

Stickstoffverfügbarkeit als Einflussfaktor

Mykorrhizierung von Kiefernwurzeln

Von Filipa Cox, Nadia Barsoum, Erik A. Lilleskov, Martin I. Bidartondo und Walter Seidling

Ektotrophische Mykorrhizapilze (auch Ektomykorrhiza- oder ECM-Pilze genannt) leben in enger Symbiose mit Bäumen und gelten als Lieferanten für Stickstoff und andere Mineralien sowie als Abnehmer für Kohlenhydrate. Daneben soll die Mykorrhiza die Resistenz der Bäume gegenüber Pathogenen und Trockenheit erhöhen. Jüngst konnte durch eine Untersuchung an den Königlichen Botanischen Gärten in Kew (Großbritannien) [1] gezeigt werden, dass die Vergesellschaftung ektotropher Mykorrhizapilze der Kiefer durch höhere Verfügbarkeit von Stickstoff beeinflusst ist.

Vielfalt der Mykorrhizapilze

Die DNA-Analyse von insgesamt 3 840 Wurzelspitzen führte in 3 114 Fällen zu einer erfolgreichen Artbestimmung. Davon wurden 48 Fälle von der weiteren Analyse ausgeklammert, weil sie sich auf endophytische oder frei im Boden lebende Pilze bezogen. Die Artenzahl variierte zwischen 15 auf der Fläche 716 in Mittel-England und 34 auf der Fläche, 1 102 im Berliner Grunewald. Die Verläufe von Artenzahl-Akkumulationskurven für die Flächen lassen auf eine hinreichend hohe Erfassungsdichte schließen.

Am häufigsten wurde der Ockergelbe Täubling (*Russula ochroleuca*, Abb. 2) gefunden, der in 7,7 % der Proben enthalten war. Die zweithäufigste Art war ein Hautrindenpilz (*Piloderma spec*, Abb. 3), die dritthäufigste der Warzige Hirschrüffel (*Elaphomyces granulatus*), beides Arten mit Fruchtkörpern unter der Waldbodenoberfläche. Letzterer trat in Deutschland auf allen Untersuchungsflächen auf. Auch der Maronenröhrling (*Xerocomus badius*) wurde auf allen Flächen gefunden, aller-

dings in mäßiger Dichte. Hier zeigt sich ein großer Vorteil der systematischen Beprobung der Mykorrhiza in Verbindung mit einer Artbestimmung über DNA-Sequenzierung. Nur so kann die ökologische Bedeutung der Pilzarten für die Bäume unabhängig von der oft sporadischen Fruchtkörperbildung, die bei einigen Arten an der Waldbodenoberfläche gar nicht in Erscheinung tritt, erfasst werden.

Insgesamt sind die untersuchten Kieferbestände im Vergleich zu Eichenbeständen artenarm, wo bis 100 ECM-Arten gefunden wurden [3]. Die Gesamtsituation muss allerdings noch als wenig erforscht angesehen werden. So erzeugen Dauerstadien aus verhärteten Myzelien (Sklerotien) oder bislang unbekannte DNA-Sequenzen aus zum Teil häufig auftretenden Mykorrhizen Fehler [4]. Es zeichnet sich ab, dass bei derartigen Studien Hochdurchsatzverfahren im Zusammenhang mit Validierungsstudien in Zukunft eine größere Rolle spielen werden.

Stickstoffversorgung und Mykorrhizierung

Die statistischen Analysen ergaben, dass die Stickstoff-Nadel- und -Bodengehalte untereinander sowie mit den ELLENBERG-Zeigerwerten für Stickstoff gut korrelierten. Auch die gemessenen Stickstoffeinträge korrelierten signifikant mit den Nadel- und Bodengehalten, nicht jedoch mit den Wurzelgehalten. Interessanterweise waren die N-Gehalte der Feinwurzeln deutlich mit dem Bestandesalter negativ korreliert. Wird dieser Zusammenhang berücksichtigt, so korrelierten auch die Wurzelgehalten mit der N-Deposition. Der

positive Zusammenhang zwischen den Vielfältigkeits-Werten der Mykorrhiza und den N-Nadel- und Wurzelkonzentrationen sowie den N-Konzentrationen der Bodenlösung ist stets signifikant.

