

Forschungsbericht FZKA-BWPLUS

**Die Erschließung von Bodensteinen durch
nährelementadsorbierende Gewebe – Bedeutung für
Status und nachhaltige Entwicklung der
Ernährungsbedingungen in Waldböden**

von

Friderike Oehler,
Ernst E. Hildebrand

Albert-Ludwigs-Universität Freiburg
Institut für Bodenkunde und Waldernährung

Förderkennzeichen: BWC 21016

Die Arbeiten des Programms Lebensgrundlage Umwelt und ihre Sicherung werden mit
Mitteln des Landes Baden-Württemberg gefördert

Juli 2005

Inhaltsverzeichnis

1	Abstract	1
2	Einleitung	2
3	Material und Methoden	5
3.1	Standorte und Probenentnahme	5
3.2	Anfertigung der Bodenanschliffe	6
3.3	Mikroskopie und Bildaufnahme	7
3.4	Datenaufnahme und Kategorisierung	10
3.5	Statistische Auswertungen	12
3.5.1	Deskriptive Statistik	12
3.5.2	Punkt-Raum-Statistik	12
4	Ergebnisse	17
4.1	Deskriptive Hyphenauswertung	17
4.2	Punkt- Raum- Statistik	20
4.3	Hyphenumgebung	24
5	Diskussion	27
5.1	Hyphenidentifizierung	27
5.2	Hyphenhäufigkeiten	28
5.3	Hyphenverteilung	29
5.3.1	Räumliche Hyphenaggregation	29
5.3.2	Einflußfaktoren des Hyphenwachstums	30
6	Zusammenfassung	33
	Literaturverzeichnis	35

1 Abstract

Healthy forest growth in the Black Forest, Germany, contradicts our expectations for what is an acidic soil environment, characterized by poor base saturation and low neutral cation availability in the fine soil. This leads to the assumption that a further source of plant-available nutrients exists.

By splitting gneiss fragments along inherent weathering planes, it can be observed that fungal rhizomorphs grow into the vermiculite-rich weathering material of these internal micro fissures. Thus, it is assumed that the weathering of coarse soil particles which are not considered in conventional soil analysis actually contributes significantly to tree nutrition through the penetration and nutrient extraction of fungi.

In order to investigate this hypothesis, undisturbed samples were taken from two forest stands in the Black Forest, Conventwald and Haslach, the latter exhibiting much better fine soil nutrient availability in terms of cation exchange capacity and base saturation. Polished sections from the different soil horizons were photographed at random points magnified to 500 times. Using GIS and spatial statistics, the digitalized photographs were analysed and used to describe the distribution of soil hyphae with respect to their micropedological environment. By this means, evidence was sought of soil microstructure influencing the growth of fungal hyphae.

As expected, hyphal density was found to decrease significantly with greater soil depth. Results for the 1.20 m deep B/C horizon show an average density of 4 hyphae/mm², although the heterogeneity of hyphal distribution in this depth is so high that the standard deviation of the different observation areas exceeds the average. The closer analysis of point patterns within these observation windows also indicates high variability in the spatial distribution of hyphae. Nonetheless, mean curves of empty space measurements and pair correlation functions show a uniform slight clustering of hyphae for A/B, B and B/C horizons as well as for both forest stands.

Hyphae show a clear preference for growing in fine soil. However, where sand grain sized particles constitute a greater proportion of soil volume, hyphae are also frequent in these coarse soil fragments. It was demonstrated that fungal hyphae tend to avoid coarse particles bigger than 2 mm, although it was also shown that they can penetrate these particles and thus reach the important nutrient pool within this fraction.

2 Einleitung

Sowohl innerhalb der Waldschadensforschung als auch im Rahmen der zwischen 1989 und 1992 bundesweit durchgeführten Bodenzustandserhebung (BZE) wird über teilweise alarmierende Zustände unserer Waldböden berichtet. Aufgrund natürlicher und anthropogen bedingter Säureinträge sanken die pH- Werte vieler Böden Mitteleuropas im 20. Jahrhundert signifikant (Ulrich 1985, Ulrich & Meyer 1987, v. Wilpert & Hildebrand 1994, Buberl et al. 1994). Der BZE zufolge haben drei Viertel aller deutschen Böden pH- Werte unter 3,8 (KCl) in den oberen 10 cm (Bredemeier 2001). Die Folgen der Bodenversauerung wurden vielfach untersucht und diskutiert. Als ökologisch bedeutsame Folgen sind dabei vor allem die Verschiebung der Austauschgleichgewichte im Boden und die damit einhergehende selektive Verarmung des Mineralbodens zu nennen (Hildebrand 1986). Sekundäre Folgen können die verminderte Besiedlung des Lebensraums Boden durch Mikroorganismen, Wurzeln und Bodentiere sein.

Besonders die Mittelgebirge sind von Säureinträgen aus Niederschlagsdepositionen betroffen. Im kristallinen Südschwarzwald sind die Böden von Natur aus sauer, d. h. pH-Werte über 5,5 sind aufgrund der natürlichen Kohlensäureaktivität nicht zu erwarten. Durch saure Depositionen sind die pH- Werte vielerorts weiter abgesunken und die Verfügbarkeit von Nährkationen ist stark zurückgegangen. Dementsprechend wäre eigentlich zu erwarten, dass in den aufstockenden Beständen Nährelementmängel auftreten. Es lassen sich in den mittleren Höhenlagen jedoch meist keine Mangelzustände, wie sie z. B. von Zöttl & Hüttl (1985) und Ulrich (1986) beschrieben wurden, erkennen.

Ein Grund hierfür könnte in der Analysemethode liegen, mit der das Nährelementpotential des Bodens üblicher Weise eingeschätzt wird. Da es sich hierbei um eine Analyse des homogenisierten Feinbodens handelt, gehen wichtige Informationen bezüglich der Bodenstruktur verloren. Bodenpartikel der Fraktion Feinkies oder größer, d. h. Bestandteile > 2 mm Durchmesser, werden komplett von der Analyse ausgeschlossen, da sie als irrelevant für die kurz- bis mittelfristige Nachlieferung von Nährstoffen gelten. Dabei wird missachtet, dass die Bodenstruktur und die Bodensteine sowohl den Nährstoff- als auch den Wasserhaushalt von Böden wesentlich beeinflussen.

Hildebrand (1987) beschreibt den Boden als Hohlraumssystem, in dem das Verhältnis von leicht wassererreichbaren Aggregatoberflächen zu den schwer erreichbaren Aggregatinnenvolumen die tatsächliche Verfügbarkeit von Nährelementen bestimmt. Eine versauerungsbedingte Verarmung an Nährkationen findet deshalb vor allem im Bereich der Grob- und weiten Mittelporen

statt.

Munn et al. (1987) und Poesen & Lavee (1994) führen verschiedene Eigenschaften der Grobfraktion im Boden auf. Sie berichten dabei sowohl über einen positiven Beitrag der Skelettfraktion zur Gesamtwasserspeicherkapazität von Böden (speziell im trockenen Klimabereich) als auch über einen Beitrag zum Nährstoffgehalt und zur Kationenaustauschfähigkeit der Böden. Rivard & de Kimpe untersuchten bereits 1980 die Grusfraktion von 12 aus Sandstein, Schiefer oder Tonstein hervorgegangenen Böden in Québec und stellten eine effektive Kationenaustauschkapazität (KAK_{eff}) des Grobbodens von bis zu 69 % der Gesamtkationenaustauschkapazität der Böden fest. Dabei führen die Autoren die hohe KAK_{eff} des Grobbodens zu grossen Teilen auf die beträchtliche Aufnahme organischen Kohlenstoffs in Form von organischen Säuren zurück. Ugolini et al. (1996) zeigten, dass der Grobboden von Standorten auf Sand- und Schluffstein in mediterranen Böden eine ökologisch relevante Kationenaustauschkapazität besitzt und damit erheblich zum verfügbaren Nährstoffreservoir beiträgt. 2001 maßen Ugolini et al. nicht nur im Vergleich zur Feinerde hohe Gehalte an Ca, Mg und K sowie eine hohe effektive Kationenaustauschkapazität des Grobbodens, sondern wiesen mittels Topfkulturen auch eine Aufnahme von Mg und K aus Gesteinsbruchstücken von 2 – 13 mm Durchmesser durch *Agrostis vulgaris* (Rotes Straußgras) nach. Die Mg- Aufnahmeraten aus dem Grobboden erreichten die gleiche Größenordnung wie die aus der Feinerde. Die K- Aufnahme aus den Gesteinsbruchstücken war zwar geringer als aus der Feinerde, andererseits aber dreifach so hoch als aus Quarzsand.

In Deutschland fanden Deutschmann et al. (1997) und Deutschmann & Ludwig (2000) mit Perkolations- und Batchverfahren einen signifikanten Beitrag des gemahlten Grobbodens zur Kationenaustauschkapazität des Gesamtbodens sowie eine hohe Pufferleistung des Grobbodens speziell im Unterboden. Für den Südschwarzwald belegen Untersuchungen von Heisner et al. (2004) und Raber et al. (2005) einen beträchtlichen Gehalt austauschbarer Neutralkationen in den unzerstörten Bodensteinen ($3\text{ cm} > \emptyset > 0.2\text{ cm}$) sowie eine Basensättigung, welche die des Feinbodens erheblich übertrifft.

All diese Untersuchungen lassen allerdings offen, in wieweit das zusätzliche Nährelementangebot aus dem Grobboden vom Baumbestand tatsächlich genutzt wird. Für die Feinwurzeln und Mykorrhizapilze, die primär die Funktion der Nährstoffaufnahme übernehmen, stellt sich der Boden ganz anders dar, als er in den oben genannten Versuchsreihen simuliert wird. In dieser Arbeit wird daher versucht, die tatsächliche Mikrostruktur des Bodens in die Überlegungen der Nährstoffverfügbarkeit von Böden miteinzubeziehen. Anhand mikroskopischer Aufnahmen werden Volumenanteile, Größe und räumliche Verteilung der verschiedenen Bodenkompartimente quantifiziert. Ein besonderes Augenmerk richtet sich dabei auf die Vorkommen von Mikroorganismen und insbesondere von Pilzhyphen innerhalb der räumlichen Struktur des Bodens. In wieweit sind die nährstoffreichen Bestandteile des Grobbodens den Mikroorganismen im

Größenbereich von 1 – 15 μm zugänglich? Wie sehr wird die Verteilung der Mikroorganismen im Boden durch die Bodenstruktur beeinflusst? Auf welche Weise lässt sich die natürliche Verteilung der Mikroorganismen im Boden untersuchen?

Der quantitative Ansatz in dieser Arbeit erweitert somit den Wissensstand einiger vorhergehender qualitativer Ergebnisse:

Egerton-Warburton et al. (2003) ermittelten anhand makroskopischer Untersuchungen die Hyphendichte in verschiedenen Tiefenstufen mittels Extraktion der Hyphen aus den natürlich gelagerten Bodenproben verschiedener Bodenhorizonte. Sie wiesen dabei eine Clusterung der Hyphen auf Makroebene nach, die mit physikalischen Barrieren negativ und mit Ca-, Mg- und K- reichen Bodenbereichen positiv korreliert.

Kohler (2001) entdeckte Mykorrhizapilzhypen sowohl in den mit Verwitterungsmaterial gefüllten Mikrokluft von Bodensteinen (Abbildung 1) als auch melanisierte Hyphen, die direkt – ohne erkennbare Verwitterungszonen – im Mineralverband der Steine wuchsen.



Abb. 1: Mikrokluft eines Bodensteins werden von Rhizomorphen besiedelt (KOHLENER, unveröff.)

3 Material und Methoden

3.1 Standorte und Probenentnahme

Zur Probennahme wurden zwei Standorte im Südschwarzwald ausgewählt: Zum einen der 160-jährige Buchen- Tannen- Mischbestand des Conventwalds im Forstbezirk Kirchzarten, zum anderen ein etwa 80- 100 jähriger Buchenbestand nahe Haslach im Kinzigtal. An beiden Orten entwickelten sich skelettreiche Braunerden auf biotitreichem, feinkörnigem Paragneis. Die Böden sind kalkfrei, wobei der Standort Haslach eine vor allem im Unterboden außergewöhnlich gute Basenversorgung des Feinbodens aufweist, während die Basensättigung des Conventwalds im gesamten Profil unter 10 % liegt (Abbildung 2, links). Die Kationenaustauschkapazität des Feinbodens ist im Conventwald im Oberboden besser einzustufen, sinkt jedoch im Tiefenprofil stetig ab und beträgt in 1,20 m Bodentiefe nur mehr 25 $\mu\text{molc/g}$. In Haslach nimmt die im Oberboden geringere Kationenaustauschkapazität ab einer Tiefe von 40 cm stark zu und erreicht in 1,20 m Tiefe Höchstwerte von 130 $\mu\text{molc/g}$ (Abbildung 2, rechts). Die pH-Werte in H_2O liegen im Conventwald zwischen 4,0 im Ah-Horizont und 4,6 in 1,40 m Tiefe und in Haslach zwischen 4,9 im Ah-Horizont und 5,9 in 1,40 m Bodentiefe.

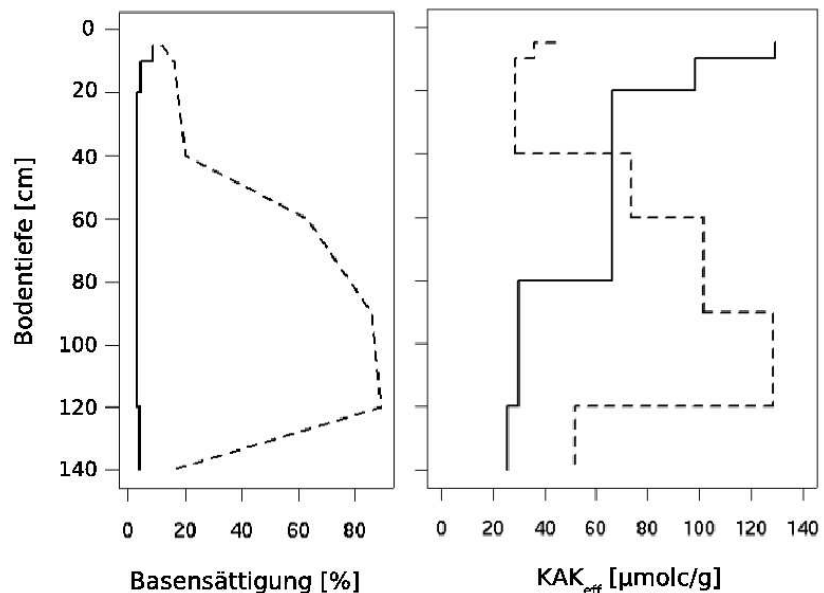


Abb. 2: Basensättigung und effektive Kationenaustauschkapazität des Feinbodens im Tiefenprofil, Conventwald (—) und Haslach (- - -), nach Daten von v. Wilpert & Zirlewagen (2004) und Kohler (2005, unveröff.)

An einem zufälligen Punkt im jeweiligen Bestand in Haslach und im Conventwald wurden mittels 200 ml Stechzylindern je 4 Proben aus den 4 Tiefenstufen Ah-, A/B-, B- und B/C-

Horizont entnommen: In Haslach waren dies die Tiefen 5 - 10 cm, 30 - 35 cm, 70 - 75 cm und 120 - 125 cm. Die Proben des Conventwalds stammen aus 5 - 10 cm, 20 - 30 cm, 50 - 60 cm und 110 - 120 cm Tiefe. Das Probenmaterial kann als typisch für gneisbürtige Böden strukturierter Mischwälder in den mittleren Höhenlagen des Südschwarzwalds angesehen werden, wobei der Standort Haslach eine gute bodenchemische Ausstattung repräsentiert, während der Standort Conventwald die nährstoffarmen Verhältnisse versauerter Böden widerspiegelt.

