 101-119.
- WAGENFÜHR, R. (1989). Anatomie des Holzes unter besonderer Berücksichtigung der Holztechnik, 4., neubearb. Aufl. ed. VEB Fachbuchverlag Leipzig, S. 334.
- WAGNER, W.W., & DAVIDSON, R.W. (1954). Heart rots in living trees. *Botanical Review* **20**, 61-134.
- WAHLSTRÖM, K., KARLSSON, J.-O., HOLDENRIEDER, O. & STENLID, J. (1991). Pectinolytic activity and isoenzymes in European *Armillaria* species. *Can. J. Bot.* **69**, 2732-2739.
- WARDROP, A.B. (1995). The formation and function of reaction wood. Editor: CÔTÉ, W.A., JR; in: Cellular Ultrastructure of Woody Plants; Syracuse University Press. 371-390.
- WARDROP, A.B. & ADDO-ASHONG, F.W. (1963). The anatomy and fine structure of wood in relation to its mechanical failure. *D.F.P. Reprint No.* **560**, 169-200.

- WERNER, T. & PECINA, H. (1995). Versuche zur Anwendung der Fluoreszenz-Spektroskopie in der Holztechnologie für die Bewertung von Pilzbefall in Holz. *Holz als Roh- und Werkstoff* **53**, 49-55.
- WHITNEY, R.D. (1995). Root-rotting fungi in white spruce, black spruce, and balsam fir in northern Ontario. *Can. J. For. Res.* **28**, 1209-1230.
- WHITTAKER, R.H. & LIKENS, G.E. (1973). Primary production: The biosphere and man. *Hum. Eco.* **1**, 357-369.
- WIELER, A. (1891). Über die Beziehungen zwischen Wurzel- und Stammholz. *Tharandter Forstl. Jb.* **41**, 143-171.
- WILDE, M. (1997). Baumkontrollen im Rahmen der Verkehrssicherungspflicht als Aufgabe kommunaler Verwaltungen. *Stadt und Grün* **7**, 500-505.
- ZABEL, R.; LOMBARD, F.F.; WANG, C.J.K. & TERRACINA, F. (1985). Fungi associated with decay in treated southern pine utility poles in the eastern United States. *Wood Fiber Science* **17**, 75-91.
- ZIMMERMANN, T. (1993). Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Zugbruchflächen von Fichtenholz. Diplomarbeit, Universität Hamburg. 91 S.
- ZIMMERMANN, T. & SELL, J. (1997). Das Feingefüge der Zellwand auf Querbruchflächen von längsbeanspruchten Laubhölzern. *Forschungs- und Arbeitsbericht* 115/35. EMPA Abteilung Holz.
- ZYCHA, H. (1970). Hallimasch ((*Armillaria mellea* Vahl ex Fr.) Kumm.) als Kernfäule-Erreger an Fichte (*Picea abies* Karst.) *Forstwiss. Centralbl.* **89**, 129-135.

7. Anhang

Ergebnisse der zweifaktoriellen Varianzanalyse:

- 1) Getestet wurde der Einfluß der Holzentnahmestelle (Wurzel- oder Stammholz) und der Inkubationszeit auf den durch den Pilz verursachten Gewichtsverlust. Zusätzlich floß das Ausgangsgewicht der Holzklötzchen als Kovariate ein:

Flammulina velutipes an Linde

	Signifikanz
Kovariate	0,088
Haupteffekte: Organ	0,399
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	0,185

Flammulina velutipes an Ahorn

	Signifikanz
Kovariate	1,000
Haupteffekte: Organ	0,364
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	0,327

Armillaria gallica an Ahorn

	Signifikanz
Kovariate	0,757
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	0,034 (*)

***Armillaria gallica* an Fichte**

	Signifikanz
Kovariate	0,817
Haupteffekte: Organ	0,019 (*)
Zeit	< 0,000 (**)
Org * Zeit	< 0,000 (**)

***Armillaria mellea* an Eiche**

	Signifikanz
Kovariate	0,151
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	0,003 (*)

***Armillaria mellea* an Fichte**

	Signifikanz
Kovariate	0,517
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	< 0,001 (**)

***Armillaria ostoyae* an Fichte**

	Signifikanz
Kovariate	0,200
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	< 0,001 (**)

***Armillaria ostoyae* an Buche**

	Signifikanz
Kovariate	0,079
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	0,001 (*)

***Ganoderm applanatum* an Linde**

	Signifikanz
Kovariate	0,588
Haupteffekte: Organ	0,025 (*)
Zeit	0,008 (*)
Org * Zeit	0,450

***Ganoderm applanatum* an Buche**

	Signifikanz
Kovariate	0,230
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Zeit	< 0,001 (*)
Org * Zeit	0,211

***Grifola frondosa* an Eiche**

	Signifikanz
Kovariate	0,011 (*)
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	< 0,001 (**)

***Grifola frondosa* an Linde**

	Signifikanz
Kovariate	0,589
Haupteffekte: Organ	0,153
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	0,100 (**)

***Pholiota squarrosa* an Buche**

	Signifikanz
Kovariate	0,034 (*)
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Zeit	< 0,001 (**)
Org * Zeit	< 0,001 (**)

***Pholiota squarrosa* an Fichte**

	Signifikanz
Kovariate	0,913
Haupteffekte: Organ Zeit	0,526 < 0,001 (**)
Org * Zeit	0,589

***Inonotus dryadeus* an Buche**

	Signifikanz
Kovariate	0,950
Haupteffekte: Organ Zeit	0,569 0,403
Org * Zeit	0,368

***Inonotus dryadeus* an Eiche**

	Signifikanz
Kovariate	0,536
Haupteffekte: Organ Zeit	< 0,000 (**) < 0,000 (**)
Org * Zeit	< 0,000 (**)

- 2) Getestet wurde der durch den jeweiligen Pilz verursachte Gewichtsverlust auf zwei verschiedenen Wirten unter Berücksichtigung von Wurzel- und Stammholz. Datenbasis bilden die Ergebnisse der zweiten Inkubationszeit.

***Flammulina velutipes* an Ahorn und Linde**

	Signifikanz
Haupteffekte: Organ Baumart	0,085 < 0,001 (**)
Org * Baumart	0,519

***Ganoderma applanatum* an Buche und Linde**

	Signifikanz
Haupteffekte: Organ	0,003 (*)
Baumart	0,025 (*)
Org *Baumart	0,154

***Pholiota squarrosa* an Buche und Fichte**

	Signifikanz
Haupteffekte: Organ	0,156
Baumart	0,173
Org *Baumart	3,78

***Grifola frondosa* an Eiche und Linde**

	Signifikanz
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Baumart	0,035 (*)
Org *Baumart	< 0,001 (**)

***Inonotus dryadeus* an Eiche und Buche**

	Signifikanz
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Baumart	< 0,001 (**)
Org *Baumart	< 0,001 (**)

***Armillaria gallica* an Ahorn und Fichte**

	Signifikanz
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Baumart	< 0,001 (**)
Org *Baumart	< 0,001 (**)

***Armillaria mellea* an Fichte und Eiche**

	Signifikanz
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Baumart	< 0,001 (**)
Org *Baumart	< 0,001 (**)

***Armillaria mellea* an Fichte und Buche**

	Signifikanz
Haupteffekte: Organ	< 0,001 (**)
Baumart	0,013 (*)
Org *Baumart	0,013 (*)