Die Auswirkungen von Stickstoffeinträgen auf Artengemeinschaften von Pilzen

Thomas W. Kuyper

Kuyper TW (2013): The impact of nitrogen deposition on communities of macrofungi. – Zeitschrift für Mykologie **79**/2: 565-581.

Key words: deposition, diversity, soil ecosystem, ecosystem functioning, ectomycorrhiza, saprotrophic fungi

Summary: This review provides an overview on the impact of nitrogen deposition on ectomycorrhizal and saprotrophic fungi. Potential consequences of these shifts on fungal assemblages and on soil ecosystem functioning are discussed. Finally knowledge gaps are identified. Presently our knowledge indicates that a substantial reduction of nitrogen deposition for the recovery of fungal communities is needed. It is likely that this recovery will be a slow process.

Zusammenfassung: Dieser Übersichtsartikel gibt Aufschluss über die Auswirkungen von Stickstoffeinträgen auf mykorrhizabildende und saprotrophe Pilze. Mögliche Folgen der Veränderungen von Artenzusammensetzungen für das Funktionieren von Bodenökosystemen werden diskutiert und Erkenntnislücken aufgezeigt. Nach jetziger Kenntnis kann sich nur eine erhebliche Senkung der Stickstoffeinträge positiv auswirken. Es ist aber wahrscheinlich, dass sich Artengemeinschaften erst nach längerer Zeit erholen können.

Einleitung

In den letzten Jahrzehnten hat sich die Mykoflora in Nordwesteuropa (aber auch in Nordamerika) erheblich verändert. Diese Veränderungen werden deutlich, wenn man z. B. die so genannten Roten Listen der bedrohten und seltenen Pilze anschaut (Arnolds et al. 2008, Karasch & Hahn 2009). Die Frage ist, ob es bei der Veränderung gewisse Muster gibt. So hat sich herausgestellt, dass viele oder sogar die meisten Ektomykorrhizapilze seltener geworden sind, während bei den saprotrophen Pilzen vor allem Artverschiebungen aufgetreten sind. Die nächste Frage ist dann, wie man den Rückgang der Ektomykorrhizapilze erklären kann. Es wird allgemein angenommen, dass hier Stickstoffeinträge die größte Rolle spielen. Aber woher wissen wir, dass dieser Rückgang (oder sogar das vollständige Fehlen) der Ektomykorrhizapilze durch Stickstoffbelastung verursacht wird? Und: Sind auch die Artverschiebungen bei den saprotrophen Pilzen durch Stickstoffeinträge zu erklären?

In diesem Beitrag möchte ich den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnis über die Folgen der Stickstoffeinträge auf die Pilzgemeinschaften zusammenfassen. Ich werde

Anschriften des Autors: Thomas W. Kuyper, Department of Soil Quality, Wageningen University, PO Box 47, 6700 AA Wageningen, Niederlande

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

sowohl Studien heranziehen, bei denen man Fruchtkörper inventarisiert hat, aber auch Studien, in deren Rahmen die unterirdische Biomasse (mykorrhizierte Feinwurzeln oder das Myzel) mit Hilfe moderner molekularer Methoden untersucht wurde. Mein Beitrag gliedert sich in folgende Abschnitte:

1. Woher wissen wir, dass Veränderungen der Pilzflora von Stickstoffeinträgen herrühren?
2. Was sind die Folgen dieser Stickstoffbelastung für die Ektomykorrhizapilze?
3. Gibt es ähnliche Verschiebungen bei den streuabbauenden Pilzen?
4. Was sind die ökosystemaren Konsequenzen der Veränderung von Artengemeinschaften?
5. Wie lange könnte es dauern, bis die Pilzgemeinschaften sich wieder erholt haben?
6. Erkenntnislücken.

Woher wissen wir, dass Veränderungen der Pilzflora von Stickstoffeinträgen herrühren?

Dafür gibt es verschiedene Nachweise: Zunächst sind Walddüngungsexperimente (und speziell solche mit Stickstoff) zu nennen, die man in der Forstpraxis durchgeführt hat, um das Wachstum der Bäume zu verbessern. Weiterhin wurden Stickstoffdüngungsexperimente im Rahmen europäischer Projekte über Stickstoffeinträge, z. B. das NITREX-Projekt (Brandrud 1995, Brandrud & Timmermann 1998), durchgeführt. Es ist aber zu beachten, dass in diesen Fällen relativ große Mengen Stickstoff verwendet wurden. Bei atmosphärischer Stickstoffdeposition handelt es sich eher um kleinere Mengen über einen längeren Zeitraum. Die schnellen Änderungen in der Mykoflora bei den Düngungsexperimenten (meist im ersten oder zweiten Jahr zu beobachten) unterscheiden sich von den eher schleichenden Veränderungen in Nordwesteuropa. Dort hat es Jahrzehnte gedauert, bis man sich über den Einfluss der Stickstoffeinträge im Klaren war.

Pilzkartierungen haben dieses Bild bestätigt. Solche Daten können aber meistens nicht unmittelbar verwendet werden, um die Ursache des Rückganges von Pilzen festzustellen. Dafür ist es notwendig, dass man die Veränderungen entlang eines Stickstoffdepositionsgradienten untersucht. Solche Gradienten, also Übergänge von schwachen bis starken Einträgen, können lokal vorkommen (von Waldrand bis Waldmitte oder in der unmittelbarer Nähe eines Kunstdüngerwerkes), oder geografisch weiter gefasst, z. B. im europäischem Raum, wobei man mit statistischen Methoden (multiple Regression) die wichtigsten Ursachen für die Artverschiebungen eingrenzen kann. Ob lokal oder weiträumig, die Gradientenanalysen haben bestätigt, dass der Stickstoffeintrag tatsächlich der wichtigste Grund für die Veränderungen der Mykoflora ist.

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Was sind die Folgen dieser Stickstoffbelastung für die Ektomykorrhizapilze?

Stickstoffdüngungsexperimente sind von Kuyper(1989) und Wallenda & Kottke (1998) ausgewertet worden. Aus der Arbeit von Kuyper (1989) wird klar, dass die meisten Mykorrhizapilze negativ auf Stickstoffdüngung reagieren. Neuere Untersuchungen aus der Schweiz haben dieses Bild bestätigt: Ein Jahr nach der Stickstoffdüngung (mit 150 kg N/ha, als Ammoniumnitrat) war der Artenreichtum der Ektomykorrhizapilze um 70 % reduziert (Peter et al. 2001). Die Vielfalt von Mykorrhizatypen war aber während des ersten Jahres noch nicht eingeschränkt. Arten der Gattung *Cortinarius* zeigten sich als stark stickstoffsensitiv. Weniger sensitiv waren einige Vertreter der Aphyllophorales wie *Tylospora fibrillosa* (Burt) Donk. Eine spätere Publikation von Gillet et al. (2010) hat diese Ergebnisse bestätigt: In fast jedem Jahr zwischen 1994-2007 waren Arten- und Fruchtkörperzahlen der Ektomykorrhizapilze in den gedüngten Parzellen signifikant niedriger als in den Kontrollparzellen. Nur in pilzarmen Jahren waren die Unterschiede meist nicht signifikant.