Bei der Probennahme wurden dichte Rhizomorphennetze auf inneren Oberflächen von Boden-steinen gefunden, die entlang von Verwitterungszonen durch geringen mechanischen Druck freigelegt werden konnten (Abbildung 3).



Abb. 3: Rhizomorphennetz in aufgebrochenem Paragneis, Conventwald

3.2 Anfertigung der Bodenanschliffe

Die Stechzylinderproben wurden sofort nach der Entnahme gekühlt und im mikropedologischen Speziallabor Th. Beckmann mit Glutardialdehyd (2,5 % in H₂O) fixiert. In dem externen Labor wurden die Proben unter Erhaltung des natürlichen Quellungs Zustands in einer aufsteigenden Acetonreihe entwässert und mit Epoxidharz ausgegossen. Nach dem vollständigen Aushärten des Harzes konnten die Proben mit einer Diamantsäge in je 12 Quader von ca. 46 mm x 22 mm x 5 mm Kantenlänge gesägt werden.

Im institutseigenen Labor wurden die Oberflächen der Quader mit Epoxidharz nachgetränkt, erneut gehärtet und mit einer Diamantsäge überstehendes Harz entfernt. Als Kühlmittel wurde bei allen Arbeitsschritten Erosionsöl (BP-Dielectric 200 T) anstatt H₂O dest. verwendet, um somit ein nachträgliches Aufquellen der Tonminerale an den Präparatoberflächen auszuschließen. In mehreren Arbeitsschritten wurden die Präparate mit Schleifpapier (P 120, P 240, P 600,

P 1200) geschliffen und mit Al_2O_3 -Pulver der Körnungsstufen $5\ \mu\text{m}$ und $1\ \mu\text{m}$ poliert, um so eine optimale Qualität der Anschliffe für die mikroskopische Durchmusterung zu erreichen. Als Fluoreszenzfarbstoff wurde, in Anlehnung an Altemüller (1989), Acridinorange in Lösung (1:1000) mit 10 %iger HCl gewählt. Vorversuche mit den Farbstoffen Berberinsulfat oder Calcofluor White M2R die Fluoreszenz des organischen Bodenmaterials zu erhöhen und damit die Unterscheidbarkeit von Pilzhypen und mineralischen Bodenbestandteilen zu verbessern, führten zu keiner deutlichen Verbesserung der Kontrastierung.

3.3 Mikroskopie und Bildaufnahme

Aus der Gesamtheit an mikroskopischen Präparaten wurden je 5 Anschliffe der B/C- Horizonte beider Standorte sowie je ein Anschliff des A/B- und B-Horizonts des Standorts Conventwald zufällig für die mikroskopischen Analysen ausgewählt. Die Anschliffe wurden mit einem Auflichtmikroskop (Leitz Medilux) mit angeschlossener CCD Digitalkamera (Typ CC-12) untersucht. Bei 500 facher Vergrößerung wurden einzelne Ausschnitte von $275\ \mu\text{m}$ Breite und $206\ \mu\text{m}$ Höhe der Anschliffoberflächen betrachtet. Unter Blauanregung und unter UV- Anregung wurden Bildaufnahmen in unterschiedlichen Tiefenschärfen erstellt. Dabei erscheinen die Tonminerale unter Blaulicht leuchtend gelb-orange, Steine dunkel gelbbraun; Poren dunkel gelbgrau bis fast schwarz und organisches Material rötlich braun. Unter UV- Licht sind die Tonminerale als heterogenes gelb-braunes Gemenge erkenntlich, Steine weisen einen braunen Farbton auf, Poren sind je nach Tiefe pflaumenblau, marineblau oder antrazhitfarben. Pilzhypen sind als kreis- oder ellipsenförmige Objekte mit einem Durchmesser von $1 - 15\ \mu\text{m}$ auszumachen. Unabhängig von dem gewählten Lichtfilter zeigen sich die melaninen Hyphen tief dunkelbraun mit einem schwarzen Rand, wohingegen die hyalinen Hyphen durch einen schwach bis stark leuchtenden gelben Rand erkenntlich sind (Abbildungen 4 und 5).

Mit Hilfe des zugehörigen Software Programms AnalySIS (Soft Imaging System GmbH, Version 3.2) wurden die unterschiedlichen Tiefenbereiche zu einheitlich scharfen Einzelbildern kombiniert. Auf jedem Schliff wurden an sieben zufälligen Probepunkten Bilder aufgenommen. Aus je 4 mal 4 aneinander grenzenden Bildern setzte sich ein Gesamtausschnitt von $0,91\ \text{mm}^2$ realer Fläche zusammen. Zusätzlich wurden Übersichtsbilder dieser Ausschnitte und ihrer Umgebung bei 100 facher Vergrößerung aufgenommen (Abbildung 6). Der Begriff „Bild“ wird sich im Folgenden nur noch auf die zusammengesetzten Gesamtbilder von $1100\ \mu\text{m}$ Breite und $824\ \mu\text{m}$ Höhe beziehen.

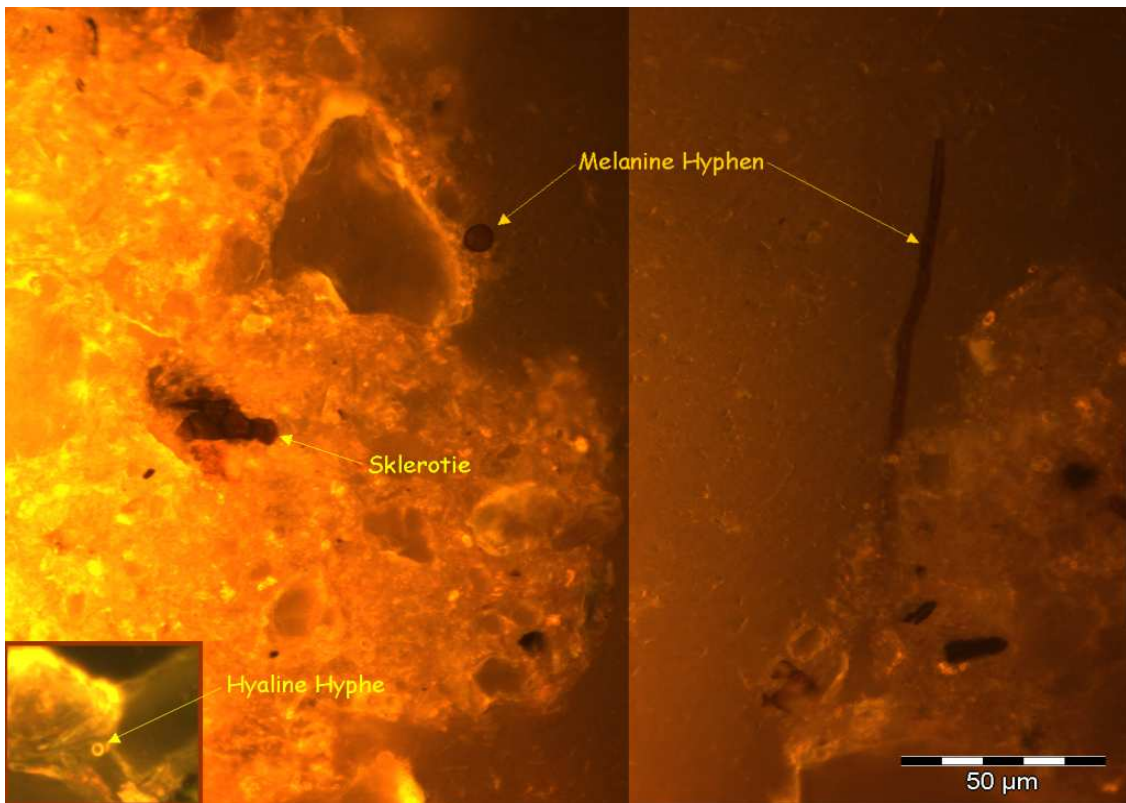


Abb. 4: Bildausschnitt eines Bodenanschliffs bei 500 facher Vergrößerung unter Blau- Anregung

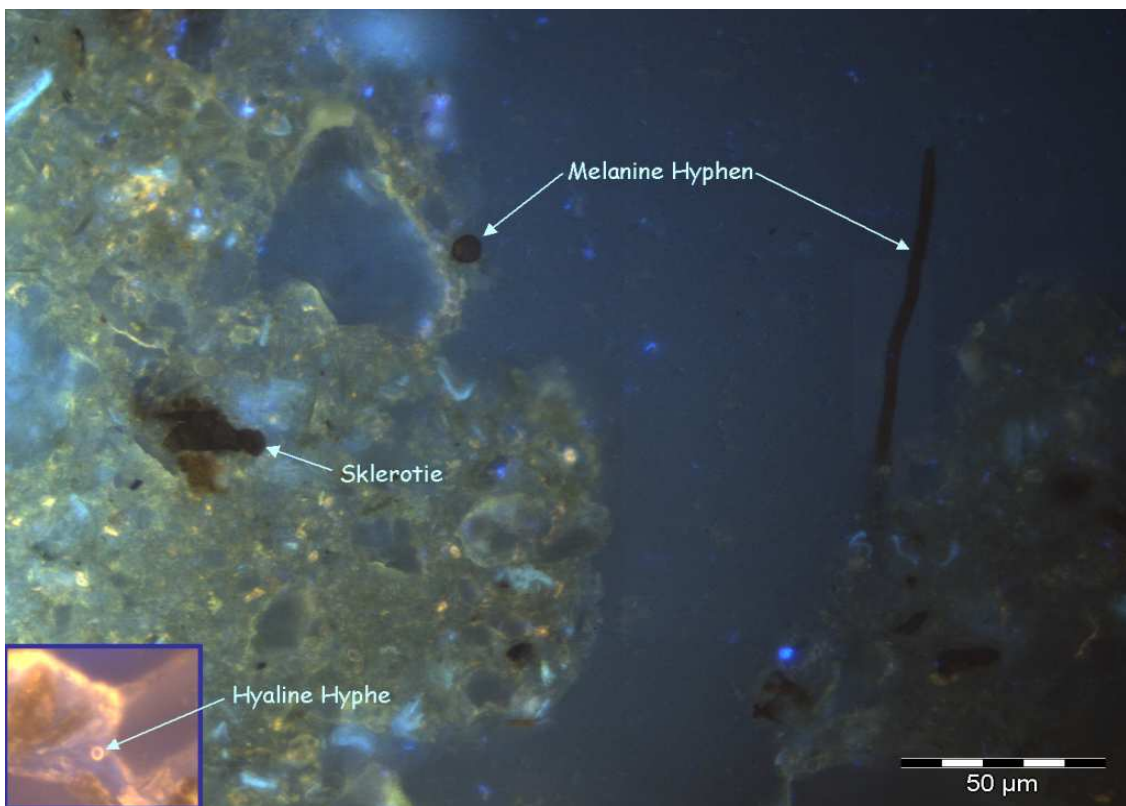


Abb. 5: Bildausschnitt eines Bodenanschliffs bei 500 facher Vergrößerung unter UV- Anregung

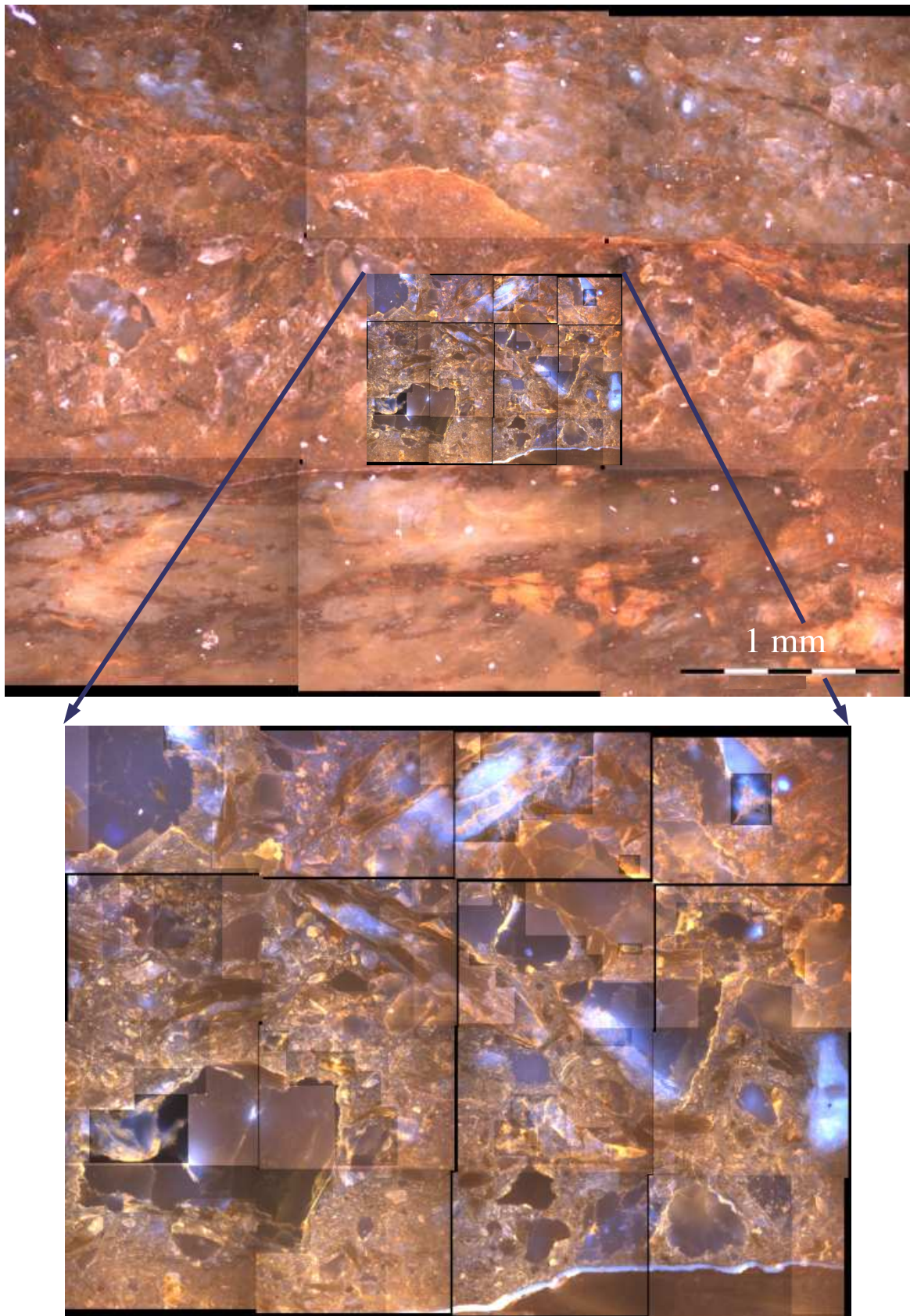


Abb. 6: Bildcluster und Übersichtsbild eines mikroskopierten Ausschnittes von einem Bodenanschliff aus dem Cv-Horizont einer Braunerde auf Paragneis (UV- Anregung)

3.4 Datenaufnahme und Kategorisierung

Die Bodenstruktur auf den Gesamtbildern wurde manuell mit dem Geographischen Informationssystem „GRASS“ (Geographic Resources Analysis Support System, Open Source (GNU GPL), Versionen 5.3 und 5.4) bei einer Auflösung von 5 Pixeln/ μm digitalisiert. Eine automatische Erkennung der Objekte war aufgrund unzureichender farblicher Differenzierung nicht möglich. Folgende Bodenkompimente wurden ausgewiesen: 1- Pore, 2- Porenmatrix, 3- Matrix, 4- Verwitterungszone, 5- Mineral ($< 2 \text{ mm}$), 6- Grobboden ($> 2 \text{ mm}$). Dabei ist zu beachten, dass die Bezeichnung „Mineral“ in dieser Arbeit nicht im engen mineralogischen Sinne verwendet wird, sondern es sind Grobbodenbruchstücke gemeint, also Partikel der Größe von Sand- und Grobschlufffraktion. „Matrix“ gilt als Synonym zu „Feinboden“ und weist die Bereiche fester Bodenbestandteile aus, die feiner als Grobschluff sind. Diejenigen Bildbereiche, in denen Feinboden und Porenraum fein strukturiert ineinander übergehen und daher nicht als getrennte Kompartimente digitalisierbar sind, werden zur Auswertung der Gesamtbilder als „Porenmatrix“ zusammengefasst. „Verwitterungszonen“ sind ausgewiesen, wo Minerale oder Grobboden bereits in einem fortgeschrittenen Stadium der Verwitterung vorliegen (Abbildung 7).