Für eine Fläche mit der geringsten Stickstoffdeposition und der höchsten Niederschlagsrate im schottischen Hochland (717) konnte innerhalb der Fläche zwischen der Wurzel-N-Konzentration und den Vielfalts-Werten der Mykorrhiza ein negativer Zusammenhang festgestellt werden. Dies weist auf die Wirkungseigenschaften des Stickstoffs hin:

- Im **Mangelbereich** existieren nur wenige Arten.
- Bei **besserer N-Versorgung** steigt die Artenzahl zunächst an.
- Nach **Überschreiten eines Schwellenwertes** fallen die ‚Hungerkünstler‘ aus, sodass die Artenzahl der Mykorrhiza (wie bei Pflanzen) wieder sinkt.

Ansonsten konnte der in Düngungsversuchen in Eichenbeständen nachgewiesene kleinflächige Zusammenhang zwischen Artenreichtum und Stickstoffverfügbarkeit [3] nicht bestätigt werden.

Die häufigeren Arten wurden einzeln auf ihr Verhalten im N-Gradienten untersucht: *Russula ochroleuca*, *Thelephora terrestris* und weitere *Thelephora*- und *Tomentella*-Arten, drei nicht näher bestimmbare *Pezizales*-Arten, eine *Amanita*- sowie eine *Lactarius*-Art sprachen positiv auf höhere Stickstoffwerte an. Dagegen traten *Pseudotomentella tristis*, eine *Cantharellaceen*- und eine *Cenococcum*-Art sowie vier *Piloderma*-Arten bei höheren Stickstoffwerten kaum auf. Einige der aufgrund dieser Studie als stickstoffzeigend einzustufenden *Thelephora*-, *Tomentella*-, *Lactarius*- und *Piloderma*-Arten zeigten auch in anderen Untersuchungen eine positive Reaktion auf Stickstoffeinträge [5]. Dagegen konnten *Russula* und *Cortinari* als Gattungen insgesamt nicht als stickstofffliehend bestätigt werden. So nimmt der Apfeltäubling (*Russula paludosa*) bei höherer N-Versorgung ab, während der Ockergelbe Täubling zunimmt. Damit wird klar, dass auch die ökologische Charakterisierung der Pilzarten letztlich auf Artniveau stattfinden muss.

Dr. F. Cox ist Mitglied des Imperial College London und arbeitet an den Royal Botanic Gardens in Kew sowie am Forest Research Alice Holt Lodge. Dort ist auch Dr. N. Barsoum als Wissenschaftlerin tätig.

Dr. E.A. Lilleskov ist Wissenschaftler an der Northern Research Station des

USDA Forest Service, Dr. M. I. Bidartondo am Royal Botanic Gardens sowie Mitglied des Imperial College London. Dr. W. Seidling ist Wissenschaftler am Institut für Waldökologie und Waldinventuren des vTI.



Filipa Cox

f.cox06@imperial.ac.uk

Der Untersuchungsansatz

Tab. 1: Liste der getesteten Umwelt- und Ökosystem-Variablen mit Angabe der Stärke des statistischen Zusammenhangs (Bestimmtheitsmaß r^2 und übliche Signifikanzniveaus: *, **, *) mit den ersten beiden Achsen einer multivariaten Ordination der Mykorrhizapilz-Abundanzen**

Variable	r^2
geografische Breite	0,441
geografische Länge	0,473
Temperatur	0,548*
Niederschlag	0,269
Stickstoffdeposition	0,827***
Bestandesalter	0,772**
N-Konzentration in Nadeln	0,820***
Ca-Konzentration in Nadeln	0,331
Mg-Konzentration in Nadeln	0,412
K-Konzentration in Nadeln	0,149
P-Konzentration in Nadeln	0,501
Boden-pH	0,808**
Höhenlage ü.NN	0,508*
ELLENBERG-Zeigerwert für Stickstoff	0,660**
Stickstoffgehalt Wurzel	0,821***
Nitratkonzentration Bodenlösung	0,626**
Kohlenstoffkonzentration Bodenfestphase	0,213
Bodentyp	0,670

Zur Untersuchung der Mykorrhiza kamen Verfahren der DNA-Analyse zum Einsatz, während bei Depositions- und anderen flächenbezogenen Daten auf Messungen des Intensiven Waldmonitorings (Level II) zurückgegriffen werden konnte.