Auch Jonsson et al. (2000) beobachteten einen erheblichen Rückgang von *Cortinarius*-Arten nach Stickstoffdüngung in einem schwedischen Fichtenwald (von 9 auf 3 Arten). Dieser Wald war zuvor auch von Brandrud (1995) untersucht worden. Er stellte ebenfalls eine Stickstoffsensitivität von Arten der Gattungen *Cortinarius* und *Russula* fest, während *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., *Lactarius rufus* (Scop.) Fr. und *L. tabidus* Fr. sogar positiv auf Stickstoff (35 kg N/ha pro Jahr; als Ammoniumnitrat) reagierten. Auch Düngungsexperimente in den Vereinigten Staaten weisen auf negative Einflüsse von Stickstoff auf die Artenvielfalt der Ektomykorrhizapilze hin, wahrscheinlich durch die höhere Nitratverfügbarkeit verursacht (Avis et al. 2003, Dighton et al. 2004, Edwards et al. 2004, Avis et al. 2008). Avis et al. (2003) beobachteten eine große Empfindlichkeit gegenüber Stickstoff bei der Gattung *Cortinarius*, während die Gattungen *Russula* und *Lactarius* weniger empfindlich waren. Der Titel der Publikation erweckt den Eindruck, dass *Russula*-Arten eher stickstoffunempfindlich sind. Dies gilt aber nur für *R. amoenolens* Romagn., eine Art, die auch in Europa als stickstofftolerant bekannt ist. Die anderen Täublinge waren schwach negativ beeinflusst. In einer weiteren Studie von Jones et al. (2012) zeigten sich die Gattungen *Cortinarius* und *Suillus* als besonders stickstoffempfindlich.

Die Produktion und Aktivität des Myzels von Ektomykorrhizapilzen wurden nach Stickstoffdüngung ebenfalls (sehr) stark reduziert (Sims et al. 2007, Hasselquist et al. 2012, Vallack et al. 2012, Bahr et al. 2013).

Peter et al. (2008) haben drei Fichtenwälder in der Tschechischen Republik auf Arten- und Fruchtkörperzahl der Ektomykorrhizapilze verglichen. Die Bodendaten zeigten, dass Stickstoffeinträge eine wichtige Rolle spielen, denn die drei Wälder haben den gleichen Boden-pH (3,8 in H_2O), während die C:N - Verhältnisse in der Streuschicht große Unterschiede zeigten (21 in am stärksten belasteten Wald, 28 in den beiden anderen wesentlich weniger stickstoffreichen Wäldern). Im belasteten

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Wald wurden 5 Ektomykorrhizapilzarten (mit 23 Fruchtkörpern) gefunden, in den beiden anderen Wäldern 27-33 (mit 256-353 Fruchtkörpern). Für die Gattung *Cortinarius* waren die Unterschiede sehr auffällig (eine Art mit 4 Fruchtkörpern im belasteten Wald; 12-17 Arten mit 88-119 Fruchtkörpern in den weniger belasteten). Auch die Artenvielfalt an den Fichtenwurzeln zeigten Unterschiede, die aber wesentlicher geringer waren: 15 Arten (Diversitätsindex 1,61) in dem belasteten Wald, 20-30 Arten (Diversitätsindex 2,30-2,74) in den beiden anderen Wäldern.

In Alaska haben Lilleskov et al. (2001) die Artenvielfalt der Ektomykorrhizapilze in einem Gradienten von wenigen Kilometern Länge in der Nähe eines Kunstdüngerwerks studiert. Dieser Gradient umfasste einen Bereich von 1-20 kg N/ha pro Jahr, mit Stickstoff hauptsächlich als Ammonium. Als empfindlichere Gattungen erwiesen sich *Cortinarius*, *Tricholoma*, *Boletus*, *Leccinum* und *Russula*, während Arten der Gattungen *Paxillus*, *Laccaria*, *Hygrophorus* und einige Arten der Gattung *Lactarius* (z. B. *L. tabidus*) weniger empfindlich waren. Wo der Stickstoffeintrag niedrig war, wurden 144 Arten Ektomykorrhizapilze gefunden, an den Stellen mit dem höchstem Eintrag waren es nur 14 Arten. Die Anzahl der Fruchtkörper zeigte das gleiche Muster. Spätere Forschungen bestätigten, dass auch die Zahl und Diversität der mykorrhizierten Feinwurzeln dem gleichen Muster folgten (Lilleskov et al. 2002a). Die Autoren stellten hochsignifikante positive Korrelationen zwischen der Häufigkeit von *Laccaria*, *Paxillus* und *Lactarius tabidus* und der Stickstoffverfügbarkeit in der Streuschicht fest. Dagegen korrelierten *Cortinarius*, *Tricholoma* und *Russula* positiv mit basischen Kationen im Mineralboden und negativ mit Stickstoff. In Finnland haben Tarvainen et al. (2003) solche Änderungen über kurze Strecken im Stadtraum beobachtet; auch diese Autoren befanden Vertreter der Gattung *Cortinarius* als stickstoffempfindlich. Weitere kleinräumige Studien liegen aus Dänemark vor. So zeigten Kjøller et al. (2012), dass entlang eines Gradienten vom Rand bis zur Mitte eines Eichenwaldes die Biomasse der mykorrhizierten Feinwurzeln und des Myzels um das fünf- bis zehnfache zunahm.

Neben diesen kleinräumigen Untersuchungen gibt es auch Beispiele großräumiger Beobachtungen. Cox et al. (2010) haben in verschiedenen Kiefernwäldern Europas die Artenzahl von Ektomykorrhizapilzen mit einer einheitlichen Methode studiert, die auf einer molekularbiologischen Analyse der mykorrhizierten Feinwurzeln basiert. Aus diesen Daten geht klar hervor, dass eine unterschiedliche Stickstoffbelastung der wichtigste Erklärungsgrund für die Unterschiede in der Artenvielfalt ist. Die Artenvielfalt war mit Stickstoff im Boden und mit dem Stickstoffgehalt der Nadeln negativ korreliert. Kürzlich hat Suz (pers. Mitteilung) eine ähnliche Studie an Eichen durchgeführt und ebenfalls festgestellt, dass Stickstoffeintrag die Unterschiede im Artenreichtum am besten erklärt. Auch im Nordosten der Vereinigten Staaten haben Lilleskov et al. (2008) festgestellt, dass Stickstoffeintrag zur Änderung der Ektomykorrhizapilzgemeinschaften geführt hat.

All diese Ergebnisse zeigen ein konstantes Muster mit stickstoffempfindlichen (nitrophoben) und stickstoffunempfindlichen (nitrotoleranten oder nitrophilen) Arten.

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Arnolds (1991) hat als erster Autor auf diese Unterschiede in der Stickstoffsensitivität hingewiesen. In Tabelle 1 ist dies zusammengefasst. Wie angedeutet, ist Stickstoffempfindlichkeit meistens ein Gattungsmerkmal. Sie trifft sowohl für Europa als auch für Nordamerika zu.

Tabelle 1: Pilzgattungen (oder Pilzarten), die stark durch Stickstoffeinträge (nitrophob) oder nur wenig (nitrotolerant) beeinträchtigt oder sogar gefördert (nitrophil) werden. Die meisten anderen Arten der Gattungen *Russula* und *Lactarius* sind aber eher als nitrophob zu betrachten.

nitrophob	**nitrotolerant oder nitrophil**
Cortinarius	*Paxillus*
Suillus	*Scleroderma*
Tricholoma	*Laccaria*
Piloderma	*Lactarius* (*L. rufus*, *L. hepaticus* Plowr., *L. tabidus*)
Stachelpilze	*Russula* (*R. ochroleuca* Pers., *R. amoenolens*)
Cantharellus	*Xerocomus* (*X. badius* (Fr.) Fr.)