Die Pilzhyphen wurden ebenfalls manuell, mittels dem Bildanalyseprogramm „UTHSCSA Image Tool“ Version 3.0, in die Kategorien 10- Sklerotie, 20- melanine Hyphe oder 30- hyaline Hyphe eingeteilt. Zu jeder Hyphe wurden folgende Merkmale notiert: die X- und Y- Koordinaten des Hyphenschwerpunktes im Bild, der Farbwert als Rot- Grün- Blau- Wert, die Wahrscheinlichkeit der sicheren Hyphenerkennung, die Hyphendurchmesserklasse und die unmittelbare Bodenumgebung (Tabelle 1).

Die Wahrscheinlichkeitsklassen, 1 für eine gewisse Wahrscheinlichkeit, 2 für einige Wahrscheinlichkeit und 3 für eine hohe Wahrscheinlichkeit der korrekten Erkennung, wurden eingeführt, da die genaue Identifizierung der Hyphenobjekte von Unsicherheiten belastet war. In die Wahrscheinlichkeitsklasse 1 wurden somit Hyphen eingeordnet, die aufgrund ihrer kleinen Durchmesser, aufgrund ihrer unzulänglichen farblichen Abhebung von der direkten Umgebung oder aufgrund einer Unschärfe in der Umrissform nicht eindeutig waren. Die Wahrscheinlichkeitsklasse 2 enthielt ebenfalls Hyphen unzulänglicher farblicher Abhebung, die aber deutlich hohl erschienen und deren Umrissform vermuten ließ, dass es sich tatsächlich um Hyphen handelte. Mit der Wahrscheinlichkeitsstufe 3 wurden schließlich die Hyphen bewertet, die sich deutlich rund oder oval mit einem scharf definierten Rand und einer Hohlform zeigten und die sich außerdem scharf von ihrer Umgebung abgrenzen ließen. Eine weitere Klasseneinteilung erfolgte bei der Erhebung der Hyphendurchmesser. Beginnend mit der Klasse 1, die einem Durchmesser von $0 - 2 \mu\text{m}$ entspricht, steigen diese Klassenstufen in $2 \mu\text{m}$ Schritten auf. Die unmittelbare Umgebung der Pilzhyphen bezieht sich auf das Bodenkompiment, in dem der sichtbare Hyphenausschnitt lokalisiert wurde, unabhängig von der Flächenausdehnung des Kompartiments.

Tab. 1: Ausschnitt aus der Hyphendatenbank. X-Koordinate (X), Y-Koordinate (Y), RGB-Farbwerte (R G B), Hyphentyp (Typ), Durchmesserklasse (D) mit 1: $\leq 2 \mu\text{m}$, 2: $2 \mu\text{m} - \leq 4 \mu\text{m}$, unmittelbare Hyphenumgebung (U), Wahrscheinlichkeitsklasse (P) mit 1: 10 % - 40 %, 2: 40 % - 70 %, 3: $\geq 70 \%$, Bearbeiter (A). m=melanin, h=hyalin, min=mineral, mat=matrix, mipo=mikropore, mapo=makropore

X	Y	R G B	Typ	D	U	P	A
2384	4100	222 83 8	m	1	min	2	erner
2502	4001	164 92 8	h	2	min	1	erner
2188	3465	159 87 10	h	1	mat	1	erner
2980	3232	71 38 7	m	2	mipo	3	erner
3076	3229	90 48 7	m	1	min	3	erner
3125	3226	123 71 8	h	1	mat	2	erner
3026	3536	137 76 8	h	1	mat	1	erner
3509	3431	150 74 10	h	2	mat	1	erner
3556	3551	112 65 7	h	1	mapo	3	erner

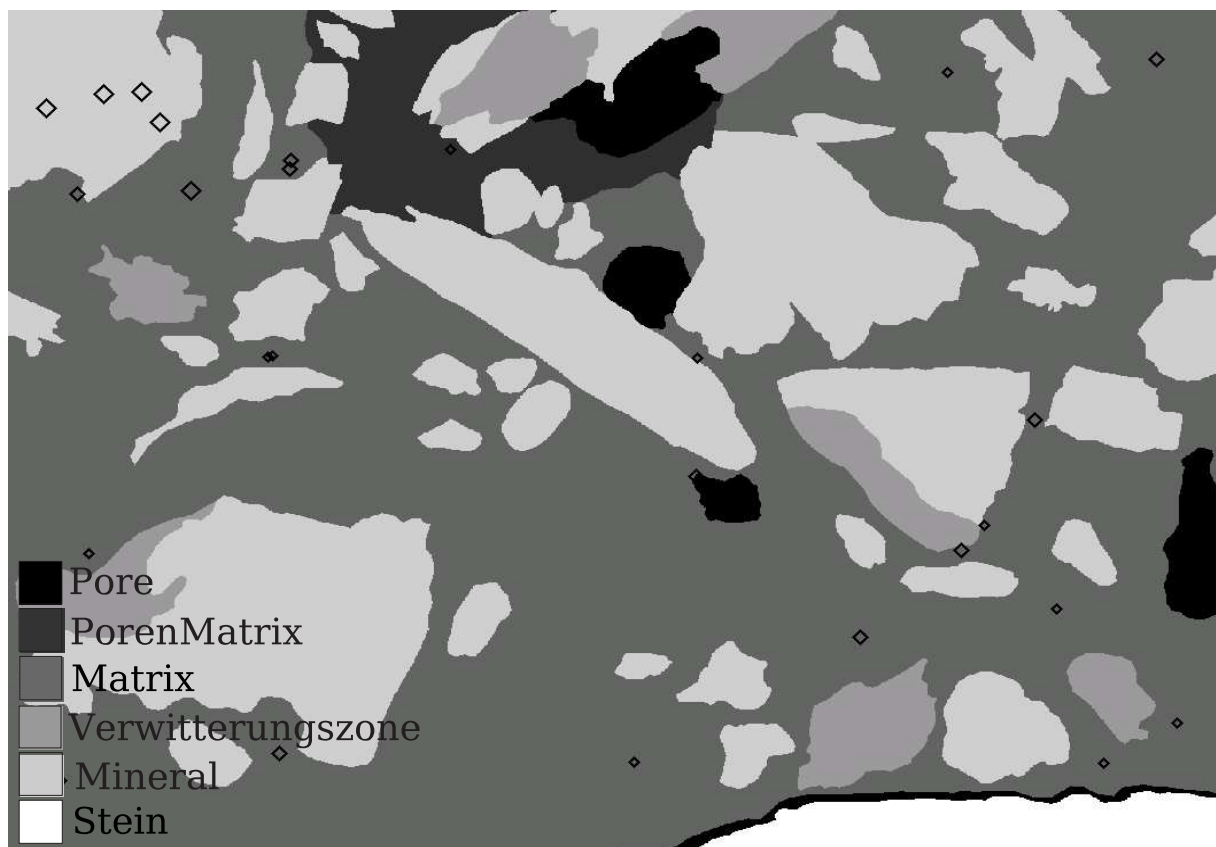


Abb. 7: Digitalisiertes und kategorisiertes Mikroskopbild ($1100 \times 824 \mu\text{m}^2$). \bullet Hyphen eingeschränkter Wahrscheinlichkeit, \circ Hyphen mittlerer Wahrscheinlichkeit, \diamond Hyphen hoher Wahrscheinlichkeit

3.5 Statistische Auswertungen

3.5.1 Deskriptive Statistik

Die Arbeiten konzentrieren sich auf die unterste Tiefenstufe, den B/C- Horizont. Untersucht wurden 5 Schliffe aus 1,20 m Tiefe des Standorts Conventwald und 5 Schliffe aus 1,20 m Tiefe des Standorts Haslach. Zusätzlich wurde 1 Schliff des B- Horizonts aus 55 cm Tiefe und einige Probeflächen eines Schliffs aus dem A/B- Horizont in 25 cm Tiefe des Conventwalds in die Auswertung einbezogen. Auf den Schliffen der B und B/C-Horizonte wurden 7 zufällige Probepunkte gewählt, an denen in der beschriebenen Weise $0,91 \text{ mm}^2$ große Bildflächen aufgenommen wurden. Aus dem A/B- Horizont wurden $4,8 \text{ mm}^2$ Fläche ausgewertet.

Zur Berechnung der Hyphenhäufigkeiten bzw. Hyphendichten pro mm^2 wurden die Daten der einzelnen Hyphen gewichtet mit der jeweiligen Wahrscheinlichkeitsklasse, d. h. Hyphen der Wahrscheinlichkeitsklasse 3 wurde der Faktor 1 zugeordnet, Hyphen der Klasse 2 der Faktor $2/3$ und Hyphen der Klasse 1 wurden nur zu $1/3$ in die Berechnungen der Hyphenhäufigkeiten einbezogen.

Die deskriptive Auswertung der Hyphendaten wurde hauptsächlich in dem Open Source Statistikprogramm R (The R Foundation for Statistical Computing, Version 2.0.1) und teilweise direkt in der MySQL-Datenbank (Version 4.0.21) vorgenommen.

3.5.2 Punkt-Raum-Statistik

Zur Charakterisierung der Verteilungsform von Pilzhyphen im mikropedologischen Raum bzw. auf der Anschliffsfläche wurden Verfahren der Punkt-Raum-Statistik angewandt. Dazu wurden aus den x- y- Koordinaten der Hyphenschwerpunkte Punktmuster gebildet, deren Punktfeld durch die Größe der Bildausschnitte von $824 \mu\text{m}$ Höhe und $1100 \mu\text{m}$ Breite vorgegeben war. Punktmuster können entweder in geklumpter, in regelmäßig verteilter oder in zufallsverteilter Form vorliegen, wobei auch Kombinationen verschiedener Verteilungsmuster auf unterschiedlichen Skalen möglich sind. In natürlichen, biologischen Populationen werden regelmäßige Verteilungsmuster i. d. R. nicht vorkommen; sie entstehen jedoch oft durch anthropogene Einwirkung, z. B. Abstände gepflanzter Bäume.

Hinsichtlich der Hyphenverteilung im Boden wird von v. Wilpert et al. (1996) folgende Hypothese postuliert: „Optimale Randbedingungen werden eine zufällige Hyphenverteilung bewirken. Je mehr die Ausbreitung von Hyphen durch limitierende Faktoren beeinflusst wird, desto mehr ist die Hyphenausbreitung auf wenige Areale beschränkt, in denen die Wachstumsbedingungen besser sind; d. h. die Hyphen erscheinen geclustert.“ Limitierende Faktoren können dabei sowohl mechanische Hindernisse, z. B. die schwer durchdringbaren Bestandteile des Grobbodens, sein als auch die Nährstoffarmut bestimmter Feindboden- und Porenbereiche.

Maße des Aggregierungszustands von Punktmustern, die auch als Eigenschaften zweiter Ordnung bezeichnet werden, sind z. B. das Leerheitsmaß ("point-to-nearest-event" measurement) und die Paarkorrelationsfunktion ("event-to-event" measurement). Das Leerheitsmaß eines stationären Punktprozesses wird von Stoyan & Stoyan (1994) als die "sphärische Kontakt- Verteilungsfunktion" beschrieben und ist die kumulative Verteilungsfunktion F des Abstandes eines zufällig ausgewählten Punktes im Raum zum nächsten Punkt des Punktmusters.

$$F(r) = \{\rho(0, \phi) \leq r\} \quad (r \geq 0)$$

mit $\rho = \text{kürzeste Euklidische Distanz von } 0 \text{ zu } \phi$
 $\phi = \text{einfacher Punktprozess}$
 nach (Baddeley & Gill 1997)

Die Schätzung von F fasst somit statistisch die Größe der Leerräume im Punktmuster zusammen, d. h. der Räume, in denen unterhalb eines bestimmten Abstandes r keine Hyphe angetroffen wird.

Die Paarkorrelationsfunktion (PKF) wird ebenfalls von Stoyan & Stoyan (1994) beschrieben. Sie ist von Ripley's K- Funktion abgeleitet und berechnet alle möglichen Punktabstände des Punktmusters, deren Dichte, die Produktdichte $\varrho(r)$, durch die mittlere Punktdichte ($\lambda = \text{Anzahl der Punkte im Punktmuster} / \text{Flächengröße des Punktfeldes}$) im Quadrat geteilt wird.

$$g(r) = \frac{\varrho^{(2)}(r)}{\lambda^2} \quad (r \geq 0) \quad (2) \text{ Eigenschaft zweiter Ordnung}$$

Sie beschreibt also die Abstandshäufigkeiten im Punktmuster.

Die Eigenschaften zweiter Ordnung zeigen Variation und Korrelation im geschätzten Punktmuster durch den Vergleich mit einem theoretischen Poisson- Punktprozess. Im homogenen Poisson- Punktprozess herrscht vollständige räumliche Zufälligkeit, d. h. alle Ereignisse sind unabhängig voneinander, gleichmäßig über die gesamte begrenzte Fläche verteilt. Mit anderen Worten: Die Ereignisse treffen überall auf der Fläche mit der gleichen Wahrscheinlichkeit ein, und sie beeinflussen sich nicht gegenseitig, weder in dem sie sich abstoßen -Regelmäßigkeit der Ereignisse- noch anziehen -Clusterung der Ereignisse- (Cressie 1993). Ein Vergleich der explorativen Punktmuster mit dem stationären, räumlich homogenen, Poisson- Punktprozess zeigt die Intensität der Aggregierung von Ereignissen auf (Abbildung 8). Die hypothetische poissonverteilte Abstandshäufigkeit der Paarkorrelationsfunktion ist immer 1.

Für die Verteilungsfunktionen von Ereignissen im Punktfeld stehen verschiedene Schätzer der empirischen Daten zur Verfügung, die sich hauptsächlich in der Art und Weise ihrer Grenzwertkorrektur oder Gewichtung der Funktionen unterscheiden. Grenzwertkorrekturen müssen vorgenommen werden, da durch die fixe Begrenzung der Punktfelder systematische Fehler in

der Berechnung der nächsten Punktabstände entstehen.