Die Untersuchung [1] fand auf neun in Deutschland und drei in Großbritannien liegenden, mit Waldkiefer (*Pinus sylvestris*) bestockten Flächen des Intensiven Waldmonitorings (Level II) statt (Abb. 1), das seit 1995 im Rahmen des ICP Forests (Internationales Kooperatives Programm Wälder) unter der CLRTAP (Genfer Luftreinhaltkonvention der UNECE) durchgeführt und von der EU ko-finanziert wird [2]. Die Probenahme erfolgte auf den deutschen Flächen im Herbst 2008, auf den britischen 2006.¹⁾

Nach einem festgelegten Muster wurden 30 cm tief reichende Proben gezogen, sodass pro Fläche 320 mykorrhizierte Wurzelspitzen zur Verfügung standen. Dabei wurde auch die N-Konzentration der Feinwurzeln ermittelt. Nach Aufbereitung der Proben, Polymerasekettenreaktion mit pilzspezifischen Primer-Sequenzen, DNA-Analyse und artbezogener DNA-Identifizierung wurden schließlich abundanz-basierte Vielfältigkeitswerte ermittelt.

Die langfristigen Monitoringaktivitäten ermöglichten Angaben zur jeweiligen Stick-

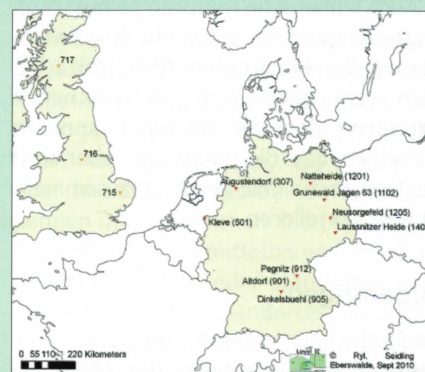


Abb. 1: Lage der Untersuchungsflächen

stoff-Deposition, N-Konzentration im Boden und in den Nadeln, aus der floristischen Zusammensetzung der Waldbodenvegetation abgeleiteten mittleren ELLENBERG-Zeigerwerten für Stickstoff sowie zu Bestandesdaten, geografischen Koordinaten und zur mittleren Lufttemperatur.

¹⁾ Die Probenahme wurde unterstützt durch H. ANDREAE (Sachsenforst), H.-P. DIETRICH (LWF), J. Gehrman (LANUV), R. KALLWEIT (LFE), H. MEESENBERG (NW-FVA) sowie S. STRICH (BMELV). Die Erhebungen des Waldmonitorings wurden bis 2006 über die Forest-Focus-Verordnung der EU ko-finanziert.

Generell kann aufgrund der Ergebnisse dieser und ähnlicher Studien [3] vermutet werden, dass eher seltene oder selten gewordene Pilzarten vom Stickstoffeintrag beeinträchtigt werden.

Von insgesamt 18 Einfluss-Variablen, die in ein multivariates Modell aufgenommen wurden, erwiesen sich neun als signifikante Prädiktoren der ersten zwei Achsen einer Ordination der Mykorrhizapilz-Zusammensetzung (Tab. 1). Davon be-

ziehen sich fünf Variable auf den N-Haus-halt. Weitere relevante Einflussfaktoren sind Temperatur und Höhenlage sowie der Boden-pH-Wert und das Bestandesalter.