Diese Tabelle basiert auf Geländebeobachtungen von Fruchtkörpern. Dieses Muster wird durch Daten über mykorrhizierte Feinwurzeln oder das extraradikale Myzel bestätigt (Cudlín et al. 2007). Es ist gleichwohl festzustellen, dass die Fruchtkörperbildung rascher und negativer von Stickstoff beeinflusst wird, als die unterirdischen Strukturen. Lilleskov & Bruns (2001) haben die Frage gestellt, ob der etwas geringere Effekt bei den unterirdischen Strukturen bedeutet, dass Fruchtkörperbildung wesentlich empfindlicher auf Stickstoff reagiert oder dass die Fruchtkörperbildung nur schneller auf Umweltänderungen reagiert. In dem ersten Fall könnte das Bodenökosystem eine hohe Resistenz gegen Stickstoff zeigen, kritische Funktionen der Mykorrhizapilze würden nur wenig beeinflusst. Im zweiten Fall müsste man letztlich mit größeren Ökosystemfolgen rechnen. Lilleskov & Bruns (2001) kamen zu der Schlussfolgerung, dass die zweite Erklärung wohl die richtige sei, und dass der Rückgang von Fruchtkörpern ein erstes Warnzeichen für bevorstehende, tiefgreifende Veränderungen des Bodenökosystems ist. Deshalb kann die Geländeforschung durch (Amateur-) Mykologen einen wesentlichen Beitrag zur Dokumentierung dieser Effekte leisten.

Agerer (2001) hat vorgeschlagen, die Mykorrhizapilze in funktionelle Gruppen auf der Basis der Struktur der mykorrhizierten Feinwurzeln zu unterteilen. Er unterscheidet fünf Explorationstypen (Tabelle 2). Ein weiteres wichtiges Merkmal ist, ob der Mantel hydrophil oder hydrophob ist (Unestam & Sun 1995).

Tabelle 2: Explorationstypen der Ektomykorrhizapilze, nach Agerer (2001)

Typus	**Beispiele**
Contact	*Lactarius, Russula*
Short-distance	*Tomentella, Inocybe*
Medium-distance	*Cortinarius*
Long-distance	*Suillus, Paxillus, Tricholoma*
Pick-a-back	*Gomphidius, Chroogomphus*

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Zum Contact-Typ gehören glatte Mykorrhizen, während zum Long-distance-Explorationstyp Mykorrhizen mit reichlich Rhizomorphen gehören. Pilze der letzten Gruppe sind stickstoffempfindlicher als Vertreter der ersten beiden Gruppen. Ebenfalls sind hydrophobe Mykorrhizen stickstoffempfindlicher als hydrophile Mykorrhizen (Lilleskov et al. 2011).

Gibt es ähnliche Verschiebungen bei den streuabbauenden Pilzen?

In einem Fichtenwald, der von Gillet et al. (2010) untersucht wurde, gab es in den meisten Jahren keine signifikanten Unterschiede in der Artenvielfalt zwischen gedüngten und ungedüngten Probeflächen, obwohl die gedüngten Probeflächen durchschnittlich etwas artenärmer waren. Bei anderen Untersuchungen gab es kaum Änderungen in der Artenzahl, obwohl die Artenzusammensetzung sich änderte (Kuyper 1989, Allison et al. 2007). Dies könnte funktionelle Konsequenzen für das Ökosystem haben.

Auch bei saprotrophen Pilzen kann man aus einer Artenliste schließen, inwieweit der Wald durch Stickstoff beeinträchtigt ist. Die stickstoffempfindlichen Arten in den Niederlanden sind seltener geworden und zunehmend auf der Roten Liste zu finden. Einige Beispiele für nitrophobe und nitrotolerante saprotrophe Arten sind in Tabelle 3 aufgeführt.

Tabelle 3: nitrophobe und nitrotolerante saprotrophe Pilze in den Niederlanden

nitrophob	**nitrotolerant**
Entoloma rhodocylix (Lasch) M. M. Moser	*Mycena galopus* (Pers.) P. Kumm.
Entoloma cetratum (Fr.) M. M. Moser	*Lepista nuda* (Bull.) Cooke
Mycena sanguinolenta (Alb. & Schwein.) P. Kumm.	*Lepista flaccida* (Sowerby) Pat.
Gymnopus androsaceus (L.) J. L. Mata & R. H. Petersen	*Clitocybe metachroa* (Fr.) P. Kumm.
Clitocybe vibecina (Fr.) Quél.	*Clitocybe ditopa* (Fr.) Gillet
	Mycena amicta (Fr.) Quél.
	Lycoperdon nigrescens Pers.

Beobachtungen in Wäldern mit unterschiedlicher Stickstoffbelastung deuten darauf hin, dass sich auch die Art der Humusprofile geändert hat. Bei stickstoffarmen Verhältnissen findet man eine deutliche Rohhumusauflage, bei etwas höherer Belastung geht die Auflage in Moder (eine zersetztere Humusform) über. Die in Tabelle 3 gelisteten Arten sind auch charakteristisch für Wälder mit Rohhumus- (nitrophobe Arten) oder Moderprofil (eher nitrophile Arten). Es wäre wichtig, für weitere Arten den Zusammenhang mit unterschiedlichen Humusformen zu beobachten. So genannten Mull (an Tonminerale gebundener Humus) findet man meistens in Wäldern mit nährstoffreichen Böden. Bei einem Mull-Profil sind Arten der Gattungen *Psathyrella*, *Pluteus*, *Lepiota* usw. die wichtigsten saprotrophen Pilze. Solche Wälder werden durch Stickstoffeinträge weniger beeinflusst.

Obwohl ich in diesem Beitrag hauptsächlich die Folgen des Stickstoffeintrages auf Waldpilze bespreche, möchte ich kurz auch die Folgen der Düngung für Graslandpilze

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

erwähnen. In erster Linie geht es hierbei um eine Gruppe von Großpilzen mit einer ähnlichen Ökologie, die vorzugsweise in mageren Graslandtypen vorkommen. Zu dieser Gruppe gehören Arten der Gattungen *Hygrocybe*, *Camarophyllopsis*, *Dermoloma*, *Entoloma* (Untergattung *Leptonia*, teilweise auch *Nolanea*), *Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis* und *Geoglossum*. Teilweise sind die Wiesenvegetationen auch durch besondere, stickstoffempfindliche Blütenpflanzen charakterisiert, was aber nicht mit den Pilzgesellschaften korrelieren muss (Öster 2008). Nach der Beobachtung vieler Mykologen geht der Pilzreichtum solcher Wiesen rasch verloren, sobald mit Nitrat und Phosphat (z. B. Gülle) gedüngt wird. Über die genauen Auswirkungen von Stickstoff und Phosphat wissen wir aber wenig, weil nicht einmal die funktionelle Rolle dieser Pilze geklärt ist. Meistens werden diese Pilze als saprotroph betrachtet, obwohl einige Autoren formuliert haben, dass sie eine biotrophe Lebensweise haben (z. B. Seitzmann et al. 2012). Analysen der stabilen Isotope von Kohlenstoff und Stickstoff (^{13}C, ^{15}N) ergaben eine Signatur, die nicht durch einen Mykorrhizastatus oder Saprotrophie zu erklären ist. Weil diese Arten auch recht typisch sind für altes, über Jahrzehnte oder Jahrhunderte bewirtschaftetes Grasland, ist es denkbar, dass sie eine spezifische Humusform bevorzugen bzw. eher auf Phosphat als auf Stickstoff reagieren. Für den Naturschutz sind ökophysiologische Studien dringend geboten. Auch andere Wiesenpilze sind wesentlich seltener geworden, z. B. *Agaricus campestris*, der aufgrund massiver Gülleverwendung in Bayern jetzt in die Rote Liste des Bundeslandes aufgenommen werden musste (Karasch & Hahn 2009).