Durch die Gewichtung der Daten mit dem EPANECHNIKOV- Kernel- Schätzer wird eine kontinuierliche Schätzung der Paarkorrelationsfunktion, trotz der begrenzten Zahl an Punktabständen im empirischen Muster, gewährleistet. Je weiter die geschätzten Punktabstände von den tatsächlich vorhandenen Abständen im Muster abweichen, desto geringer werden sie gewichtet (Schack-Kirchner et al. 2000 und Hirsch et al. 2000 nach Stoyan & Stoyan 1994). Die Bandbreite des Kernel-Schätzers wurde genau nach den Empfehlungen von Stoyan & Stoyan (1994) gewählt. Systematische Fehler am Rand des Punktfeldes wurden durch die "translation correction" (Baddeley & Turner 2005b nach Stoyan & Stoyan 1994) vermieden, die in ihrer Anwendung von Hirsch et al. (2000) erklärt wird. In der vorliegenden Arbeit konnten jedoch keine Unterschiede zwischen den beiden von Stoyan & Stoyan (1994) vorgeschlagenen Methoden der "translation correction" und Ripley's isotropischer Randkorrektur festgestellt werden. Für die Berechnung des Leerheitsmaßes wird häufig der sogenannte "reduzierte Stichproben"-Schätzer oder "Grenzmethode"- Schätzer (Ripley 1991) benutzt. Dieser vermeidet einen systematischen Fehler, indem nur Punkte, die eine gewisse Entfernung zum Rand des Punktfeldes aufweisen, betrachtet werden. Hierdurch reduziert sich jedoch die Anzahl der in die Schätzung eingehenden Ereignisse erheblich. Aus diesem Grund wurde in der vorliegenden Arbeit der von Baddeley & Gill (1997) empfohlene Kaplan- Meier- Schätzer vorgezogen, der auf dem Kontinuum aller Beobachtungen im Punktfeld basiert und sich in Testreihen als der in den meisten Situationen effizientere Schätzer erwies; gleichwohl Baddeley & Gill (1994) bemerken, dass die Abweichungen zwischen dem "reduzierte Stichproben"- Schätzer und dem Kaplan- Meier- Schätzer im Allgemeinen gering sind.

Abbildung 8 auf Seite 16 ist ein Beispiel dafür, wie die Schätzer des Leerheitsmaßes den Aggregierungszustand verschiedener Hyphenverteilungen wiedergeben. Dabei ist das Leerheitsmaß folgendermaßen zu interpretieren: Beispielsweise bedeutet ein Funktionswert $F(r) = 0.6$ bei einem Abstand zur nächsten Hyphe von $r \leq 220 \mu m$, dass auf 60 % der untersuchten Teilfläche von jedem beliebigen Punkt aus, eine Hyphe in höchstens 220 μm Entfernung zu finden ist, wohingegen zufällige Kreise von 220 μm Durchmesser auf 40 % der Fläche hyphenleer sind. Liegt der Funktionswert der theoretischen Poisson- Verteilung bei selbem Abstand r über dem Schätzwert des Punktmusters, so ist der Anteil leerer Fläche hier geringer. Das geschätzte Punktmuster zeigt sich gegenüber dem zufällig verteilten Poisson- Punktprozess aggregiert. Nehmen dagegen die "Punkt-zu-Hyphe"- Abstände im geschätzten Prozess höhere Werte als die Poisson- Verteilung an, so neigt das Wachstum der Hyphen zur Regelmäßigkeit. Mischformen treten dann auf, wenn sich Cluster aus aggregierten Hyphen bilden, die ihrerseits jedoch zufällig verteilt vorliegen. Abbildung 8, Mitte, zeigt ein Punktmuster, bei dem im Abstandsbereich 100 - 250 μm mit einer geringeren Wahrscheinlichkeit Hyphen anzutreffen sind als bei einer zufälligen Verteilung. Im Abstandsbereich $< 100 \mu m$ Durchmesser sind Hyphen jedoch genauso häufig wie im zufällig verteilten Punktmuster und ab einem Radius von ca. $> 250 \mu m$

wird, von jedem Punkt der Fläche aus, mit Sicherheit eine Hyphe angetroffen.

Die räumlichen Auswertungen erfolgten teils in R mit der Erweiterung „spatstat“ (Baddeley & Turner 2005a, b) teils in GRASS, wobei beide Programme miteinander verknüpfbar sind. Auch ein Datenbankanschluss war für beide Programme gegeben. Schnittstellen zwischen R, GRASS und MySQL wurden gegebenenfalls mit Gawk (GNU Awk 3.1.4) programmiert.

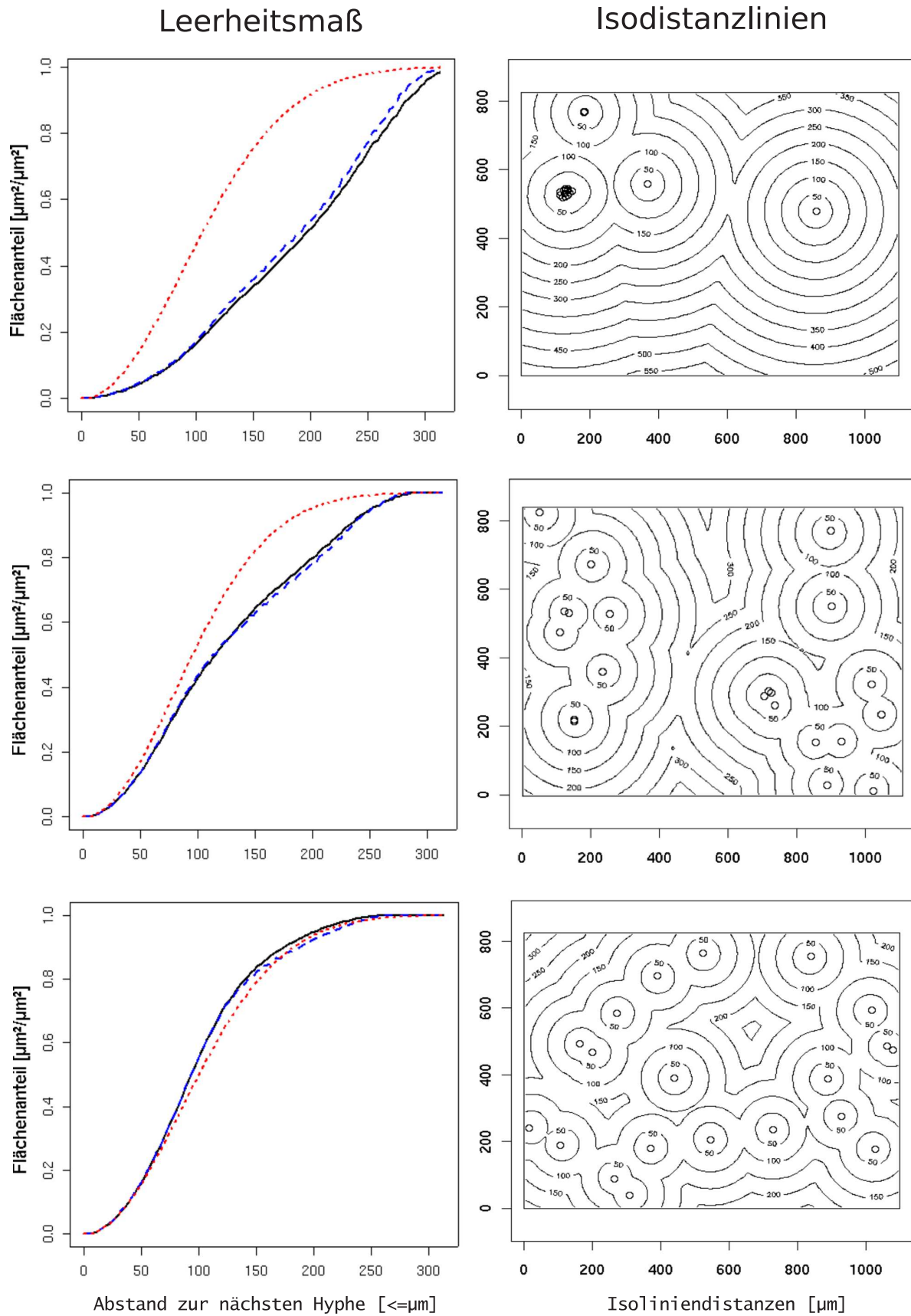


Abb. 8: Das Leerheitsmaß (links) als Schätzfunktion der Klumpungsintensität von Punktmustern (rechts). — Kaplan-Meier-Schätzer, - - - "reduzierte Stichproben"-Schätzer, ··· Theoretischer Schätzer der Poissonverteilung. Oben: Starke Klumpung, Mitte: Teilweise Klumpung, Unten: Zufällige Verteilung.

4 Ergebnisse

4.1 Deskriptive Hyphenauswertung

Insgesamt wurden auf den 70 x 0,91 mikroskopierten Quadratmillimetern der B/C- Horizonte 445 Pilzhypfen ausgezählt, 184 für Haslach und 261 für den Conventwald. Dabei entfallen 106 Hypfen auf die Wahrscheinlichkeitsklasse 3 (hohe Wahrscheinlichkeit), 129 Hypfen sind der Klasse 2 (mittlere Wahrscheinlichkeit) und 210 Hypfen der Klasse 1 (geringere Wahrscheinlichkeit) zuzuordnen. Tabelle 2 zeigt eine Gegenüberstellung der nach Wahrscheinlichkeit gewichteten und der absoluten Hypfenzahlen. Im B und B/C- Horizont reduzieren sich die absoluten Zahlen um 40 % durch die Gewichtung, während die gewichteten Hypfenzahlen im A/B- Horizont nur 25 % unter den absoluten Werten liegen. Melanine Hypfen wurden in der Wahrscheinlichkeit ihrer sicheren Identifizierung besser bewertet als hyaline Hypfen. Sklerotien waren zu 86 % eindeutig unter dem Mikroskop zu erkennen.

Nachfolgend werden nur noch die gewichteten Zahlen dargestellt werden, die Grundlage der deskriptiven Auswertungen sind. Die Berechnungen in Tabelle 3 entsprechen daher nur den in der letzten Spalte von Tabelle 2 aufgeführten Werten.

Tab. 2: Anzahl identifizierter Hypfen der Standorte Conventwald (I) und Haslach (II); abs = absolute Anzahl, wgh = gewichtete Anzahl, n = Anzahl der untersuchten Bilder

			hyalin		melanin				gesamt	
					Hyphen		Sklerotien			
			abs	wgh	abs	wgh	abs	wgh	abs	wgh
I	A/B	n=5.25	42	26.0	34	29.3	25	21.0	101	76.3
	B	n=7	143	83.0	6	3.0	0	0	149	86.0
	B/C	n=35	227	127.3	22	16.7	12	10.7	261	154.7
II	B/C	n=35	161	94.0	23	13.3	0	0	184	107.3
gesamt		n=82	573	330.3	85	62.3	37	31.7	695	427.3

In Tabelle 3 sind die ermittelten Hyphendichten je mm² für die Standorte Conventwald und Haslach dargestellt. Auffallend ist die deutliche Abweichung des Mittelwertes von dem Median im B und B/C- Horizont, die eine linksschiefe Verteilung der Hyphendichten widerspiegelt.

Tab. 3: Durchschnittliche Anzahl Hyphen pro Quadratmillimeter Anschliffsfläche. Median, Mittelwert (MW), Standardabweichung (SD), Minimum (Min), Maximum (Max); n = Anzahl der untersuchten Bilder

		Conventwald			Haslach
		A/B n=5.25	B n=7	B/C n=35	B/C n=35
Hyaline Hyphen (mm^{-2})	Median	5.9	9.9	2.2	1.1
	MW	6.1	13.1	4.0	3.0
	SD	4.5	5.8	5.8	4.5
	Min	0.7	7.7	0.0	0.0
	Max	13.7	22.8	27.9	18.0
Melanine Hyphen und Sklerotien (mm^{-2})	Median	5.9	0.4	0.0	0.0
	MW	10.2	0.5	0.9	0.4
	SD	7.9	0.4	2.2	1.1
	Min	2.6	0.0	0.0	0.0
	Max	22.2	1.1	9.2	6.3
Hyphen Gesamt (mm^{-2})	Median	16.2	10.3	2.9	2.2
	MW	16.3	13.6	4.9	3.4
	SD	5.7	6.0	6.5	4.5
	Min	9.8	8.5	0.0	0.0
	Max	25.5	23.2	27.9	18.0

Für beide Standorte gleichermaßen gilt: Während nur wenige Bildausschnitte eine hohe Anzahl Hyphen pro Flächeneinheit aufweisen, ist die Hyphendichte an sehr vielen Probepunkten gering. Die Minimal- und Maximalwerte liegen weit auseinander. 17 der insgesamt 70 mikroskopierten Bildausschnitte der B/C- Horizonte enthalten keine Hyphen. Die Hälfte der Bilder enthält höchstens 2 Hyphen, nur auf einem Drittel (Conventwald) bzw. einem Viertel (Haslach) der Bilder sind mehr als 4 Hyphen zu sehen. Lediglich auf einem Zehntel der Probenflächen der B/C-Horizonte wurden mehr als 9 Hyphen gefunden. Entsprechend ist den Standardabweichungen, die für den B/C- Horizont sowohl für Haslach als auch für den Conventwald über den Mittelwerten liegen, eine hohe Heterogenität der Hyphenvorkommen in diesem Horizont zu entnehmen.

Die Abnahme der Hyphendichte mit der Bodentiefe ist offensichtlich (Tabelle 3 und Tabelle 4). Dabei ist die Standardabweichung im B/C- Horizont bei niedrigerer Hyphendichte und trotz viel größerer Untersuchungsfläche höher als im A/B und B- Horizont. Während melanine Hyphen und Sklerotien einen großen Teil der Gesamthyphenzahl im A/B- Horizont ausmachen, ist ihr Anteil an der Hyphendichte des B und B/C-Horizonts gering (Tabelle 4). Speziell Sklerotien kommen in den tieferen Bodenhorizonten nur äußerst selten vor.

Tab. 4: Hyphen/mm² in den Bodenhorizonten des Conventwaldes (mw = Mittelwert, sd = Standardabweichung). Untersuchte Flächengröße: 4,8 mm² A/B- Horizont, 6,3 mm² B- Horizont, 31,7 mm² B/C- Horizont

	Bodentiefe	hyalin		melanin				gesamt	
		mw	sd	Hyphen		Sklerotien		mw	sd
				mw	sd	mw	sd		
A/B	20-30 cm	6.1	4.5	5.9	6.1	4.3	6.2	16.3	5.7
B	50-60 cm	13.1	5.8	0.5	0.4	0	0	13.6	6.0
B/C	110-120 cm	4.0	5.8	0.5	1.8	0.3	1.2	4.9	6.5

Die melaninen Hyphen weisen in der Regel größere Durchmesser als die hyalinen Hyphen auf. Die Durchmesser der melaninen Hyphen erstrecken sich über das gesamte Spektrum von 1 bis > 14 μm , wobei Durchmesser zwischen 2 und 6 μm überwiegen (Abbildung 9). Melanine Hyphen mit Durchmessern > 6 μm liegen zumeist in Form von Rhizomorphen vor. Für die hyalinen Hyphen ergibt sich eine äußerst linksschiefe Verteilung der Durchmesserklassen: Zwei Drittel der hyalinen Hyphen sind feiner als 2 μm , knapp ein Drittel haben Durchmesser zwischen 2 und 4 μm und nur 2 % fallen in die Klasse 4 - < 6 μm .