Das Bestandesalter kann auf verschiedene Weise Einfluss auf die Mykorrhiza-Gemeinschaft nehmen. In früheren Studien wurde eine Verringerung der N-Verfügbarkeit in Waldökosystemen mit dem Älterwerden festgestellt [6], was teilweise durch diese Studie bestätigt werden kann-

te. Dabei kann nicht differenziert werden, ob die relative Wirkung der N-Versorgung größer ist oder die versauernde Wirkung des Stickstoffs bzw. Auswaschungseffekte von Basen. Auch wenn der pH-Wert als Faktor im multivariaten Modell (Tab. 1) von Bedeutung ist, kann man aufgrund fehlender Zusammenhänge zwischen N-Versorgung der Standorte und Boden-pH-Wert bzw. Nadel-Ca-Gehalte davon ausgehen, dass die eutrophierende Wirkung des



Abb. 2: Fruchtkörper des Ockergelben Täublings (*Russula ochroleuca*)

Foto: Georg Müller, mit freundl. Genehmigung



Abb. 3: Freigelegte netzförmige Fruchtkörper des Hautrindenpilzes (*Pilo-derma spec.*)

Foto: Filipa Cox

Stickstoffs im Vordergrund steht und nicht seine versauernde Wirkung.

Auch klimatische Faktoren gelten schon lange als bedeutend für die Zusammensetzung der ektotrophen Mykorrhiza [7]. Auch wenn bisher wenig entsprechende empirische Befunde vorliegen, konnten wir zeigen, dass die Höhenlage, aber auch die Temperatur mit der Artenzusammensetzung korrelieren.

Folgerungen

Die Studie konnte zeigen, dass durch eine systematische Beprobung der Mykorrhiza im Verbund mit einer auf molekularer DNA-Analyse beruhenden Artbestimmung die relative Bedeutung der hauptsächlich anthropogenen Stickstoffdeposition auf die Zusammensetzung der ektotrophen Mykorrhiza von Waldbäumen bestimmt werden kann. Auch wenn schon Hinweise auf entsprechende Einflüsse vermutet oder anhand von Fruchtkörpererfassungen gefunden wurden [8, 9, 10], so basierte diese Untersuchung unmittelbar auf der Häufigkeit der oft auf Artniveau bestimmten Mykorrhiza und nicht auf der mehr oder weniger sporadischen und bei manchen

Arten an der Waldbodenoberfläche gar nicht sichtbaren Fruchtkörperbildung. Da Verschiebungen der Dichte bei den Pilzarten Auswirkungen auf höheren Ebenen der Ökosysteme wie z.B. der N- und P-Versorgung der Bäume oder Verschiebungen in den unterirdischen Nahrungsnetzen bewirken können, sind entsprechende Veränderungen durchaus ernst zu nehmen. Andererseits nimmt man an, dass funktionale Überschneidungen über gewisse Bereiche derartige Veränderungen abpuffern. Stickstoffinduzierte Veränderungen sollten forschungsseitig auf jeden Fall im Auge behalten werden.

Die Befunde zeigen, dass der Zusammenhang zwischen höherer Stickstoffverfügbarkeit und der ECM-Pilzgemeinschaft als gesichert gelten kann. Diese und ähnliche Studien werden aber erst durch Basiserhebungen möglich, wie sie ein breit angelegtes Monitoringprogramm für ergänzende und aufbauende Studien ermöglicht [11, siehe Schwerpunkt in AFZ-DerWald Nr. 20/2007]. Zusammen mit experimentellen Ansätzen und dem weiteren Ausbau von Gen-Datenbanken sollte es im Verbund mit Hochdurchsatzmethoden gelingen, zu einem deutlich besseren,

ökosystemar ausgerichteten Verständnis der ektotrophen Mykorrhiza sowie anderer Pilzgemeinschaften in Waldböden zu gelangen.