Auch bei den holzbewohnenden Pilzen gibt es Veränderungen wegen Stickstoffeinträgen. *Mycena galericulata* (Scop.) Gray ist normalerweise an Laubholz gebunden, aber in stark durch Stickstoffeinträge betroffenen Gebieten wird die Art auch in Nadelwäldern gefunden. Von Rindenpilzen sind solche Verschiebungen ebenfalls gemeldet worden (Veerkamp et al. 1997).

Was sind die ökosystemaren Konsequenzen der Veränderung von Artengemeinschaften?

In der Literatur werden zwei Mechanismen erwähnt, die den Rückgang der Ektomykorrhizapilze nach Stickstoffeinträgen erklären können. Wallenda & Kottke (1998), Brunner (2001) und Högberg et al. (2003, 2011) haben darauf hingewiesen, dass bei hoher Stickstoffbelastung weniger Kohlenstoff in die Wurzeln transportiert wird. Die verringerte Kohlenstoffzufuhr bedeutet, dass auch weniger Kohlenstoff für die Fruchtkörperbildung verfügbar ist. Aus meiner Sicht ist aber der unmittelbare Einfluss von Stickstoff auf das Bodenökosystem wesentlicher.

Diese Debatte ist nicht nur von akademischer Bedeutung. Falls Ektomykorrhizapilze stärker negativ beeinflusst werden als die Bäume, besteht die Gefahr, dass die Aufnahme anderer wichtiger Nährstoffe gehemmt wird. So weisen Probleme mit der Phosphatversorgung bei hohem Stickstoffeintrag wegen der daraus resultierenden Versauerung (vergl. Smith & Read 2008: 147) darauf hin, dass der Mykorrhizapilz

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

tatsächlich stickstoffempfindlicher ist als der Baum. Weitere Argumente sprechen dafür, dass die zweite Erklärung inzwischen als wichtiger angesehen wird. Ein unmittelbarer Einfluss des Stickstoffs auf den Pilz kann leichter erklären, dass es gattungsspezifische Empfindlichkeiten gibt (Tabelle 1) und deshalb einige Pilzarten in den letzten Jahrzehnten sogar häufiger geworden sind.

Ein unmittelbarer negativer Einfluss kann sowohl über den Metabolismus von Ammonium als auch über denjenigen von Nitrat stattfinden (Nygren et al. 2008). Während alle Ektomykorrhizapilze Ammonium verwerten können, ist die Fähigkeit, Nitrat zu verwenden, bei den Pilzarten wesentlich variabler verteilt. Nygren et al. (2008) haben bei 106 Pilzisolaten von 68 Pilzarten die Fähigkeit untersucht, Nitrat zu verwerten. Die Forschungen zeigten, dass alle Arten mit Nitrat wachsen konnten, wobei die Wachstumsrate variabel war. Langsames Wachstum wurde festgestellt bei Arten von *Amanita*, *Lactarius* und *Russula*, während *Paxillus involutus* und *Laccaria bicolor* (Maire) P. D. Orton ein schnelles Wachstum zeigten. Aber auch Arten der Gattungen *Tricholoma*, *Suillus* und *Piloderma* zeigten gutes Wachstum mit Nitrat. Es ist deshalb unwahrscheinlich, dass eine Empfindlichkeit gegenüber Nitrat allein die unterschiedliche Empfindlichkeit von Ektomykorrhizapilzen gegenüber Stickstoffeinträgen verursacht. Offensichtlich ist das Vermögen Nitrat aufzunehmen, bei den Ektomykorrhizapilzen sehr weit verbreitet, obwohl es z. B. in vielen nordeuropäischen Nadelwäldern aufgrund fehlender Stickstoffeinträge nur sehr geringe Mengen an Nitrat gibt (oft niedriger als das Detektionslimit).

Die funktionellen Konsequenzen von Artverschiebungen bei den saprotrophen Pilzen sind nur selten untersucht worden. Kuyper & Bokeloh (1994) haben Streuabbau durch *Clitocybe vibecina* und *C. metachroa* verglichen und gezeigt, dass die Arten den Stickstoffhaushalt unterschiedlich beeinflussen. Während die erste Art die Mineralisierung eher reduziert, erhöht sie die zweite Art und schafft damit bessere Konkurrenzverhältnisse im Vergleich zu *C. vibecina*. Spätere Untersuchungen von Kuyper & Verschoor (1995) haben gezeigt, dass mehrere *Clitocybe*-Arten den Stickstoffhaushalt auf diese Weise beeinflussen können.

In den letzten Jahren ist das Interesse an dieser Problematik gewachsen. Knorr et al. (2005) haben in einer Meta-Analyse untersucht, wie Stickstoffeinträge den Streuabbau beeinflussen. Aus ihren Ergebnissen geht deutlich hervor, dass Stickstoff den Streuabbau offenbar langfristig hemmt. Das scheint merkwürdig, denn häufig wird angenommen, dass Stickstoff den Abbau beschleunigt. Aber eine solche Beschleunigung tritt hauptsächlich in der Anfangsphase des Streuabbaus auf; später, wenn die Abbaugeschwindigkeit von der Menge an Lignin bestimmt wird, tritt eine Hemmung auf (Fog 1988, Craine et al. 2007). Auch weitere Mechanismen dürften eine Rolle spielen, wie z. B. eine Verringerung der mikrobiellen Biomasse (Treseder 2008) oder Veränderungen in der Nahrungskette. Die Tatsache, dass die Produktion ligninolytischer Enzyme von mineralischem Stickstoff gehemmt wird, spielt dabei wahrscheinlich eine große Rolle. Diese Hemmung dürfte positive Folgen haben, denn Streuanhäufung führt zur Bindung von Kohlenstoff (Sequestrierung) und verringert

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

damit Auswirkungen einer möglichen Klimaänderung (Pregitzer et al. 2008, Reay et al. 2008, Zak et al. 2008, 2011, Whittinhill et al. 2012). Aber für die Mykorrhizapilze dürfte sich dieser Mechanismus negativ auswirken, denn eine dicke Streuschicht, reich an mineralischem Stickstoff wirkt sich negativ auf das Funktionieren von Ektomykorrhizen aus und hemmt die Fruchtkörperbildung, wie weiter oben ausgeführt. Neuere Untersuchungen aus Schweden haben auch auf die Möglichkeit hingewiesen, dass sich der Stickstoffeintrag negativ auf Kohlenstoffsequestrierung durch Mykorrhizapilze auswirkt. Dieser Effekt könnte wichtiger sein, als der gehemmte Abbau von Nadelstreu (Clemmensen et al. 2013).