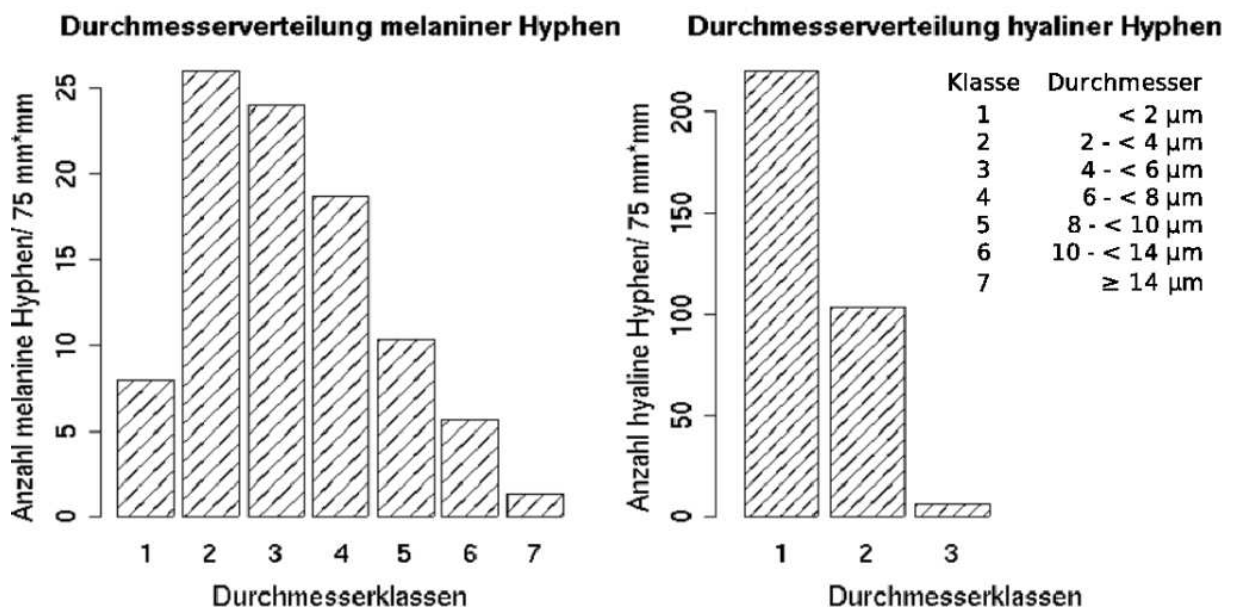


Abb. 9: Die Durchmesserverteilung melaniner Hyphen und Sklerotien (links) sowie hyaliner Hyphen (rechts) in Böden

4.2 Punkt- Raum- Statistik

Zur Auswertung des räumlichen Verteilungsmusters der Hyphen wurden nur diejenigen Mikroskopbilder berücksichtigt, die mindestens 10 Hyphen beinhalten. Ein Vergleich der Punktmuster dieser Hyphenbilder zeigt zunächst eine Bandbreite an Mustern, die von zufälligen, beinahe zur Regelmäßigkeit tendierenden, Verteilungen bis zu sehr stark geklumpten, also dicht zusammenliegenden, Hyphen (Kap. 3, Abbildung 8) reicht.

Die mittlere Hyphenverteilung im Boden erweist sich gegenüber der Poisson- Punktverteilung als leicht geclustert (Abbildung 10 und Abbildung 11). Die steil abfallende Paarkorrelationsfunktion weist auf eine Clusterung der Hyphen vor allem in kleinen Abstandsbereichen hin. Dabei lassen sich nur minimale Unterschiede zwischen der mittleren Hyphenverteilung der Bodenhorizonte, A/B-, B- und B/C- Horizont (Abbildung 10), für den Conventwald erkennen. Lediglich in Abstandsbereichen von $30 - 70 \mu\text{m}$ lässt sich anhand der Paarkorrelationsfunktion eine stärkere Clusterung der Hyphen des B/C- Horizonts im Vergleich zum A/B- und B- Horizont feststellen. Entsprechend zeigt das Leerheitsmaß, dass ein zu 100 % sicheres Antreffen einer Hyphe im B/C- Horizont auch bei großen Radien $> 400 \mu\text{m}$ nicht zu erwarten ist.

Im Vergleich der Hyphenverteilung des B/C- Horizonts der beiden Standorte Haslach und Conventwald (Abbildung 11) ergeben sich ebenfalls nur sehr geringe Unterschiede. Allein die Hyphenabstände der Paarkorrelationsfunktion von $30 - 80 \mu\text{m}$ scheinen im Conventwald geringfügig häufiger aufzutreten als in Haslach.

In Abbildung 12 wurden die Mikroskopbilder nach der durchschnittlichen Größe der Bodenpartikel klassifiziert. Partikel, deren Äquivalenzdurchmesser kleiner als $63 \mu\text{m}$ und damit kleiner als Feinsand waren, wurden aus der Berechnung der mittleren Partikelgröße der Bilder ausgeschlossen, da ein Einfluß dieser feinen Partikel auf das Hyphenwachstum nicht erwartet wurde. Dem mittleren Leerheitsmaß ist zu entnehmen, dass die Hyphen in Bildern der Klasse 1 (mittlere Partikelgröße $63 \mu\text{m} - 163 \mu\text{m}$) nur wenig aggregiert wachsen. Bei einer Partikelgröße von $163 \mu\text{m} - 263 \mu\text{m}$ (Klasse 2) nimmt die Wahrscheinlichkeit, Hyphen weniger als $300 \mu\text{m}$ von einem zufälligen Punkt im Beobachtungsfenster entfernt zu finden, bereits leicht ab. Stark geklumpt treten die Hyphen dort auf, wo die mittlere Partikelgröße über $263 \mu\text{m}$ (Klasse 3) liegt. Zu 20 % befinden sich hier selbst in einem Umkreis von $400 \mu\text{m}$ um einen zufälligen Punkt auf der Schliffoberfläche keine Hyphen.

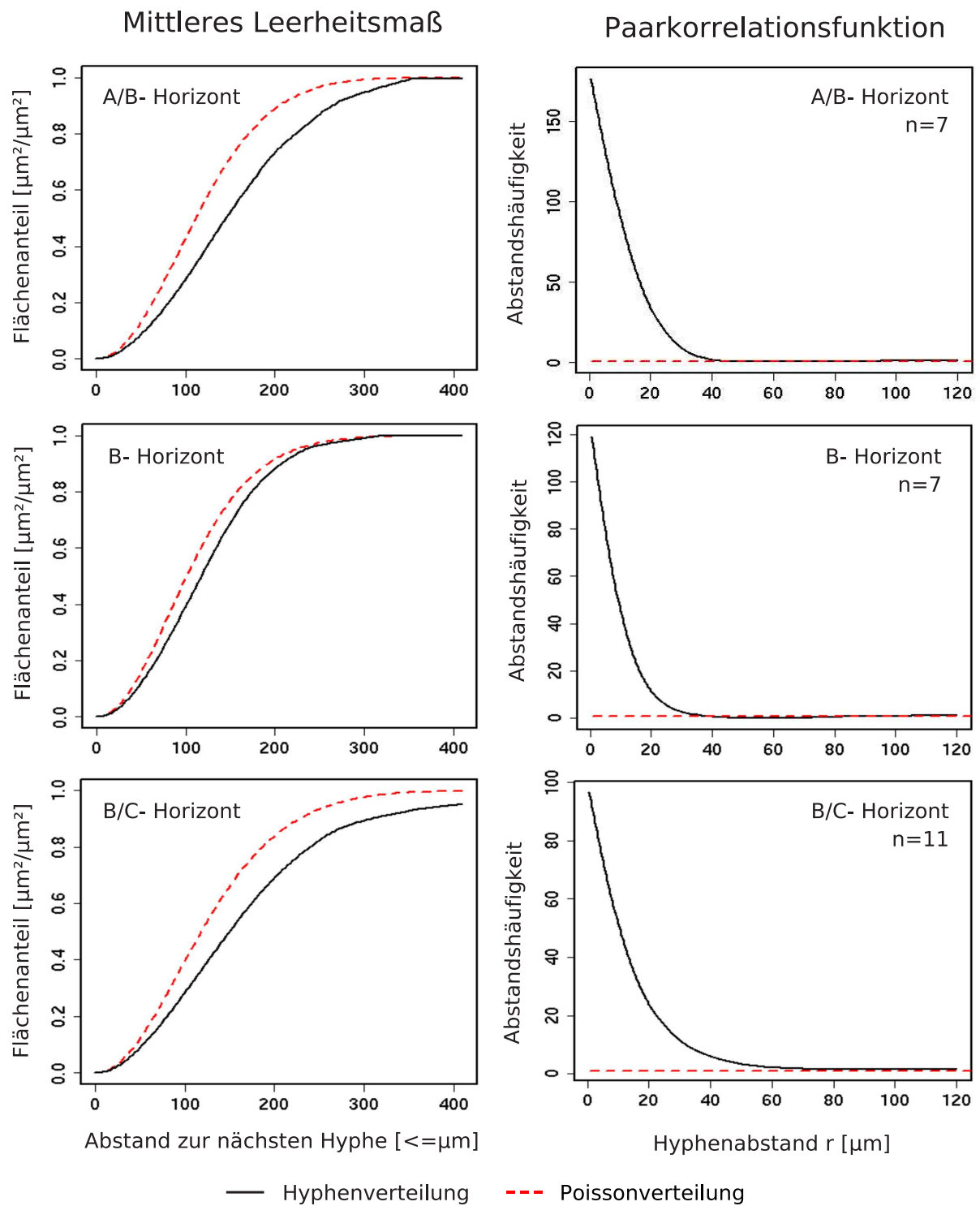
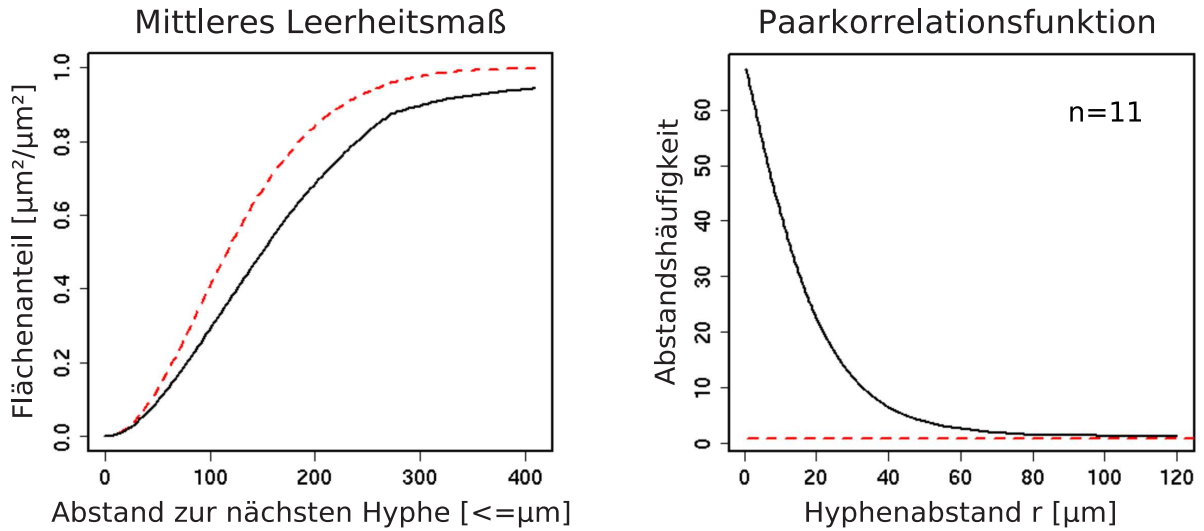
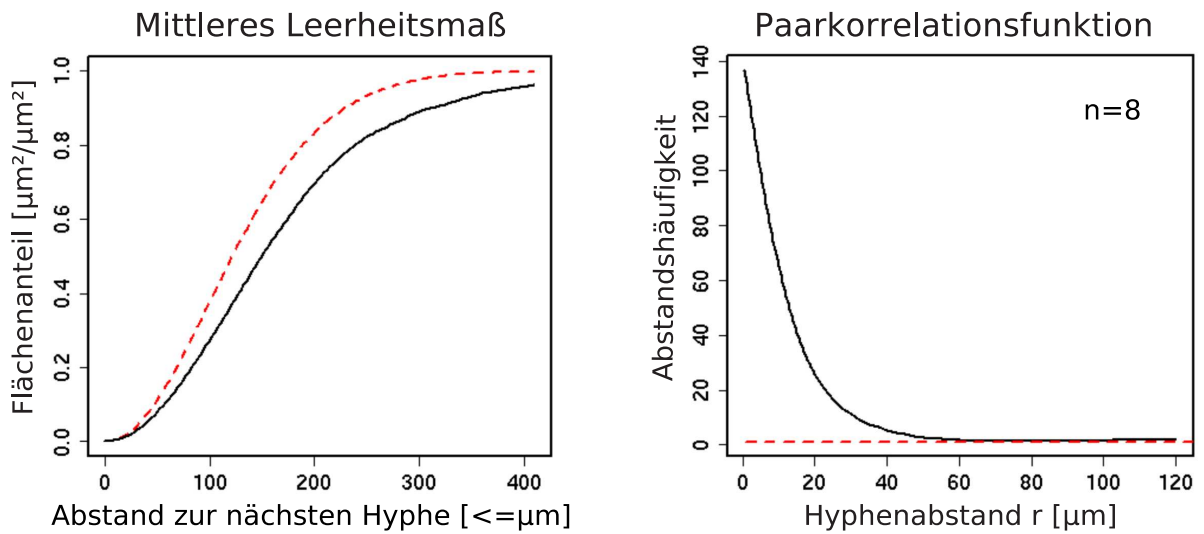


Abb. 10: Leerheitsmaß und Paarkorrelationsfunktion als Maße der Hyphenverteilung im A/B-, B- und B/C- Horizont des Conventwalds. n = Anzahl der untersuchten Punktmuster

Conventwald – B/C Horizont



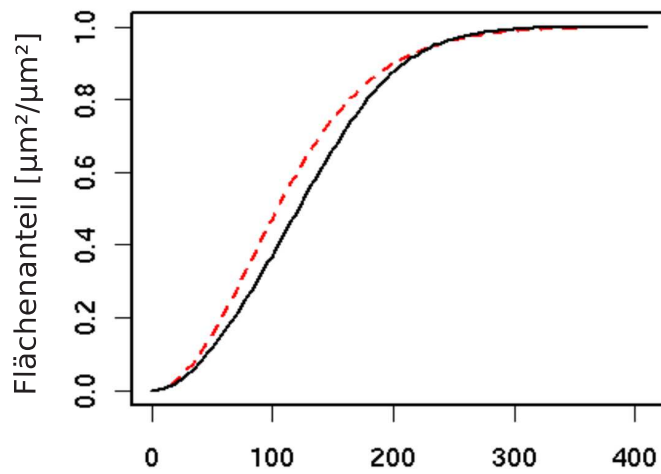
Haslach – B/C Horizont



— Hyphenverteilung - - - Poissonverteilung

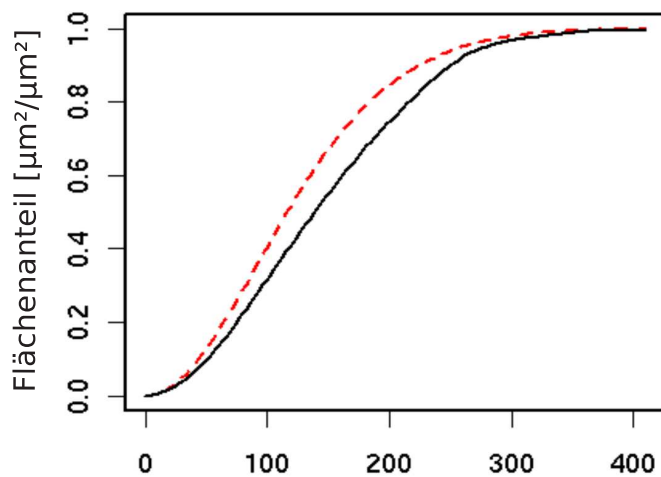
Abb. 11: Leerheitsmaß und Paarkorrelationsfunktion als Maße der Hyphenverteilung im B/C-Horizont der Standorte Conventwald und Haslach. n = Anzahl der untersuchten Punktmuster