Literaturhinweise:

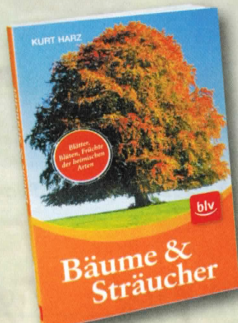
- [1] COX, F.; BARSOUM, N.; LILLESKOV, E.A.; BIDARTONDO, M. I. (2010): Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. *Ecological Letters*, doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01494.x. [2] SEIDLING, W.; LUX, W.; STRICH, S.; BÖLDE, A. (2007): Forstliches Umweltmonitoring in Deutschland unter Forest-Focus. *AFZ-DerWald* 62 (11): 577-579. [3] AVIS, P. G.; MUELLER, G. M.; LUSSENHOP, J. (2008): Ectomycorrhizal fungal communities in two North American oak forests respond to nitrogen addition. *New Phytol.* 179: 472-483. [4] BUÉE, M.; REICH, M.; MURAT, C.; MORIN, E.; NILSSON, R. H.; UROZ, S. et al. (2009): 454 pyrosequencing analyses of forest soils reveal an unexpectedly high fungal diversity. *New Phytol.* 184: 449-456. [5] LILLESKOV, E. A.; WARGO, P. M.; VOGT, K. A.; VOGT, D. J. (2008): Mycorrhizal fungal community relationship to root nitrogen concentration over a regional atmospheric nitrogen deposition gradient in the northeastern USA. *Can. J. For. Res.* 38: 1260-1266. [6] BRADLEY, R. L.; KIMMINES, J. P.; MARTIN, W. L. (2002): Post-clear-cutting chronosequence in BC Coastal Western Hemlock Zone. II. Tracking the assart flush. *J. Sustain. Forest* 14: 23-43. [7] LILLESKOV, E. A.; PARRENT, J. L. (2007): Can we develop general predictive models of mycorrhizal fungal community-environment relationships? *New Phytol.* 174: 250-256. [8] TAYLOR, A. F. S.; MARTIN, F.; READ, D. J. (2000): Fungal diversity in ectomycorrhizal communities of Norway spruce [*Picea abies*] and beech (*Fagus sylvatica*) along north-south transects in Europe. In: E.-D. Schulze (ed.): *Carbon and nitrogen cycling in European Ecosystems*. Springer Verlag (Ecological Studies), Heidelberg, 343-365. [9] MEYER, F. H. (1984): Mycologische Beobachtungen zum Baumsterben. *AFZ* 39: 212-228. [10] ARNOLDS, E. (1988): The changing macrofungi flora in The Netherlands. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 90: 391-406. [11] COX, F.; BARSOUM, N.; BIDARTONDO, M. I.; BØRJA, I.; LILLESKOV, E.; NILSSON, L. O.; RAUTIO, P.; TUBBY, K.; VESTERDAL, L. (2010): A leap forward in geographic scale for forest ectomycorrhizal fungi. *Ann. For. Sci.* 67, DOI: 10.1051/forest/2009107.

AFZ-DerWald-Spezialausgaben

BAUM- pflege

6 x im Jahr *AFZ-DerWald* in denen Sie alles rund um die Baumpflege finden:

- Baumpflege-Praxis
- Baumdiagnose und -kontrolle
- Verkehrssicherheit
- Baumpflanzung auf Extremstandorten
- Schnitt-, Pflege- und Fällungsarbeiten
- Alleenschutz



6 Spezialausgaben im Jahr für nur 46,- € inkl. Porto/Versand

Ihr Dankeschön: das Buch „Bäume & Sträucher“.

ABO-BESTELLUNG

X JA! Schicken Sie mir 6 Ausgaben *AFZ-DerWald-Baumpflege* im Jahre für nur 46,- € (Ausland 59,- €). Als Dankeschön erhalte ich das „Bäume & Sträucher“.

Die Deutscher Landwirtschaftsverlag GmbH verarbeitet meine Daten in maschinenlesbarer Form. Die Daten werden vom Verlag genutzt, um mich mit den bestellten Produkten zu versorgen.

Name, Vorname

Straße, Nr.

PLZ, Ort

Telefon

E-Mail

Datum, Unterschrift

Deutscher Landwirtschaftsverlag GmbH
 Leserservice AFZ-DerWald • Lothstr. 29 • 80797 München
 Tel. +49 (0)89-12705-396 • Fax -586 • E-Mail: christina.egg@dlv.de
 Geschäftsführer: Amos Kotte • Registergericht Hannover, HRB 59744