Ich habe die Folgen des erhöhten Stickstoffeintrages für die Ektomykorrhizapilze und saprotrophen Pilze bereits gesondert besprochen. Lucas & Casper (2008) untersuchten die Folgen einer Stickstoffdüngung (nur 20 kg N/ha, hauptsächlich als Nitrat) in einem nordamerikanischen Eichenwald. Die Autoren notierten einen erheblichen Rückgang der Ektomykorrhizatypen (die Zahl der Morphotypen der ektomykorrhizierten Feinwurzeln war um 50 % erniedrigt). Sie studierten auch die Enzymaktivität. Bei höherer Stickstoffbelastung war die Aktivität von Eiweißabbauenden (proteolytischen) Enzymen hoch, während die Aktivität von ligninolytischen Enzymen niedrig war. Bei niedriger Stickstoffverfügbarkeit wurde das umgekehrte Muster gefunden. In dieser Studie konnte nicht festgestellt werden, ob die Enzymaktivität hauptsächlich von Mykorrhiza- oder saprotrophen Pilzen verursacht wurde. Eine höhere Aktivität der proteolytischen Enzyme war aber überraschend, weil viele Autoren davon ausgehen, dass diese proteolytische Aktivität nur bei Ektomykorrhizapilzen vorkommt, wenn der Boden sehr arm an mineralischem Stickstoff (Ammonium, Nitrat) ist. Verschiedene Autoren legen nahe, dass speziell die Arten, die an nährstoffarme Böden am besten angepasst sind, eine höhere proteolytische Aktivität zeigen, und dass diese Arten am stärksten von Stickstoffeinträgen beeinträchtigt werden (Lilleskov et al. 2002b, Hobbie & Agerer 2010, Jones et al. 2012). Unsere Kenntnisse über die proteolytischen Fähigkeiten der Mykorrhizapilze sind jedoch bislang begrenzt (Nygren et al. 2007). Aktivitäten ligninolytischer Enzyme können sowohl durch Ektomykorrhizapilze als auch durch saprotrophe Pilze verursacht werden. Zwar sind Ektomykorrhizapilze nicht fähig, Lignin abzubauen (Comandini et al. 2012), aber die Enzyme (Peroxidase, Phenoloxidase) sind noch an weiteren metabolischen Prozessen beteiligt. Viele Mykorrhizapilze produzieren solche Oxidasen, vielleicht weil sie eine Rolle beim Stickstofferwerb unter nährstoffbeschränkten Umständen spielen. Die Daten von Lucas & Caspar (2008) bringen einen möglichen Hinweis, wie der Stickstoff das Funktionieren des Waldökosystems beeinflussen kann. Eine hohe proteolytische Aktivität könnte eine permanent hohe Stickstoffverfügbarkeit zur Folge haben, was den Abbau von Lignin in Laub und Nadelstreu reduziert. Der gehemmte Abbau führt zu einer dickeren Streuschicht, und diese dicke, stickstoffreiche Streuschicht hemmt weiter das Funktionieren der Mykorrhizapilze und die Bildung der Fruchtkörper, wie bereits weiter oben beschrieben. Der negative Effekt von Streuextrakten auf das Wachstum

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

von Ektomykorrhizapilzen ist von Baar et al. (1994) und Koide et al. (1998) experimentell bestätigt worden. Wenn es weniger Pilzmyzel gibt (von Mykorrhizapilzen und auch von saprotrophen Pilzen), hat dies auch Folgen für die Nahrungskette in Boden, was aber kaum erforscht worden ist.

Was sind die Folgen der Veränderungen von Pilzgemeinschaften für das Wachstum der Bäume und Ökosystemprozesse im Wald? Normalerweise sind Wälder Stickstofflimitiert, also wird erhöhter Stickstoffeintrag zum besseren Wachstum der Bäume führen. Aber diese Bäume sind dann empfindlicher gegen Trockenheit – sie haben weniger Wurzeln und weniger Mykorrhizapilze mit Rhizomorphen, die für die Wasserversorgung essentiell sind (Tabelle 2). Die Bäume werden auch schlechter Phosphat aufnehmen, weil es weniger Mykorrhizen und Myzel gibt. Also erhöht sich das Stickstoff-Phosphat-Verhältnis in Nadeln und Blättern, die Bäume werden eher von Schadpilzen (z. B. *Armillaria*-Arten) angegriffen. Hohe Stickstoffbelastung führt auch zur Stickstoffsättigung und damit zur Abnahme von Kalium, Calcium und Magnesium durch Ausspülung (leaching). Gleichzeitig tritt eine Bodenversauerung auf, was zu einer Aluminiumtoxizität führen kann (Aber et al. 1998).

Nach langjährigen Stickstoffeinträgen besteht die Gefahr, dass das Waldökosystem längere Zeit in einem stickstoffreichen Zustand verharrt, es sei denn, der Stickstoff wird z. B. ausgeschwemmt oder die Streuschicht entfernt. Für den Natur- und Artenschutz stellt sich die wichtige Frage, ob Maßnahmen ergriffen werden können, damit sich die Mykoflora erholen kann. Vielleicht können wir aus speziellen Ökosystemen, wie etwa Eichen- und Buchenbestände mit reichem Vorkommen von Ektomykorrhizapilzen an Straßenrändern (Keizer 1993) lernen? An Straßen wird die Laubstreu vom Wind verweht, auch wird regelmäßig die oberste Bodenschicht abgetragen, damit der Verkehrsweg ein höheres Niveau behält als das Bankett, so dass überflüssiges Wasser leicht abfließen kann. Auswirkungen von Plaggenwirtschaft (Ausstechen eines humosen Oberbodens für landwirtschaftliche Zwecke) und des Entfernens von Waldstreu sind in den Niederlanden (de Vries et al. 1995, Baar & Kuyper 1998) und Finnland (Tarvainen et al. 2012) experimentell untersucht worden. Die Ergebnisse zeigten insgesamt eine Erholung der Ektomykorrhizapilze. Der Effekt ist aber nicht immer groß, auch weil die Flächen, die geplaggt wurden, verhältnismäßig klein sind (weniger als 1.000 m^2) und deshalb nicht von allen Pilzarten erreicht werden. Aber solche Maßnahmen sind teuer und mit einer naturnahen Bewirtschaftung des Waldes nicht zu vereinbaren, wie z. B. im Bayerischen Wald (vergl. Bässler et al. 2010). Die geschilderten Eingriffe können lediglich als ein Nachweis für die Gültigkeit der Hypothese dienen, dass Stickstoffeinträge für den Rückgang der Ektomykorrhizapilze verantwortlich sind. Für Renaturierungsmaßnahmen sind sie kaum praktikabel.

Letztlich bleibt nur übrig, den Stickstoffeintrag reduzieren. Das geschieht teilweise in den Niederlanden, wo speziell der Ammoniumeintrag stark zurückgegangen ist, während Nitrateinträge (durch Verkehr) kaum abgenommen haben.

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Wie lange könnte es dauern, bis sich Pilzgemeinschaften wieder erholen?

Leider wissen wir darüber nur recht wenig. Es gibt zwar viele Experimente mit Walddüngung, aber kaum welche, bei denen die Regeneration nach Stickstoffbelastung studiert wurde. Strengbom et al. (2001) haben gezeigt, dass die Regeneration ein sehr langsamer Prozess sein kann. Auch nach einer Reduzierung des Eintrages verblieb der in der Vergangenheit angesammelte Stickstoff zunächst im Bodenökosystem. Wahrscheinlich erholten sich Ektomykorrhizapilze und Streuzersetzer im Untersuchungsgebiet deshalb nur zögerlich. Die Studie zeigte, dass zehn Jahre nach dem Ende der Stickstoffdüngung noch keine Erholung eingetreten war. Es ist also anzunehmen, dass die Folgen dieser Stickstoffbelastung noch lange beobachtbar bleiben. Auch Untersuchungen von Dörr et al. (2010) in Deutschland zeigten, dass noch 15 Jahre nach der Verringerung des Stickstoffeintrages in einem Fichtenwald keine Erholung der organischen Materialkreisläufe zu verzeichnen war. Vor kurzem haben aber Högberg et al. (2011) gezeigt, dass sich stickstoffgesättigte Kiefernwälder innerhalb 15 (oder sogar weniger) Jahren teilweise erholen können.