Mittleres Leerheitsmaß



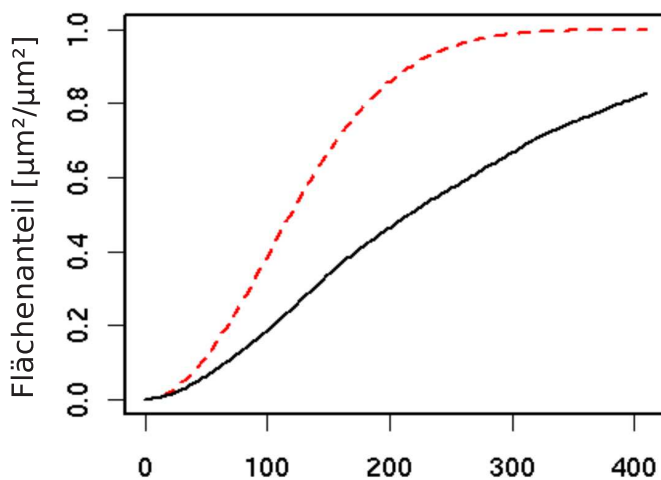
Klasse 1

Mittlere Partikelgröße:
63 – 163 μm
Äquivalenzdurchmesser
n=5



Klasse 2

Mittlere Partikelgröße
163 - 263 μm
Äquivalenzdurchmesser
n=9



Klasse 3

Mittlere Partikelgröße
> 263 μm
Äquivalenzdurchmesser
n=5

— Hyphenverteilung
- - - Poissonverteilung

Abb. 12: Vergleich der Hyphenverteilung auf Bildern des B/C- Horizonts klassifiziert nach mittlerer Partikelgröße. n = Anzahl der untersuchten Punktmuster

4.3 Hyphenumgebung

In den Abbildungen 13 und 14 sind für die Standorte Haslach und Conventwald die Verteilung der Bodenstrukturelemente dargestellt (links) sowie deren relative Frequentierung durch Pilzhypen (rechts). Dabei ist zu beachten, dass das summarisch als „Porenmatrix“ ausgeschiedene Strukturelement, das in dieser Auflösung nicht separierbare Poren- und Matrixbereiche vereint, bei der höher aufgelösten Analyse der individuellen Hyphenumgebung häufig als Pore klassifiziert wurde.

Am Standort Haslach ist der Grobbodenanteil in 1,20 m Tiefe mit 16 % verhältnismäßig gering, jedoch nimmt die Fraktion der Mineralpartikel in Grobschluff- und Sandkorngröße einen umso größeren Anteil an. Stark verwitterte Grobpartikel und die feine Bodenmatrix sind zu einem Fünftel auf den Anschliffsoberflächen vertreten, die zusammengefassten Bereiche Pore und Porenmatrix zu 27 %. Es lässt sich anhand der unmittelbaren Hyphenumgebungen also eindeutig eine Bevorzugung der Poren sowie eine Diskriminierung des Grobbodens ablesen. Die stärker verwitterten Bestandteile des Feinbodens werden gegenüber den größeren Mineralen leicht favorisiert.

Der Conventwald weist im B/C- Horizont einen Grobbodenanteil von über 40 % auf, ein weiteres Fünftel wird von Grobbodenbruchstücken der Grobschluff- und Sandkorngröße eingenommen. Verwitterte Bodenbestandteile sind ebenfalls zu einem guten Fünftel an den Flächenanteilen der Anschliffe vertreten, während Pore und Porenmatrix 15 % ausmachen. Noch stärker als am Standort Haslach zeichnet sich anhand des Hyphenwachstums in 1,20 m Tiefe des Conventwaldes eine Vermeidung des Grobbodens ab. Im Gegensatz zu Haslach werden hier jedoch der Feinboden, sowohl Grobbodenbruchstücke als auch die feinere Bodenmatrix, stark überproportional besiedelt. Porenräume sind für das Hyphenwachstum als indifferent anzusehen.

Im Vergleich der Tiefenstufen des B- und des B/C- Horizontes am Standort Conventwald fällt zunächst auf, dass die untersuchte Schlifffläche des B- Horizontes keinen Grobboden (> 2 mm) beinhaltet und wesentlich strukturärmer als die Schliffe des B/C- Horizontes ist. Selbst der Anteil an Grobschluff- und Sandkörnern ist mit 7 % niedrig. Zwei Drittel der Schlifffläche bestehen aus Feinmaterial, weitere Flächenanteile aus Porenraum. Die Pilzhypen in 50 - 60 cm Bodentiefe wachsen mit offensichtlicher Präferenz in der Matrix. Die Porenräume scheinen nur schwach besiedelt zu sein, während die wenigen Mineralpartikel entsprechend einer zufälligen Hyphenverteilung als Wuchsraum angenommen werden.

Haslach – B/C Horizont

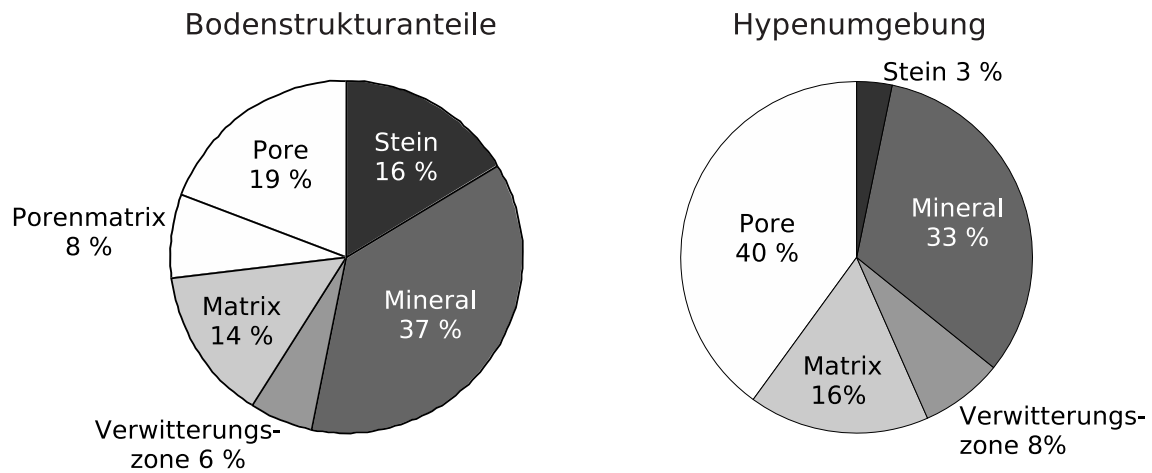
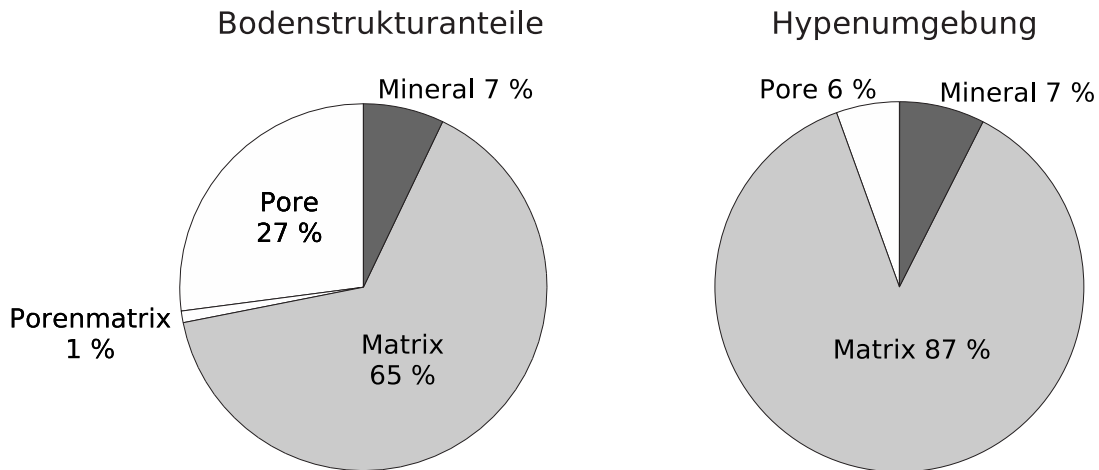


Abb. 13: Mittlere Flächenanteile der Bodenkompimente (links) sowie prozentuale Anteile der unmittelbaren Hyphenumgebung (rechts) im B/C- Horizont des Standortes Haslach. Stein = Grobbodenbestandteile > 2 mm, Mineral = intakte Grobschluff- und Sandkörner, Verwitterungszone = stark verwitterte Grobschluff- und Sandkörner, Matrix = Feinboden $\leq 20 \mu\text{m}$, Porenmatrix = fein strukturierter Poren-Matrix-Übergangsbereich

Conventwald - B Horizont



Conventwald - B/C Horizont

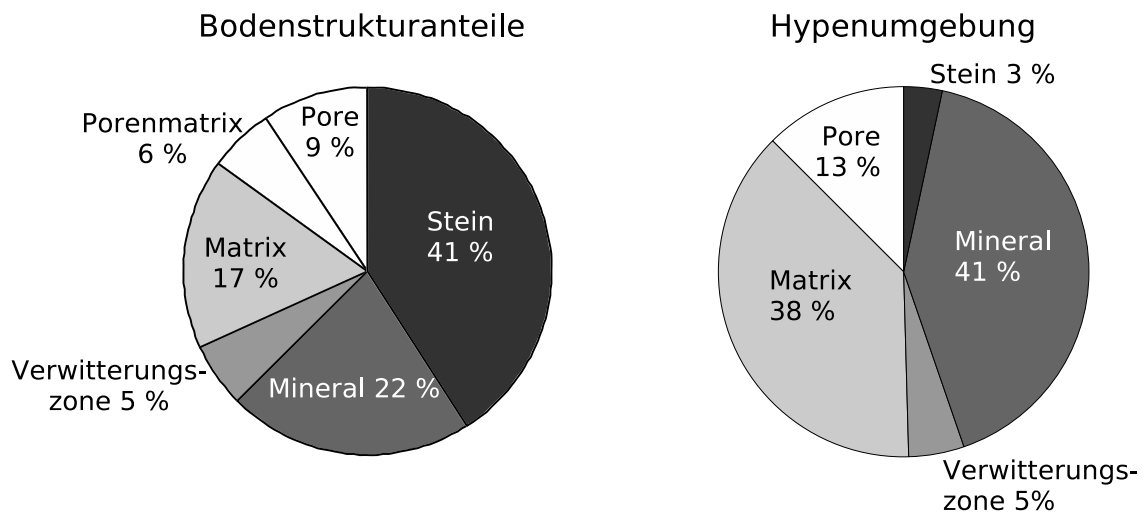


Abb. 14: Mittlere Flächenanteile der Bodenkompartimente (links) sowie prozentuale Anteile der unmittelbaren Hyphenumgebung (rechts) in B- und B/C- Horizont des Standortes Conventwald. Stein = Grobbodenbestandteile > 2 mm, Mineral = intakte Grobschluff- und Sandkörner, Verwitterungszone = stark verwitterte Grobschluff- und Sandkörner, Matrix = Feinboden $\leq 20 \mu\text{m}$, Porenmatrix = fein strukturierter Poren-Matrix-Übergangsbereich

5 Diskussion

5.1 Hyphenidentifizierung

Mit der vorliegenden Untersuchung werden zum ersten Mal natürliche Verteilungsmuster von Mykorrhizapilzhyphen in unterschiedlich strukturierten Böden quantifiziert. Der methodische Ansatz der Identifizierung von Pilzhyphen auf Bodenanschliffen ist ebenfalls neu. Aus diesem Grund müssen methodische Fehlerquellen in die Ergebnisinterpretation miteinbezogen werden:

Ein Problem der Mikroskopie von Pilzhyphen in ihrer natürlichen Umgebung liegt in der mangelnden farblichen Differenzierbarkeit von Hyphen und anderen Bodenelementen. Die Durchführung von Färbeversuchen konnte nicht in jedem Fall eine zweifelsfreie Identifikation von Hyphen generieren. Auch der Literatur (Jensen 2004, Dickson et al. 2003, Jende 2001, Jensen et al. 1998, Morgan et al. 1991 und Altemüller 1989) war keine geeignetere Methode der Anfärbung von Bodenanschliffen zu entnehmen. Folglich war es nicht möglich, Pilzhyphen mit Hilfe einer automatisierten Bildanalyse auf den bei 500 facher Vergrößerung mit dem Auflichtmikroskop aufgenommenen Digitalfotos zu erkennen. Auch aus den RGB- Farbwerten der manuell aufgenommenen Hyphen ließ sich keine Automatisierungsmöglichkeit ableiten.

Die Identifizierung der Pilzhyphen erwies sich somit als zeitaufwändig und nicht immer zweifelsfrei. Außerdem war sie der Subjektivität der Bearbeiter unterworfen. Um den subjektiven Einfluss der Bearbeiter auf die Datenerhebung zu minimieren, wurden regelmäßige, gemeinsame Schulungseinheiten abgehalten und die Fachkenntnis anerkannter Wissenschaftler der Mykologie und Mineralogie zu Rate gezogen. Durch die Einteilung und anschließende Gewichtung der Hyphen mit der Wahrscheinlichkeit ihrer korrekten Identifizierung konnte der durch mangelnde Erkennbarkeit entstandene Fehler weiter reduziert werden.

Der Unterschied zwischen gewichteten und ungewichteten Hyphenanzahlen fiel im A/B- Horizont geringer aus als im B und B/C- Horizont. Darin spiegelt sich die sehr viel einfachere Identifizierung der Hyphen in den oberen Bodenhorizonten wieder. Desgleichen zeigt die Gewichtung eine bessere Erkennbarkeit der melaninen im Vergleich zu den hyalinen Hyphen. Allerdings muss hierbei beachtet werden, dass bei der Identifizierung der melaninen Hyphen besonders vorsichtig vorgegangen wurde, da diese aufgrund ihrer dunklen, braunschwarzen Färbung mit Eisen-Mangan-Konkretionen verwechselt werden konnten. Fe-Mn-Konkretionen waren, in unterschiedlichen Formen und Größen, sehr häufig auf den Anschliffen vorhanden. Aus diesem Grund wurden Objekte, bei denen eine Verwechslungsgefahr bestand, nicht berück-

sichtigt. Die Anzahl melaniner Hyphen wird dadurch, speziell im kleinen Durchmesserbereich, möglicher Weise unterschätzt.