Erkenntnislücken

In den achtziger Jahren wurde erstmals dem Rückgang der Ektomykorrhizapilze Beachtung geschenkt. Anfänglich wurde dies dem sauren Regen und damit Schwefelsäure- bzw. Salpetersäureeinträgen zugeschrieben. Später wurde klar, dass sich solche Einträge geografisch unterschiedlich auswirken. In großen Teilen Nordwesteuropas spielten Stickstoffeinträge die größere Rolle. Man darf dabei nicht vergessen, dass Stickstoffeinträge zur Bodenversauerung beitragen können. Bei hoher Belastung kann der Stickstoff nicht aufgenommen werden, er akkumuliert und wird zu Nitrat umgesetzt (Nitrifikation). Nitrifikation führt zur Bodenversauerung, und weil Nitrat in der Bodenlösung sehr mobil ist, wird das Nitrat zusammen mit basischen Kationen (Kalium, Calcium, Magnesium) ausgewaschen. Die dadurch verursachte Bodenversauerung kann zudem die Aluminiumtoxizität erhöhen.

In vielen Studien wird von Stickstoffeinträgen gesprochen, aber häufig nicht differenziert, in welcher chemischen Form der Stickstoff im Boden vorliegt. Die Effekte von Ammonium und Nitrat auf Pilze unterscheiden sich aber. Im Allgemeinen kann man sagen, dass Ammonium eine deutlich negativere Auswirkung hat als Nitrat. Dies gilt für sowohl Ektomykorrhizapilze, als auch für die saprotrophen Pilze. Der Abbau von Lignin wird nämlich von Ammonium stärker gehemmt als von Nitrat. Weil (fast) alle Mykorrhizapilze auf nitrathaltigen Substraten wachsen können (Nygren et al. 2008), ist die erhöhte Nitratverfügbarkeit keine unmittelbare Erklärung für eine Wachstumshemmung von Ektomykorrhizapilzen. Weil aber die Aufnahme von Ammonium und Nitrat unterschiedliche Folgen für den Boden-pH hat, ist es möglich, dass das Ammonium-Nitrat-Verhältnis Artverschiebungen

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

auslösen kann. Es wäre deshalb interessant, die Folgen der Stickstoffeinträge bei unterschiedlichen Ammonium-Nitrat-Verhältnissen zu untersuchen. Abgesehen von den direkten Effekten gibt es Hinweise darauf, dass der Wirt auf hohe Nitrateinträge mit einer Drosselung der Kohlenstoffzufuhr an den Pilz reagiert (z. B. Corrêa et al 2011). Auch dies kann zur Hemmung von Fruchtkörperbildung führen.

Es ist durchaus möglich, dass der Einfluss von Stickstoff in einer Atmosphäre mit erhöhtem Kohlenstoffdioxidgehalt reduziert wird. Forschungen haben gezeigt, dass Ektomykorrhizapilze mit vielen Rhizomorphen von erhöhtem Kohlenstoffdioxidgehalt profitieren (Godbold & Berntson 1997). Parrent & Vilgalys (2007) haben die Interaktion zwischen erhöhtem Kohlenstoffdioxidgehalt und Stickstoffdüngung in einem Kiefernwald experimentell studiert. Während Stickstoff einen unmittelbaren negativen Effekt auf Artenzusammensetzung und Myzelbiomasse zeigte, wurde dieser Effekt durch eine erhöhte Kohlenstoffdioxidkonzentration teilweise kompensiert. Auch für die Frage, inwieweit Stickstoff über den Baum oder den Boden wirkt, ist es wichtig, die Interaktion zwischen erhöhtem CO_2 und Stickstoff weiter zu untersuchen, zumal es auf die Waldproduktivität in den nächsten Jahrzehnten Einfluss haben wird (Parrent et al. 2006).

Zurzeit noch nicht beantwortet ist die Frage nach den kritischen Eintragsraten. Dieses Konzept wird von Pflanzenökologen verwendet, um die Empfindlichkeit einzelner Ökosysteme oder kritischer Arten zu beschreiben. Für Pilze haben Dighton et al. (2004) festgestellt, dass sogar eine Zunahme des Stickstoffeintrages von nur 4 bis 8 kg N/ha pro Jahr die kritische Belastung überschreiten kann. In diesem Fall handelte es sich um Kiefernwälder, die an sehr niedrige Stickstoffmengen angepasst sind. In anderen Fällen (z. B. in europäischen Laubwäldern) sind die kritischen Grenzen wohl erheblich höher. Für Stachelpilze hat Arnolds (2010) gezeigt, dass sich mit der Verringerung des Stickstoffeintrags die Arten der Laubwälder teilweise erholt hatten, während die Arten des Nadelwaldes dies nicht zeigten. Für die verschiedenen Gattungen und Arten gibt es wohl große Unterschiede bei den kritischen Belastungsgrenzen. Es wäre wichtig, diese Grenzen genauer zu definieren, damit Angaben zur Stickstofftoleranz wie in Tabelle 1 quantifiziert werden können (Ozinga et al. 2013). Gerade in dieser Hinsicht sind die Beiträge der Amateurmykologen außerordentlich wertvoll.

Danksagung

Dieser Beitrag basiert auf einem Vortrag, der im Rahmen der Tagung „Biodiversität: Pilze und Naturschutz (Augsburg, 25. Februar 2013)“ für die Bayerische Akademie für Naturschutz gehalten wurde. Für kritische Bemerkungen und für die sprachliche Bearbeitung des Manuskriptes bedanke ich mich sehr herzlich bei Hans Halbwachs und Dr. Claus Bässler.

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Literatur

Aber J, McDowell W, Nadelhofer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I (1998): Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. - BioScience **48**: 921-934.

Agerer R (2001): Exploration types of ectomycorrhizae – a proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems accoridng to their patterns of differentiation and putative ecological importance. - Mycorrhiza **11**: 107-114.

Allison SD, Hanson CH, Treseder KK (2007): Nitrogen fertilization reduces diversity and alters community structure of active fungi in boreal ecosystems. - Soil Biology & Biochemistry **39**: 1878-1887.

Arnolds E (1991): Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. - Agriculture, Ecosystems & Environment **35**: 209-244.

Arnolds E (2010): The fate of hydnoid fungi in the Netherlands and Northwestern Europe. - Fungal Ecology **3**: 81-88.

Arnolds E, Veerkamp MT, van den Berg A (2008): Basisrapport Rode Lijst Paddenstoelen. - Nederlandse Mycologische Vereniging, Utrecht.

Avis PG, McLaughlin DJ, Dentinger BC, Reich PB (2003): Long-term increase in nitrogen supply alters above- and below-ground ectomycorrhizal communities and increases the dominance of *Russula* sp. in a temperate oak savanna. - New Phytologist **160**: 239-253.

Avis PG, Mueller GM, Lussenhop J (2008): Ectomycorrhizal fungal communities in two North American oak forests respond to nitrogen addition. - New Phytologist **179**: 472-483.

Baar J, Kuyper TW (1998): Restoration of above-ground ectomycorrhizal flora in stands of *Pinus sylvestris* (Scots pine) in the Netherlands. - Restoration Ecology **6**: 227-238.

Baar J, Ozinga WA, Sweers IL, Kuyper TW (1994): Stimulatory and inhibitory activity of needle litter and grass extracts on the growth of some ectomycorrhizal fungi. - Soil Biology & Biochemistry **26**: 1073-1079.

Bahr A, Ellström M, Akselsson C, Ekblad A, Mikusinska A, Wallander H (2013): Growth of ectomycorrhizal fungal mycelium along a Norway spruce forest nitrogen deposition gradient and its effect on nitrogen leakage. - Soil Biology & Biochemistry **59**: 38-48.

Bässler C, Müller J, Dziock F, Brandl R (2010): Effects of resource availability and climate on the diversity of wood-decyaing fungi. - Journal of Ecology **98**: 822-832.

Brandrud T-E (1995): The effects of experimental nitrogen addition on the ectomycorrhizal fungus flora in an oligotrophic spruce forest at Gårdsjön, Sweden. - Forest Ecology and Management **71**: 111-122.