5.2 Hyphenhäufigkeiten

Die Ergebnisse zeigen, dass das Auftreten von Pilzhyphen im B/C- Horizont, in über einem Meter Tiefe, selten ist. Gleichzeitig bestätigt sich aber, dass Mykorrhizapilzhyphen den Boden auch in Bereichen erschließen, wo Wurzeln oder Feinwurzeln kaum mehr anzutreffen sind. Das gilt sowohl für ihr Vorkommen in tiefen Bodenschichten als auch für das Eindringen in mineralische Partikel, die selbst Feinstwurzeln auf Grund ihrer Größe unzugänglich sind. Da in über einem Meter Tiefe kaum organisches Material zur Verwertung durch saprophytische Pilze verfügbar ist, ist es sehr wahrscheinlich, dass es sich bei den gefundenen Hyphen um Mykorrhizapilze handelt.

Die Verteilung der Pilzhyphen in den B/C- Horizonten der untersuchten Standorte ist, auf der Ebene der untersuchten Bildgröße, sehr heterogen: Während auf den untersuchten Schlifften vielerorts keine oder nur sehr wenige Hyphen zu finden sind, treten sie an einigen, nur Millimeter davon entfernten Stellen, in größeren Mengen auf. Ebenso unterscheidet sich das Probenkollektiv der verschiedenen Schliffe untereinander mit einer Bandbreite von durchschnittlichen 1 – 7 Hyphen/mm². Wird zusätzlich die Heterogenität des Bodens innerhalb eines Bestandes betrachtet, so wird klar, dass die Pilzhyphen in Bodentiefen über einem Meter äußerst ungleichmäßig verteilt sind: Dichte Hyphencluster werden durch riesige Leerräume getrennt.

Im B- und A/B- Horizont nimmt die Heterogenität der Hyphenzahlen pro mm² und Untersuchungsfläche bedeutend ab. Trotz dem für den B- und A/B- Horizont eine deutlich kleinere Fläche untersucht wurde als für den B/C- Horizont, lässt sich hier eine im Verhältnis zum Mittelwert geringere Standardabweichung verzeichnen. Dies ist zum Einen auf die bessere Erkennbarkeit der Hyphen in den oberen Horizonten zurückzuführen, zum anderen auf die dort wesentlich grössere Hyphendichte.

Für die Hyphendichte des B/C- Horizonts scheinen die Unterschiede der Standorte Haslach und Conventwald eine bedeutsame Rolle zu spielen. So ist die Hyphendichte im wesentlich saureren und schlechter Nährstoff versorgten Conventwald in 1,20 m Tiefe deutlich höher als in Haslach, wo der Boden in 1,20 m Tiefe sehr gut basenversorgt ist. Melanine Hyphen kommen in dieser Bodentiefe auf beiden Standorten sehr selten vor, Sklerotien wurden in Haslach keine gefunden.

Der Einfluß der Nährelementverfügbarkeit des Standorts auf die Hyphendichte wird von Raber (2005, mündl. Mitteilung) bestätigt. In eigenen Untersuchungen konnte Raber (2005, mündl. Mitteilung) signifikante Hyphenvorkommen im Grobboden nur auf nährstoffarmen Standorten

nachweisen, und nur an diesen Standorten fand auch eine Ausbildung von Sklerotien durch die Mykorrhizapilze statt.

Insgesamt ist das viel größere Vorkommen melaniner Hyphen und Sklerotien im A/B- Horizont, gegenüber B- und B/C- Horizont, sehr auffallend und nicht allein durch die bessere Erkennbarkeit der Pilze sowie das geringere Vorhandensein von Fe-Mn-Konkretionen im Oberboden erklärbar. Melanin wird zum Schutz gegen widrige Umgebungseinflüsse und zur Stärkung der Struktur in die Hyphen eingelagert. So könnte der höhere Anteil melaniner Hyphen und Sklerotien im A/B- Horizont dem Schutz gegen die niedrigeren pH- Werte sowie größeren Schwankungen der Temperatur- und Feuchtwerte in den oberen Bodenschichten zuzuschreiben sein. Gleichzeitig könnte die Melanisierung der Zellwände die Ausbreitung des Pilzes in günstigere Umgebungen erleichtern (Henson et al. 1999). Dass melanine Hyphen selbst im A/B- Horizont schwächer als hyaline Hyphen vertreten sind, ließe sich unter anderem damit erklären, dass die Einlagerung von Melanin die Verzweigung der Hyphen wahrscheinlich reduziert, d. h. weniger Spitzenmeristeme pro melaniner Hyphe gebildet werden (Henson et al. 1999) Generell scheint eine Melanisierung der Hyphen nicht unbedingt für das Pilzwachstum notwendig zu sein. Henson et al. (1999) weisen darauf hin, dass die Pigmentierung der Hyphen gegebenenfalls sogar von ihrer Umgebung direkt beeinflusst sein kann.

Die Durchmesservertelung der in dieser Arbeit aufgenommenen Pilzhypen deckt sich mit der Darstellung der Hyphendurchmesservertelung von Schack-Kirchner et al. (2000), die ebenfalls eine linksschiefe Häufigkeitsvertelung mit deutlichem Überhang kleiner Hyphendurchmesser von 1,5 - 2,5 μm aufzeigen. Die Autoren differenzieren nicht zwischen hyalinen und melaninen Hyphen, da der ausgebrachte Mykorrhizapilz *Laccaria amethystina* Huds. offensichtlich nur hyaline Hyphen ausbildet.

Die kleinen Durchmesser der Hyphen erschweren zweifelsohne die korrekte Datenaufnahme, da die Erkennbarkeit der Objekte dieser Größenordnung bei 500 facher Vergrößerung an ihre Grenzen stößt. Andererseits lässt sich eine stärkere Vergrößerung nur bei der Mikroskopie von Dünnschliffen anstelle der hier vorgezogenen Anschliffe erreichen und es würde durch die Vergrößerung des Maßstabs die Größe der im selben Zeitrahmen untersuchten Fläche reduziert.

5.3 Hyphenvertelung

5.3.1 Räumliche Hyphenaggregation

„Evidence of spatial non-randomness in ecology is rather a rule than the exception“ (Perry et al. 2002). Dieses Zitat bestätigt sich in der vorliegenden Untersuchung. Zwar zeigen sich die Hyphen in einzelnen Beobachtungsfenstern durchaus nahezu zufällig verteilte, die meisten Punktfelder weisen jedoch eine mittlere bis sehr starke Aggregation der Hyphen auf. Durchgehend ist eine extreme Clusterung in den sehr kleinen Abstandsbereichen der Punktmuster

zu verzeichnen.

Eine gewisse Aggregation der Hyphen im μm - Bereich ist schon deshalb unvermeidbar, da es sich um die Ausläufer von Pilzen handelt, die zu großen Teilen miteinander vernetzt sind. Diese Tatsache allein dürfte das Ausmaß der vorgefundenen Aggregation jedoch nicht erklären, zumal sich im Vergleich der einzelnen Beobachtungsfenster große Unterschiede in der Verteilungsform zeigen. Mittelwertfunktionen zur Charakterisierung der Hyphenabstandsverteilung von Horizonten oder Standorten scheinen auf dieser Maßstabsebene der Datenerhebung nicht geeignet, um den Einfluß der Bodenstruktur auf die Hyphenverteilung aufzudecken; die Unterschiede der einzelnen Fenster werden hierbei nivelliert. Einen Einfluß der Bodenstruktur auf das Hyphenwachstum lässt sich aber aus der Gruppierung der Hyphenmuster nach der mittleren Mineralgröße der Mikroskopbilder ablesen (siehe Kap. 5.3.2). Es zeigt sich dabei eine deutliche Clusterung der Hyphen in Bildern, deren mittlere Partikelgröße mindestens einem Äquivalenzdurchmesser von Mittelsand entspricht. Bodenbestandteile ab dieser Größenordnung scheinen also vermieden zu werden.

Die sehr kleine Skala der Datenaufnahme führt dazu, dass die einzelnen Beobachtungsflächen nicht groß genug sind, um eine vernetzungsunabhängige Verteilung der Hyphenstränge aufzuzeigen. Es ließ sich dieser Nachteil im Rahmen des Projekts nicht vermeiden, da ohnehin schon an der obersten Grenze der Auflösung gearbeitet wurde, bei der die sehr kleinen Hyphen gerade noch erkennbar sind. Sicherlich wäre ein Skalensprung auf weitere Ebenen höchst interessant, um das Hyphenwachstum innerhalb von Beständen darzustellen. Der Aufwand von Untersuchungen auf diesen Ebenen wäre jedoch sehr hoch. Die in der vorliegenden Arbeit gewählte Vergrößerung ist eine Gratwanderung zwischen sicherer Hyphenerkennung und größt möglicher untersuchter Anschlifffläche. Solange nicht Fortschritte bezüglich der Automatisierung der Mikroskoparbeiten erzielt werden, ist eine Erweiterung der Aufnahmen auf Bestandesebene mit dieser Mikroskala nicht möglich.

5.3.2 Einflußfaktoren des Hyphenwachstums

Wie den Abbildungen 13 und 14 auf den Seiten 25 und 26 zu entnehmen ist, hängt das Wachstum der Pilzhyphen stark von der chemischen Ausstattung der Standorte sowie von der Bodenstruktur ab. Am Standort Haslach, wo eine optimale Basenversorgung und eine hohe effektive Kationenaustauschfähigkeit des strukturreichen Bodens in 1,20 m Tiefe gegeben ist, halten sich die Pilzhyphen mit Vorliebe in den Porenbereichen auf, in denen die Belüftungs-, Feuchte- und Nährstoffsituationen in einem ausgewogenen Verhältnis zueinander stehen. Im Gegensatz dazu sind die Hyphen am Standort Conventwald weitestgehend im Feinboden angesiedelt, obgleich der Gasaustausch im Feinboden schlechter als in den Porenbereichen ist. An diesem sehr nährelementarmen Standort dürfte jedoch vor allem der Nährstoffmangel den limitierenden Faktor darstellen, weshalb der Feinboden ($< 2 \text{ mm}$) trotz der -gegenüber dem

Porenraum- schlechteren Belüftungssituation als Wuchsort der Hyphen die entscheidende Rolle spielt. Während im B- Horizont des Conventwalds eine eindeutige Präferenz der Feinbodenmatrix ($< 20 \mu\text{m}$) festzustellen ist, werden im B/C- Horizont, wo dieses Feinmaterial einen geringen Volumenanteil einnimmt, auch die gröberen Schluff- und feinen Sandkörner sehr häufig besiedelt.

Grobbodenpartien $> 2 \text{ mm}$ Durchmesser werden auf beiden Standorten von den Pilzhypen eindeutig vermieden. Eine Unterschätzung der Pilzhypen in Grobboden und Mineralen ist zwar wahrscheinlich, da diese oft dunklen Bodenkompimente das sichtbare Licht nur wenig reflektieren und Pilzhypen deshalb ungleich schwieriger visuell zu erkennen sind als in Porenraum oder Feinboden, dennoch ist die Diskriminierung der groben Bodenbestandteile offensichtlich. Die mechanische Barriere, die diese Gneisbruchstücke darstellen, sowie die Sauerstoffarmut im Inneren dieser Festkörper hält die Hyphen von einem freien Wachstum ab.

Diese Schlußfolgerung wird auch von Abbildung 12 auf Seite 23 nahe gelegt. Hier scheinen Partikel ab der Mittelsandfraktion das zufällige Wachstum der Pilzhypen einzuschränken, so dass sie um die Sandkörner herum aggregiert sind. Zwar dringen die Hyphen häufig in die Randbereiche von größeren Mineralpartikeln ein, die Eindringtiefe beschränkt sich aber auf einen Bereich von ca. $50 \mu\text{m}$. Nur in Ausnahmefällen wurde eine Pilzhyphe weiter als $50 \mu\text{m}$ vom Rand entfernt in einem mittelgroßen Sandkorn oder noch größerem Partikel lokalisiert. Die Beschränkung der Hypheindringtiefe in feste Bodenbestandteile von $50 \mu\text{m}$ wird von v. Wilpert et al. (1996) und von Schack-Kirchner et al. (2000) bestätigt. Die Autoren führen dieses Limit auf den, mit zunehmendem Abstand von Makroporen, schlechteren Gasaustausch bzw. die ansteigende CO_2 - Konzentration und überproportionale Abnahme von O_2 innerhalb der Festsubstanz zurück. Auch mechanische Engpässe werden angeführt. Physikalische Hindernisse laufen also den chemischen Anreizen hoher Nährstoffverfügbarkeit zuwider.

Basierend auf seine intensiven Untersuchungen zum natürlichen Eindringen von Pilzhypen in Grobbodenpartikel postuliert Raber (2005, mündl. Mitteilung), dass das Hypenwachstum im Boden zunächst in Feinboden und Porenraum den besten chemischen Voraussetzungen folgend vorangeht; nur bei Standorten, deren Feinböden weitestgehend an Nährelementen verarmt sind, führt das Auftreffen auf Grobbodenbestandteile dazu, dass diese von den Symbiosepilzhypen umhüllt werden. Der Pilz erschließt in diesem Fall die äußeren Verwitterungszonen des Grobbodenpartikels und dringt auch in innere Fissuren ein. Teilweise finden sich auch Pilzhypen die direkt, ohne erkennbare Verwitterungszone, in Grobbodenpartikel eingedrungen sind und diese soweit durchdringen bis der Pilz entweder eine gute Nährstoffquelle erreicht hat, wo er Sklerotien ausbildet, oder es die Lebensdauer der Hyphe zulässt. Ähnliche Befunde zeigt Kohler (2001) auf.

Generell ist es nicht nachgewiesen, dass Pilzhypen tatsächlich in der Lage sind durch die Ausscheidung von organischen Säuren, insbesondere Oxalsäure, den Mineralverband des Grob-

bodens aufzulösen und damit wesentliche Eindringtiefen zu erreichen. Diese Vermutung wird jedoch vielfach geäußert: v. Breemen et al. (2000b), v. Breemen et al. (2000a) und Jongmans et al. (1997) führen kreisförmige Öffnungen mit Durchmessern von 3 - 10 μm in Feldspäten podsoliger Böden auf sogenannte „rock-eating“ fungi zurück, also das Eindringen von Mykorrhizapilzhyphen in Mineralphasen. Ebenso berichten Leyval & Berthelin (1991) und Blum et al. (2002) über die scheinbar aktive Verwitterung von Apatiten und Glimmern durch Ekto-mykorrhizen im Boden. Ihnen zufolge profitieren sowohl Nadel- als auch Laubbäume von der Erschließung dieser zusätzlichen Mineralquelle durch den Symbiosepilz.

6 Zusammenfassung

Herkömmliche Feinbodenanalysen in Deutschland decken eine vielerorts fortgeschrittene Nährelementverarmung von Waldböden auf. Trotzdem zeigen sich die aufwachsenden Bestände i. d. R. wüchsig und ohne Mangelercheinungen. Neuere Untersuchungen versuchen dieses Plausibilitätsdefizit durch die bislang unbeachteten, kurz- und mittelfristig verfügbaren Vorräte an Nährelementen im Grobboden zu erklären; jedoch wurde noch kein Nachweis dafür erbracht, auf welche Weise die Bäume diese Nährstoffvorräte tatsächlich erschließen.

Mit dieser Arbeit sollen daher drei Fragen beantwortet werden: 1) Können Mykorrhizapilzhypphen in den Grobboden eindringen? 2) Welchen Einfluß hat die Bodenstruktur auf die räumlichen Verteilungsmuster der Pilzhypphen? 3) Wie lässt sich die natürliche Verteilung von Pilzhypphen im Boden mit Hilfe der Punkt- Raum- Statistik beschreiben?

Hierzu wurden Anschliffpräparate von Braunerden auf dunklem Paragneis von zwei Standorten im Südschwarzwald, Conventwald und Haslach, untersucht. Beide Standorte unterscheiden sich deutlich im Tiefengradienten der konventionell bestimmten austauschbaren Vorräte an Neutralkationen in der Feinerde. Bei 500 facher Vergrößerung wurden Pilzhypphen auf stichprobenhaften Untersuchungsflächen der Anschliffe lokalisiert und die umgebende Bodenstruktur mit Hilfe eines Geographischen Informationssystems abgebildet. Aufgrund mangelnder farblicher Abhebung entstandenen Fehlern bei der Hypphenidentifizierung wurde durch eine entsprechende Gewichtung der Hypphen Rechnung getragen. Neben deskriptiven Auswertungen wurde die Verteilung der Pilzhypphen im Boden auch mit Methoden der Punkt- Raum- Statistik, insbesondere dem Leerheitsmaß und der Paarkorrelationsfunktion, analysiert.

Es zeigt sich, dass Pilzhypphen zwar in der Lage zu sein scheinen, in Grobodenpartikel > 2 mm Größe einzudringen, sie diese in der Regel jedoch vermeiden. Außerdem ist die mögliche Eindringtiefe auf ca. $50 \mu\text{m}$ beschränkt. Dies gilt ebenso für Partikel der Grob- und Mittelsandfraktion. Bei guter Nährelementausstattung des Standortes wachsen die Pilzhypphen bevorzugt im Porenraum, bei geringer Nährelementversorgung im Feinboden. Allerdings ist es naheliegend, dass der Hypphenanteil in größeren Bodenbestandteilen aufgrund der dort schlechteren Erkennbarkeit unterschätzt wird.

In ihrer räumlichen Verteilung liegen die Pilzhypphen gegenüber einer theoretischen Zufallsverteilung deutlich geclustert vor. Große Leerräume zwischen den Clustern deuten auf eine in diesen Bereichen weniger günstige Umgebung für das Hypphenwachstum hin. Dabei ergeben sich im Mittel kaum Unterschiede zwischen den verschiedenen Bodenhorizonten und Stand-

orten. Nur im direkten Vergleich einzelner mikroskopischer Untersuchungsflächen zeigt sich die Bandbreite an Verteilungsmustern, die von zufälligen, nahezu regelmäßig verteilten Hyphen bis zu extremen Hyphenaggregationen reicht.

Die räumlichen Analysen der Hyphenverteilung weisen außerdem einen wichtigen Einfluß der mittleren Partikelgröße des Bodens auf das Wachstum der Hyphen nach: Wo die mittlere Partikelgröße $263 \mu\text{m}$ (mittlere Sandkorngröße) überschreitet, aggregieren die Hyphen viel stärker als in Bodenbereichen ohne nennenswerten Anteil an Mittel- und Grobsand bzw. größeren Bestandteilen.

Bezüglich der Hyphendichte lässt sich eine klare Abnahme vom A/B- zum B/C- Horizont feststellen. Umgekehrt nimmt die Heterogenität der Hyphenverteilung mit der Bodentiefe deutlich zu. Allerdings spielt hier auch die bessere Erkennbarkeit der Hyphen in den oberen Horizonten eine Rolle.

Im weiteren Vergleich der Standorte äußert sich die wesentlich schlechtere Nährelementversorgung des Conventwaldes in einem verstärkten Hyphenwachstum. Außerdem kommen an diesem Standort eher melanine Hyphen vor als in Haslach. Insgesamt ist der Anteil melaniner Hyphen und Sklerotien im B/C- Horizont sehr gering, während diese Formen des Pilzwachstums im A/B- Horizont einen beträchtlichen Anteil am Gesamtvorkommen ausmachen.

Die Häufigkeitsverteilung der Hyphendurchmesser zeigt, dass die meisten hyalinen Hyphen sehr klein ($\leq 2\mu\text{m}$) sind. Die Durchmesser der melaninen Hyphen scheinen etwas größer.

Insgesamt stellt es eine Herausforderung dar, Objekte dieser kleinen Durchmesserbereiche bei 500 facher Vergrößerung korrekt zu identifizieren. Andererseits wird ein Skalensprung zur besseren Auflösung durch einen unverhältnismäßig höheren Aufwand verhindert. Wünschenswert wäre eine Automatisierung der Hyphenerkennung auf den Anschliffpräparaten, wodurch die Analyse größerer Flächeneinheiten und weiterer Skalen z. B. auf Standortsebene ermöglicht würde.

Literaturverzeichnis

- Altemüller, H.-J. (1989): *Zur fluoreszenzmikroskopischen Darstellung biologischer Objekte in Boden-Dünnschliffen*, Mitteilungen der Deutschen Bodenkundlichen Gesellschaft. – 517–522 S.
- Baddeley, A. & Turner, R. (2005a): *spatstat: An R package for analyzing spatial point patterns*. Journal of Statistical Software, 12, Nr. 6, S. 1–42. – URL <http://www.jstatsoft.org>
- Baddeley, A. & Turner, R., (2005b): *The spatstat package: Spatial point pattern analysis, model-fitting and simulation*. July 2005b. – URL <http://www.cran.r-project.org/doc/packages/spatstat.pdf>
- Baddeley, A. J. & Gill, R. D. (1994): *The Empty Space Hazard of a Spatial Pattern* / Department of Mathematics, University of Western Australia, URL <http://citeseer.ist.psu.edu/baddeley94empty.html> (1994/3). – Research Report
- Baddeley, A. J. & Gill, R. D. (1997): *Kaplan-Meier estimators of interpoint distance distributions for spatial point processes*. The Annals of Statistics, 25, Nr. 1, S. 263–292
- Blum, J. D., Klaue, A., Nezat, C. A., Driscoll, C. T., Johnson, C. E., Siccama, T. G., Eagar, C., Fahey, T. J. & Likens, G. E. (2002): *Mycorrhizal weathering of apatite as an important calcium source in base-poor forest ecosystems*. Nature, 417, S. 729–731
- Bredemeier, M. (2001): *Nachhaltigkeit der Regelfunktion von Waldböden*. In: *Tagung "Wald und Boden" in Göttingen*, Forschungszt. Waldökosysteme Göttingen, S. 10–16
- Breemen, N. v., Finlay, R., Lundström, U., Jongmans, A. G., Giesler, R. & Olsson, M. (2000a): *Mycorrhizal weathering: A true case of mineral plant nutrition?* Biogeochemistry, 49, S. 53–67
- Breemen, N. v., Lundström, U. S. & Jongmans, A. G. (2000b): *Do plants drive podzolation via rock-eating mycorrhizal fungi?* Geoderma, 94, S. 163–171
- Buberl, H. G., Wilpert, K. v., Trefz-Malcher, G. & Hildebrand, E. E. (1994): *Der chemische Zustand von Waldböden in Baden-Württemberg*. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg, 79100 Freiburg i. Br. – 99+104 S.

- Cressie, N. A. C. (1993): *Statistics for spatial data*. Revised Edition. John Wiley & Sons, Inc., New York - Chichester - Toronto - Brisbane - Singapore. – 900 S.
- Deutschmann, G. & Ludwig, B. (2000): *Exchangeable cations in rock fractions and fine earth in soil profiles of different genesis*. Plant Nutr. Soil Sci., 163, S. 183–189
- Deutschmann, G., Rummenhohl, H. & Tarrah, J. (1997): *Die Bestimmung der effektiven Kationenaustauschkapazität von Gesteinen*. Z. Pflanzenernähr. Bodenk., 160, S. 151–155
- Dickson, S., Schweiger, P., Smith, F. A., Söderström, B. & Smith, S. (2003): *Paired arbuscules in the Arum-type arbuscular mycorrhizal symbiosis with Linum usitatissimum*. Canadian Journal of Botany, 81, S. 457–462
- Egerton-Warburton, L. M., Graham, R. C. & Hubbert, K. R. (2003): *Spatial variability in mycorrhizal hyphae and nutrient and water availability in a soil-weathered bedrock profile*. Plant and Soil, 249, S. 331–342
- Heisner, U., Raber, B. & Hildebrand, E. E. (2004): *The importance of the soil skeleton for plant-available nutrients in sites of the Southern Black Forest, Germany*. European Journal of Forest Research, 123, Nr. 4, S. 249–257
- Henson, J. M., Butler, M. J. & Day, A. W. (1999): *The dark side of the mycelium: Melanins of phytopathogenic fungi*. Annual Reviews Phytopathology, 37, S. 447–471
- Hildebrand, E. E. (1986): *Zustand und Entwicklung der Austauschereigenschaften von Mineralböden aus Standorten mit erkrankten Waldbeständen*. Forstwiss. Cbl., 105/1, S. 60–76
- Hildebrand, E. E. (1987): *Zustand und Entwicklung chemischer Eigenschaften von Mineralböden aus Standorten mit erkrankten Waldbeständen*, Kernforschungszentrum Karlsruhe (28). – 40 S.
- Hirsch, D. M., Ketcham, R. A. & Carlson, W. D. (2000): *An evaluation of spatial correlation functions in textural analysis of metamorphic rocks*. Geological Materials Research, 2, Nr. 3, S. 1–42. – Mineralogical Society of America
- Jende, G. (2001): *Die Zellwand des Oomyceten Phytophthora infestans als Wirkort von Fungiziden*, Dissertation, 2001. – URL http://hss.ulb.uni-bonn.de:90/ulb_bonn/diss_online/landw_fak/2001/jende_gabriele/jende.htm
- Jensen, C., (2004): *Projektstudie: Untersuchung von verbauten Hölzern auf Pilzbefall, speziell von Merulius lacrymans (Wulf.) Fr. (= Gyrophana lacrymans (Wulf.) Pat.)*. 2004. – URL <http://cjensen.de/html/holzschwamm.htm>

- Jensen, C., Neumeister, H. & Lysek, G. (1998): *Fluorescence Microscopy for the Observation of Nematophagous Fungi inside Soil*. *Mycologist*, 12, Nr. 3, S. 107–111
- Jongmans, A. G., Breemen, N. v., Lundström, U., Hess, P. A. W. van, Finlay, R. D., Srinivasan, M., Unestam, T., Giesler, R., Melkerud, P.-A. & Olsson, M. (1997): *Rock-eating fungi*. *Nature*, 389, S. 682–683
- Kohler, M. (2001): *Ionenspeicher- und Ionenmobilisierungspotentiale der Skelettfraktion von Waldböden im Schwarzwald*, Freiburger Bodenkundliche Abhandlungen (39). – 158 S.
- Leyval, C. & Berthelin, J. (1991): *Weathering of a mica by roots and rhizospheric microorganisms of pine*. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 55, S. 1009–1016
- Morgan, P., Cooper, C. J., Battersby, N. S., Lee, S. A., Lewis, S. T., Machin, T. M., Graham, S. C. & J., W. R. (1991): *Automated image analysis method to determine fungal biomass in soils and on solid matrices*. *Soil Biol. Biochem.*, 23, S. 609–616
- Munn, L., Harrington, N. & McGirr, D. R. (1987): *Rock fragments*. In: Williams, R. D. & Schuman, G. E. (Hrsg.): *Reclaiming mine soils and overburden in the western United States*, Ankeny, Iowa, Kap. 12, S. 259–282
- Perry, J. N., Liebhold, A. M., Rosenberg, M. S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A. & Citron-Pousty, S. (2002): *Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data*. *Ecography*, 25, S. 578–600
- Poesen, J. & Lavee, H. (1994): *Rock fragments in top soils: significance and processes*. *Catena*, 23, S. 1–28
- Raber, B., Kohler, M. & Hildebrand, E. (2005): *Beitrag des Bodeskeletts zum Ionenvorrat von Böden*. In: al. v. Teuffel et (Hrsg.): *Waldumbau für eine zukunftsorientierte Waldwirtschaft*. Springer-Verlag, Berlin, S. 179–214
- Ripley, B. D. (1991): *Statistical inference for spatial processes*. 1. paperback ed. Cambridge University Press, Cambridge. – VIII, 148 S.
- Rivard, R. & Kimpe, C. R. de (1980): *Propriétés de quelques sols riches en graviers dans la région de Québec*. *Can. J. Soil Sci.*, 60, S. 263–273
- Schack-Kirchner, H., Wilpert, K. v. & Hildebrand, E. E. (2000): *The spatial distribution of soil hyphae in structured spruce-forest soils*. *Plant and Soil*, 224, S. 195–205
- Stoyan, D. & Stoyan, H. (1994): *Fractals, Random Shapes and Point Fields. Methods of Geometrical Statistics*. John Wiley & Sons, Chichester. – 389 S.

- Ugolini, F. C., Corti, G., Agnelli, A. & Piccardi, F. (1996): *Mineralogical, physical, and chemical properties of rock fragments in soil*. Soil Science, 161, Nr. 8, S. 521–542
- Ugolini, F. C., Corti, G., Dufey, J. E., Agnelli, A. & Certini, G. (2001): *Exchangeable Ca, Mg and K of rock fragments and fine earth from sandstone and siltstone derived soils and their availability to grass*. J. Plant Nutr. Soil Sci., 164, S. 309–315
- Ulrich, B. (1985): *Natürliche und anthropogene Komponenten der Bodenversauerung*, Mittlg. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch. (43/1). – 159–187 S.
- Ulrich, B. (1986): *Die Rolle der Bodenversauerung beim Waldsterben: Langfristige Konsequenzen und forstliche Möglichkeiten*. Forstwiss. Cbl., 105, S. 421–435
- Ulrich, B. & Meyer, H. (1987): *Chemischer Zustand der Waldböden Deutschlands zwischen 1920 und 1960, Ursachen und Tendenzen seiner Veränderung*, Ber. d. Forschungsztzr. Wald-ökosysteme/Waldsterben Göttingen (Reihe B, Bd. 6). – 133 S.
- Wilpert, K. v. & Hildebrand, E. E. (1994): *Stoffeintrag und Waldernährung in Fichtenbeständen Baden-Württembergs*. Forst und Holz, 21, S. 629–632
- Wilpert, K. v., Schack-Kirchner, H., Hoch, R., Günther, S., Hildebrand, E. E., Kottke, I. & Leontovycova, J. ; Karlsruhe, P. F. (Hrsg.) (1996): *Verteilung und Aktivität von Mykorrhizen in Abhängigkeit von der Nährelement-, Wasser- und Sauerstoffverfügbarkeit*. 146. FZKA, Karlsruhe. – 153 S.
- Wilpert, K. v. & Zirlewagen, D. (2004): *The Convent Forest Ecosystem Study*. In: Stahr, K. & Fleck, W. (Hrsg.): *Eurosoil 2004, Soils, landscapes and environmental problems, Excursion Guide Book*. Forstliche Versuchsanstalt Baden-Württemberg, Freiburg, S. 233–245
- Zöttl, H. W. & Hüttl, R. (1985): *Schadsymptome und Ernährungszustand von Fichtenbeständen im südwestdeutschen Alpenvorland*. Allgemeine Forstzeitschrift, 9/10, S. 197–199