Brandrud T-E, Timmermann V (1998): Ectomycorrhizal fungi in the NITREX site at Gårdsjön, Sweden; below and above-ground responses to experimentally-changed nitrogen inputs 1990-1995. - Forest Ecology and Management **101**: 207-214.

Brunner I (2001): Ectomycorrhizas: their role in forest ecosystems under the impact of acidifying pollutants. - Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **4**: 13-27.

Clemmensen KE, Bahr B, Ovaskainen O, Dahlberg A, Ekblad A, Wallander H, Stenlid J, Finlay RD, Wardle DA, Lindahl BD (2013): Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. - Science **339**: 1615-1618.

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Comandini O, Rinaldi A, Kuyper TW (2012): Measuring and estimating ectomycorrhizal fungal diversity: a continuous challenge. In: M. Pagano (ed.), Mycorrhiza – occurrence in natural and restored environments. Nova Science Publishers, New York: 165-200.

Corrêa A, Hampp R, Magel E, Martins-Loução M-A (2011): Carbon allocation in ectomycorrhizal plants at limited and optimal N supply: an attempt at unraveling conflicting theories. - Mycorrhiza **21**(1): 35-51.

Cox P, Barsoum N, Lilleskov EA, Bidartondo MI (2010): Nitrogen availability is a primary determinant of conifer mycorrhizas across complex environmental gradients. - Ecology Letters **13**: 1103-1113.

Craine JM, Morrow C, Fierer N (2007): Microbial nitrogen limitation increases decomposition. - Ecology **88**: 2105-2113.

Cudlín P, Kieliszewska-Rojucka B, Rudawska M, Grebenc T, Alberton O, Lehto L, Bakker MR, Borja I, Konopka B, Leski T, Kraigher H, Kuyper TW (2007): Fine roots and ectomycorrhizas as indicators of environmental change. - Plant Biosystems **141**: 406-425.

Dighton J, Tuininga AR, Gray DM, Huskins RE, Belton T (2004): Impacts of atmospheric deposition on New Jersey pine barrens forest soils and communities of ectomycorrhizae. - Forest Ecology and Management **201**: 131-144.

Dörr N, Kaiser K, Mikutta R, Guggenberger G (2010): Slow response of soil organic matter to the reduction in atmospheric nitrogen deposition in a Norway spruce forest. - Global Change Biology **16**: 2990-3003.

Edwards IP, Cripliver JL, Gillespie AR, Johnsen KH, Scholler M, Turco RF (2004): Nitrogen availability alters macrofungal basidiomycete community structure in optimally fertilized loblolly pine forests. - New Phytologist **162**: 755-770.

Fog K (1988): The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. - Biological Reviews **63**: 433-462.

Gillet F, Peter M, Ayer F, Bütler R, Egli S (2010): Long-term dynamics of aboveground fungal communities in a subalpine Norway spruce forest under elevated nitrogen input. - Oecologia **164**: 499-510.

Godbold DL, Berntson GM (1997): Elevated atmospheric CO_2 concentration changes ectomycorrhizal morphotype assemblages in *Betula papyrifera*. - Tree Physiology **17**: 347-350.

Hasselquist NJ, Metcalfe DB, Högberg P (2012): Contrasting effects of low and high nitrogen additions on soil CO_2 flux components and ectomycorrhizal fungal sporocarp production in a boreal forest. - Global Change Biology **18**: 3596-2605.

Hobbie EA, Agerer R (2010): Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal mushrooms correspond to belowground exploration types. - Plant & Soil **327**: 71-83.

Högberg MN, Bååth E, Nordgren A, Arnebrant K, Högberg P (2003): Contrasting effects of nitrogen availability on plant carbon supply to mycorrhizal fungi and saprotrophs – a hypothesis based on field observations in boreal forests. - New Phytologist **160**: 225-238.

Högberg P, Johannison C, Yarwood S, Callesen I, Näasholm T, Myrold DD, Högberg MN (2011): Recovery of ectomycorrhiza after ‚nitrogen saturation' of a conifer forest. - New Phytologist **189**: 515-525.

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Jones MD, Phillips LA, Treu R, Ward V, Berch SM (2012): Functional responses of ectomycorrhizal fungal communities to long-term fertilization of lodge-pole pine (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud. var. *latifolia* Engelm.) stands in central British Columbia. - Applied Soil Ecology **60**: 29-40.

Jonsson L, Dahlberg A, Brandrud TE (2000): Spatiotemporal distribution of an ectomycorrhizal community in an oligotrophic Swedish *Picea abies* forest subjected to experimental nitrogen addition: above- and below-ground views. - Forest Ecology and Management **132**: 143-156.

Karasch P, Hahn C (2009): Rote Liste gefährdeter Großpilze Bayerns. - Bayerisches Landesamt für Umwelt, 108 S.

Keizer PJ (1993): The ecology of macromycetes in roadside verges planted with trees. - PhD Dissertation, Wageningen Agricultural University.

Kjøller R, Nilsson LO, Hansen K, Schmidt IK, Vesterdal L, Gundersen P (2012): Dramatic changes in ectomycorrhizal community composition, root tip abundance and mycelial production along a stand-scale nitrogen deposition gradient. - New Phytologist **194**: 278-286.

Knorr M, Frey SD, Curtis PS (2005): Nitrogen additions and litter decomposition: a meta-analysis. - Ecology **86**: 3252-3257.

Koide RT, Suomi L, Stevens CM, McCormick L (1998): Interactions between needles of *Pinus resinosa* and ectomycorrhizal fungi. - New Phytologist **140**: 539-547.

Kuyper TW (1989): Auswirkungen der Walddüngung auf die Mykoflora. - Beiträge zur Kenntnis der Pilze Mitteleuropas **5**: 5-20.

Kuyper TW, Bokeloh DJ (1994): Ligninolysis and nitrification in vitro by a nitrotolerant and a nitrophobic decomposer Basidiomycete. - Oikos **70**: 417-420.

Kuyper TW, Verschoor BC (1995): Enhancement of nitrification rates in vitro by interacting species of saprotrophic fungi. - Mycological Research **99**: 1128-1130.

Lilleskov EA, Bruns TD (2001): Nitrogen and ectomycorrhizal fungal communities: what we know, what we need to know. - New Phytologist **149**: 156-158.

Lilleskov EA, Fahey TJ, Lovett GM (2001): Ectomycorrhizal fungal aboveground community change over an atmospheric nitrogen deposition gradient. - Ecological Applications **11**: 397-410.

Lilleskov EA, Fahey TJ, Horton TR, Lovett GM (2002a): Belowground ectomycorrhizal fungal community change over a nitrogen deposition gradient in Alaska. - Ecology **83**: 104-115.

Lilleskov EA, Hobbie EA, Fahey TJ (2002b): Ectomycorrhizal fungal taxa differing in response to nitrogen deposition also differ in pure culture organic nitrogen use and natural abundance of nitrogen isotopes. - New Phytologist **154**: 219-231.

Lilleskov EA, Hobbie EA, Horton TR (2011): Conservation of ectomycorrhizal fungi: exploring the linkages between functional and taxonomic responses to anthropogenic N deposition. - Fungal Ecology **4**: 174-183.

Lilleskov EA, Wargo PM, Vogt KA, Vogt DJ (2008): Mycorrhizal fungal community relationship to root nitrogen concentration over a regional atmospheric nitrogen deposition gradient in the northeastern USA. - Canadian Journal of Forest Research **38**: 1260-1266.

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Lucas RW, Casper BB (2008): Ectomycorrhizal community and extracellular enzyme activity following simulated atmospheric N deposition. - Soil Biology and Biochemistry **40**: 1662-1669.

Nygren CMR, Edqvist J, Elfstrand M, Heller G, Taylor AFS (2007): Detection of extracellular protease activity in different species and genera of ectomycorrhizal fungi. - Mycorrhiza **17**: 241-248.

Nygren CMR, Eberhardt U, Karlsson M, Parrent JL, Lindahl BD, Taylor AFS (2008): Growth on nitrate and occurrence of nitrate reductase-encoding genes in a phylogenetically diverse range of ectomycorrhizal fungi. - New Phytologist **180**: 875-889.

Öster M (2008): Low congruence between the diversity of Waxcap (*Hygrocybe* spp.) fungi and vascular plants in semi-natural grasslands. - Basic and Applied Ecology **9**: 514-522.

Ozinga WA und Kollegen (2013, in Vorbereitung): OBN pre-advies paddenstoelen.

Parrent JL, Vilgalys R (2007): Biomass and compositional responses of ectomycorrhizal fungal hyphae to elevated CO_2 and nitrogen fertilization. - New Phytologist **176**: 164-174.

Parrent JL, Morris WF, Vilgalys R (2006): CO_2 enrichment and nutrient availability alter ectomycorrhizal fungal communities. - Ecology **87**: 2278-2287.

Peter M, Ayer F, Egli S (2001): Nitrogen addition in a Norway spruce stand altered macromycete sporocarp production and below-ground ectomycorrhizal species composition. - New Phytologist **149**: 311-25.

Peter M, Ayer F, Cudlín P, Egli S (2008): Belowground ectomycorrhizal communities in three Norway spruce stands with different degrees of decline in the Czech Republic. - Mycorrhiza **18**: 157-169.

Pregitzer KS, Burton AJ, Zak DR, Talheim AF (2008): Simulated chronic nitrogen deposition increases carbon storage in northern temperate forests. - Global Change Biology **14**: 142-153.

Reay DS, Dentener F, Smith P, Grace J, Freely RA (2008): Global nitrogen deposition and carbon sinks. - Nature Geoscience **1**: 430-437.

Seitzman BH, Ouimette A, Mixon RL, Hobbie EA, Hibbett DS (2011): Conservation of biotrophy in Hygrophoraceae inferred from combined stable isotope and phylogenetic analysis. - Mycologia **103**: 280-290.

Sims SE, Hendricks JJ, Mitchell RJ, Kuehn KA, Pecot SD (2007): Nitrogen decreases and precipitation increases ectomycorrhizal extramatrical mycelia production in a longleaf pine forest. - Mycorrhiza **17**: 299-309.

Smith SE, Read DJ (2008): Mycorrhizal symbiosis. - Academic Press, 787 S.

Strengbom J, Nordin A, Näsholm T, Ericson L (2001): Slow recovery of boreal forest ecosystem following decreased nitrogen input. - Functional Ecology **15**: 451-457.

Tarvainen O, Markkola A-M, Strömmer R (2003). Diversity of macrofungi and plants in Scots pine forests along an urban pollution gradient. - Basic and Applied Ecology **4**: 547-556.

Tarvainen O, Hamberg L, Ohenoja E, Strömmer R, Markkola A (2012): Responses of fungal and plant communities to partial humus removal in mid-boreal N-enriched forests. - Journal of Environmental Management **108**: 120-129.

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

Treseder KK (2008): Nitrogen additions and microbial biomass: a meta-analysis of ecosystem studies. - Ecology Letters **11**: 1111-1120.

Unestam T, Sun YP (1995): Extramatrical structures of hydrophobic and hydrophilic ectomycorrhizal fungi. - Mycorrhiza **5**: 201-211.

Vallack HW, Leronni V, Metcalfe DB, Högberg P, Ineson P, Subke J-A (2012): Application of nitrogen fertiliser to a boreal pine forest has a negative impact on the respiration of ectomycorrhizal hyphae. - Plant & Soil **352**: 405-417.

Veerkamp MT, Vries BWL de, Kuyper TW (1997): Shifts in species composition of lignicolous macromycetes after application of lime in a pine forest. - Mycological Research **101**: 1251-1256.

Vries BWL de, Jansen E, Dobben HF van, Kuyper TW (1995): Partial restoration of fungal and plant species diversity by removal of litter and humus layers in stands of Scots pine in the Netherlands. - Biodiversity & Conservation **4**: 156-164.

Wallenda T, Kottke I (1998): Nitrogen deposition and ectomycorrhizas. - New Phytologist **139**: 167-187.

Whittinhill KA, Curry WS, Zak DR, Burton AJ, Pregitzer KS (2012): Anthropogenic N deposition increases soil C storage by decreasing the extent of litter decay: analysis of field observations with an ecosystem model. - Ecosystems **15**: 450-461.

Zak DR, Holmes WE, Burton AJ, Pregitzer KS, Talkelm AF (2008): Simulated atmospheric NO_3^- deposition increases soil organic matter by slowing decomposition. - Ecological Applications **18**: 2016-2027.

Zak DR, Pregitzer KS, Burton AJ, Edwards IP, Kellner H (2011): Microbial responses to a changing environment: implications for the future functioning of terrestrial ecosystems. - Fungal Ecology **4**: 386-395.

Thomas Kuyper

ist Professor an der Universität Wageningen. Schwerpunkt seiner Arbeit ist die Ökologie und Diversität von Pilzen. Zudem hat er sich intensiv mit der Systematik von *Inocybe*, *Clitocybe*, *Omphalina*, *Hebeloma* and *Cortinarius* beschäftigt. Er ist Herausgeber und Co-Autor mehrerer Bücher über Pilze in den Niederlanden.

© 2013 – Deutsche Gesellschaft für Mykologie

DGfM Deutsche Gesellschaft für Mykologie e.V.
German Mycological Society

Dieses Werk stammt aus einer Publikation der **DGfM**.

www.dgfm-ev.de

Über Zobodat werden Artikel aus den Heften der pilzkundlichen Fachgesellschaft kostenfrei als PDF-Dateien zugänglich gemacht:

- **Zeitschrift für Mykologie**
  Mykologische Fachartikel (2× jährlich)
- **Zeitschrift für Pilzkunde**
  (Name der Heftreihe bis 1977)
- **DGfM-Mitteilungen**
  Neues aus dem Vereinsleben (2× jährlich)
- **Beihefte der Zeitschrift für Mykologie**
  Artikel zu Themenschwerpunkten (unregelmäßig)

Dieses Werk steht unter der Creative Commons Namensnennung - Keine Bearbeitungen 4.0 International Lizenz (CC BY-ND 4.0).

- **Teilen:** Sie dürfen das Werk bzw. den Inhalt vervielfältigen, verbreiten und öffentlich zugänglich machen, sogar kommerziell.
- **Namensnennung:** Sie müssen die Namen der Autor/innen bzw. Rechteinhaber/innen in der von ihnen festgelegten Weise nennen.
- **Keine Bearbeitungen:** Das Werk bzw. dieser Inhalt darf nicht bearbeitet, abgewandelt oder in anderer Weise verändert werden.

Es gelten die vollständigen Lizenzbedingungen, wovon eine offizielle deutsche Übersetzung existiert. Freigebiger lizenzierte Teile eines Werks (z.B. CC BY-SA) bleiben hiervon unberührt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Mykologie - Journal of the German Mycological Society

Jahr/Year: 2013

Band/Volume: 79_2013

Autor(en)/Author(s): Kuyper Thomas W.

Artikel/Article: Die Auswirkungen von Stickstoffeinträgen auf Artengemeinschaften von Pilzen 565-581